

**BIOLOGIA REPRODUTIVA
DE *LYCHNOPHORA ERICOIDES* MART.
(ASTERACEAE: VERNONIEAE)**

ALEXANDRE SANTOS AVELINO

Dissertação apresentada ao Departamento de
Ecologia do Instituto de Ciências Biológicas, da
Universidade de Brasília, como parte dos
requisitos necessários à obtenção do título de
Mestre em Ecologia.

2005

SUMÁRIO

<u>LISTA DE TABELAS.....</u>	<u>ii</u>
<u>LISTA DE FIGURAS.....</u>	<u>iii</u>
<u>RESUMO.....</u>	<u>iv</u>
<u>ABSTRACT</u>	<u>v</u>
<u>1. INTRODUÇÃO.....</u>	<u>1</u>
<u>2. MATERIAL E MÉTODOS.....</u>	<u>6</u>
<u>2.1. Área de estudo.....</u>	<u>6</u>
<u>2.2. Biologia Floral.....</u>	<u>6</u>
<u>2.3. Fenologia.....</u>	<u>9</u>
<u>2.4. Visitantes florais.....</u>	<u>10</u>
<u>2.5. Sistema reprodutivo.....</u>	<u>10</u>
<u>2.6. Frutificação.....</u>	<u>14</u>
<u>2.7. Relação entre biomassa e potencial reprodutivo.....</u>	<u>15</u>
<u>2.8. Análises Estatísticas.....</u>	<u>15</u>
<u>3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....</u>	<u>16</u>
<u>3.1. Biologia Floral.....</u>	<u>16</u>
<u>3.2. Fenologia.....</u>	<u>19</u>
<u>3.3. Visitantes florais.....</u>	<u>24</u>
<u>3.4. Sistema reprodutivo.....</u>	<u>33</u>
<u>3.5. Frutificação.....</u>	<u>44</u>
<u>3.6. Relação entre biomassa e potencial reprodutivo.....</u>	<u>45</u>
<u>4. CONCLUSÕES GERAIS.....</u>	<u>50</u>
<u>5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</u>	<u>51</u>

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Medidas de atributos florais (em mm) de <i>Lychnophora ericoides</i> a partir de material fresco coletado na Fazenda Água Limpa, DF (n = 30).....	18
Tabela 2. Assincronia das fenofases de botão floral (B) e de floração (F) entre 20 indivíduos de <i>Lychnophora ericoides</i> , na Fazenda Água Limpa, DF. As observações foram quinzenais, entre junho de 2003 e março de 2004.....	23
Tabela 3. Comprimento corporal (em mm) e comportamento de visitantes florais relacionados à fenofase floral de <i>Lychnophora ericoides</i> na Fazenda Água Limpa, DF. PE = Polinizador efetivo, PO = Polinizador ocasional, Pi = Pilhador, Co = Coletor e Mo = Mordedor.....	26
Tabela 4. Resultados das polinizações controladas para <i>Lychnophora ericoides</i> referentes às florações de julho a outubro de 2003 (A) e de janeiro a março de 2004 (B). Números e porcentagem em relação ao número de flores tratadas, de aquênios obtidos de cada um dos tratamentos e das categorias de condições do fruto (sem semente, com semente e abortados).....	34
Tabela 5. Aquênios com semente formados por polinizações controladas em <i>Lychnophora ericoides</i> nas florações de julho a outubro de 2003 (A) e de janeiro a março de 2004 (B). Números e porcentagens de aquênios predados, não predados e com fungos relativos ao número de aquênios formados com semente.....	40
Tabela 6. Formas de predação dos aquênios tratados com polinizações manuais. Números e porcentagens correspondentes ao total de frutos produzidos por cada tratamento nas florações de 2003 e 2004.....	41
Tabela 7. Medidas dos atributos dos frutos coletados de 10 indivíduos de cada tratamento, nas florações de 2003 e 2004.....	47

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Variáveis climatológicas obtidas pela Estação Climatológica da Reserva do IBGE - situada a 10 km da Fazenda Água Limpa - entre janeiro de 2003 e novembro de 2004. Índice pluviométrico (colunas, em mm) e umidade relativa mínima (linhas, em %).	7
Figura 2. Elementos florais de <i>Lychnophora ericoides</i> . Flor individual (A), estigma receptivo, com grãos de pólen aderidos aos tricomas coletores (B), antera individual com apêndice apical triangular e base sagitada (C), as cinco anteras (D), óvulo (E) e aquênio maduro com série persistente do pappus (F). Cada escala mede 1 milímetro.	8
Figura 3. Rebrota de folhas em <i>Lychnophora ericoides</i> , caracterizada pelo surgimento de folhas de coloração verde esbranquiçada no ápice dos ramos.	12
Figura 4. Fenograma de 20 indivíduos de <i>Lychnophora ericoides</i> na Fazenda Água Limpa, DF, entre julho de 2003 e julho de 2004. Porcentagem de indivíduos reprodutivos (A) em rebrota e (B) em frutificação (preto), em botões florais (cinza) e em floração (cinza claro).	20
Figura 5. Espécie indeterminada de vespídeo (Eumeninae) em visita a capítulos fechados de <i>Lychnophora ericoides</i> , na Fazenda Água Limpa, DF.	31
Figura 6. Regressão linear entre fecundidade e tamanho de indivíduos de <i>Lychnophora ericoides</i> durante as estações reprodutivas de julho a outubro de 2003 (A) e de janeiro a março de 2004 (B), na Fazenda Água Limpa, DF.	47

RESUMO

(Biologia reprodutiva de *Lychnophora ericoides* Mart. (Asteraceae: Vernonieae)). Levantamentos florísticos demonstram importância das Asteraceae no Cerrado mas o sistema de reprodução dessas espécies ainda não é completamente conhecido. No presente estudo abordamos a biologia reprodutiva de *Lychnophora ericoides*, espécie arbustiva endêmica do Cerrado e de interesse medicinal. Em campo sujo na Fazenda Água Limpa, Brasília, DF, acompanhamos 50 indivíduos marcados entre julho de 2003 e junho de 2004, o que consistiu no registro de eventos fenológicos e visitantes florais, bem como condução de experimentos de polinização e teste da relação entre frutificação e tamanho individual. *L. ericoides* apresenta flores agrupadas em capítulos de três a cinco flores e estes reunidos em incapacitulescências de aproximadamente 22 capítulos. A antese inicia-se entre 1000h e 1200h, com poucas flores abrindo antes das 1000h e depois das 1400h, e as flores apresentam protandria. A produção de néctar inicia-se logo após o início da antese. De 20 flores amostradas, obtive um volume total de 7 μ L, a uma concentração de açúcar de 23%. A floração ocorreu entre os meses de julho a início de outubro de 2003 e de janeiro a meados de março de 2004, com pico em fevereiro. A brotação de folhas ocorreu mais intensamente entre os meses de julho e setembro e a partir de outubro a meados de janeiro. A caducifolia não foi conspícua em um período em particular, caracterizando *L. ericoides* como espécie perenefólia. Registrei a visita de 32 espécies de insetos pertencentes a seis ordens, como coletores de óleo de inflorescências pré-antese, além de quatro espécies de beija-flores. Abelhas do gênero *Bombus* e duas espécies da família Scoliidae são os polinizadores efetivos. Dos experimentos de polinização, todos os tratamentos aplicados formaram grande proporção de aquênios sem semente. Mostrou-se xenógama facultativa, formando frutos com semente por polinização cruzada, por autopolinização e por agamospermia. Apresenta valor de razão P/O de $3096 \pm 761:1$, intermediário entre de espécies xenógamas facultativas e de obrigatórias. Os capítulos de *L. ericoides*, se mostraram alvo de notável ataque de larvas de insetos brocadores, em todos os tratamentos aplicados. Para os períodos reprodutivos de 2003 e 2004, encontramos relação razoável entre número de incapacitulescências e tamanho de indivíduo (R^2 igual a 0,540 e 0,523, respectivamente), indicando que tamanho é um parâmetro relativamente bom para estimar sua capacidade reprodutiva, embora menos acurado em épocas de pico de floração.

ABSTRACT

(Reproductive biology of *Lychnophora ericoides* Mart. (Asteraceae: Vernonieae)). Although floristic studies show the importance of the family Asteraceae in Cerrado vegetation, there are still few studies on their reproductive biology. The objective of the present study was to evaluate the reproduction biology of *Lychnophora ericoides*, an endemic shrub in the last is used medicinally by local populations. In a population of *L. ericoides* located in a "campo sujo" on the Fazenda Água Limpa, Brasília, DF, the reproductive biology of this species was studied between July 2003 to June 2004. Phenological processes of 50 marked individuals were followed from July 2003 to June 2004 along with floral visitors. Also controlled pollination experiments were done also with an evaluation of the relationship between the individual's size and its reproductive output. The capitula of this species have 3 to 5 flowers and each incapitulescence is formed by 22 capitula. Anthesis generally begins between 1000h to 1200h and few flowers open before 1000h or after 1400h. The flowers are protandric. Nectar production begins shortly after the start of anthesis. In 20 flowers, a total volume of 7 μ L was collected with a sugar concentration of 23%. Flowering occurred from the beginning of July to the beginning of October and from January to March, with a peak in February. Leaf production was most intense from July to September and from October to the middle of January. Leaf fall was not limited to a particular interval, which characterized the plant as evergreen. A total of 36 species of insects, pertaining to 6 orders, were recorded as floral visitors in the pré-anthesis stage, along with four species of hummingbirds. Bees in the genus *Bombus* and two species of Scoliidae are the primary pollinators of this species. All of the pollination treatments formed great proportion of seedless fruits. The species seems to be facultative xenogamous, forming fruits with seeds by cross-pollination, autopollination and agamospermy. The pollen:ovule ratio is $3096 \pm 761:1$, intermediary between facultative and obligatory xenogamous. The capitula of *L. ericoides* showed a high level of predation, especially by borers, in all treatments. In the reproductive periods of 2003 and 2004 the relationship between the number of inflorescences and size of the individual was fairly strong ($R^2 = 0.540$ and 0.523 , respectively). For reproductive individuals of *L. ericoides*, size may be a relatively good parameter to estimate reproductive capacity, although slightly less so during the peak of the flowering period.

1. INTRODUÇÃO

A flora do Cerrado ainda é pouco conhecida, havendo poucas tentativas de compilação de sua composição florística (Mendonça *et. al.*, 1998). No entanto, a destruição de áreas de vegetação nativa segue a um ritmo dificilmente acompanhado pelo conhecimento gerado sobre esse bioma. De espécies fanerogâmicas, o Cerrado apresenta 6062 espécies, pertencentes a 1093 gêneros e 151 famílias (Mendonça *et al.*, 1998). É possível acreditar que, das espécies vegetais do cerrado — muitas de valor econômico e medicinal — várias desaparecerão em decorrência da redução de seus habitats, sem que sejam devidamente catalogadas e que seja descoberto seu papel ecológico bem como seus potenciais para uso humano. Nesse contexto, é fundamental o acúmulo de informações sobre ecologia e biologia básica de organismos ameaçados por atividades humanas. Entre tais, o conhecimento sobre o sistema de reprodução das espécies, que é de grande importância para avaliar seu grau de vulnerabilidade a extinção (Clampitt, 1987; Evans *et al.*, 2003).

O conhecimento sobre o sistema de reprodução é particularmente importante em espécies endêmicas, principalmente as que se distribuem em pequenas populações. À medida em que o tamanho de população diminui, algumas espécies sofrem declínio em características relacionadas a sua adequação, como produção de frutos (Morgan, 1999) e germinabilidade (Menges, 1991), dependendo de fatores como sistema sexual, síndrome de dispersão e longevidade da espécie tratada (Costin *et al.*, 2001). Em espécies polinizadas por animais, populações pequenas tendem a ser menos atraentes aos polinizadores que populações grandes, de forma que é provável que a limitação da produção de frutos acelere mais ainda a diminuição do tamanho da população. Em espécies endogâmicas obrigatórias, maior é o risco de diminuição da variabilidade genética de suas populações pelo aumento do grau de homozigosidade. Como estratégias evolutivas de se evitar tais efeitos negativos do aumento do número de homozigotos, diversas espécies apresentam estratégias para evitar a endogamia, como incompatibilidade ou protandria/protoginia (Agren, 1996).

Levantamentos florísticos demonstram grande importância relativa das Asteraceae na composição da vegetação de diferentes localidades no Cerrado (Nakajima & Semir, 2001). Segundo Mendonça *et. al.* (1998), a família Asteraceae está entre as melhores representadas na flora do bioma, com 106 gêneros e 557 espécies. Apesar disso, limitações práticas na manipulação de suas inflorescências podem limitar a

obtenção de dados sobre o sistema reprodutivo das espécies. Em Asteraceae, o isolamento das flores é muito difícil, levando-se em consideração seu tamanho e proximidade das flores nos capítulos (Cerana, 2004; Evans *et al.*, 2003; Jusaitis *et al.*, 2003; Werpachowski *et al.*, 2004). Isso restringe as operações de polinizações controladas — muitas vezes não é possível conduzir testes de agamospermia pela impossibilidade de executar emasculação.

Ainda assim, em diferentes ambientes, estudos têm abordado principalmente a reprodução de asteráceas endêmicas e/ou ameaçadas de extinção. Jusaitis *et al.* (2003) realizaram estudo sobre *Brachycome muelleri*, descrevendo aspectos como desenvolvimento das inflorescências, fenologia floral e sistema reprodutivo, dentro do contexto de conservação dessa espécie de ambiente semi-árido do Sul da Austrália. Evans *et al.* (2003) comparou a biologia reprodutiva de três espécies simpátricas ameaçadas de extinção na Flórida, entre elas a composta *Liatris ohlingerae*. De maneira semelhante, Clappitt (1987) estudou a forma como aspectos da história de vida de *Aster curtus* contribuem para sua raridade.

Além de conservação, reprodução foi abordada como forma de auxiliar tanto no manejo de espécies de potencial econômico (Roitman, 1999) como na colonização de áreas degradadas (Sun & Ritland, 1998). A apomixia (formação de sementes sem polinização) é tema de razoável volume estudos reprodução de Asteraceae (van Dijk, 2003; Werpachowski *et al.*, 2004). A expressão sexual também é tema de estudos como em Kawakubo (1994), que procurou descrever ginodioicia para *Cirsium chikushiense*.

O gênero *Lychnophora* teve sua taxonomia revisada por Coile & Jones (1981) que procurou descrever as espécies, fornecer mapas de distribuição e chaves para o gênero. Semir (1991) considerou a revisão passível de críticas em vários aspectos, como sinônimos inadequados e falta de conhecimento sobre as espécies excluídas ou duvidosas. *Lychnophora* (Asteraceae: Vernonieae) é um gênero de arbustos adaptado a ambientes sazonalmente secos sujeitos a queimadas, endêmico de habitats de campo rupestre (Ribeiro & Walter, 1998; Luque *et al.*, 2001) da Serra do Espinhaço, em Minas Gerais e Bahia e de habitats similares no estado de Goiás e no Distrito Federal. Essas plantas ocorrem em solos pobres de afloramentos rochosos, quartzito ou latossolos, ou em solos arenosos. Parece que as espécies do gênero estão restritas ou a certos substratos ou a regimes específicos de umidade (Coile & Jones, 1981).

Várias espécies do gênero *Lychnophora* são extensamente utilizadas na medicina popular (Rodrigues & Carvalho, 1999; Flausino *et al.*, 2000). Como geralmente ocorre

em espécies da tribo Vernonieae, apresentam estruturas secretoras internas (Luque *et al.*, 2001) que podem secretar óleo aromático. Pelas propriedades antiinflamatórias e analgésicas do extrato de suas folhas e ramos (Bertoni *et al.*, 2000) têm recebido atenção de estudos nas áreas de bioquímica e farmácia, com a finalidade de determinar o perfil químico de seus compostos secundários (Vichnewski, 1995; Flausino *et al.*, 2000; Santos *et al.*, 2000).

Conhecida pelo nome popular arnica, falsa-arnica ou candeia, *Lychnophora ericoides* Mart., é uma espécie de porte arbustivo, típica do bioma Cerrado. Segundo Coile & Jones (1981), *L. ericoides* floresce e frutifica de novembro a janeiro ou durante o ano inteiro, com épocas reprodutivas que podem variar entre as populações. A espécie ocorre em altitudes de 950 a 1800 metros em Minas Gerais e Goiás; cresce em depósitos de minérios de ferro e manganês, afloramentos rochosos, altos platôs de campos rupestres e em pastagens de campo e de cerrado. Segundo Mendonça *et. al* (1998), a espécie ocorre em fitofisionomia de cerrado.

De acordo com a última revisão taxonômica do gênero (Semir, 1991), provavelmente devido ao polimorfismo, sobreposição de caracteres e a grande semelhança entre *L. ericoides* e *L. pinaster*, Coile & Jones (1981) sinonimizaram *L. pinaster* juntamente com outros taxa em *L. ericoides*. De fato, *L. ericoides* é uma espécie muito próxima de *L. pinaster*. Às vezes, a separação entre elas é difícil e problemática. Ambas, principalmente *L. pinaster*, são bastante polimórficas em porte, diâmetro dos ramos, forma, comprimento e largura das folhas. Assim, variantes destas espécies podem sobrepor caracteres e serem confundidas entre si (Semir, 1991).

Poucos estudos enfocam aspectos da reprodução do gênero *Lychnophora*. Silva (1994) realizou estudo sobre aspectos de fenologia e propagação sexuada de *L. pinaster* Mart. no Município de Lavras, MG. Constatou que esta é uma espécie perenefólia e segue uma estacionalidade climática para produção de folhas novas, durante a transição da estação chuvosa para a seca. A floração ocorreu após o brotamento — entre os meses de agosto a outubro, transição entre estações seca e chuvosa — e a frutificação iniciou-se no final de setembro, com dispersão entre dezembro e fevereiro — estação chuvosa. O mesmo estudo indica ser imprescindível a alternância de temperaturas entre 20-30°C para a obtenção de maior percentual de germinação de aquênios de arnica.

Hay (2000) conduziu estudo sobre crescimento e sobrevivência de indivíduos de duas populações de *L. ericoides* na Fazenda Água Limpa (Brasília, DF) no período de

1996 a 2000. O autor observou forte relação entre altura inicial e altura final de cada indivíduo em ambas as populações embora não houvesse relação entre a altura inicial e quanto cresceu durante o período observado. O crescimento médio dos indivíduos sobreviventes de ambas as populações foi estatisticamente diferente, assim como a probabilidade de mortalidade nas duas populações.

Em razão de sua marcada popularidade na cultura brasileira (Flausino *et al.*, 2000), com o tradicional uso medicinal de seus ramos foliares, *L. ericoides* é exposta ao extrativismo sem planejamento. Silva & Hay (2003) abordaram efeito de poda sobre sobrevivência e produção de ramos dessa espécie. Os arbustos foram sujeitos a diferentes níveis de poda (controle, 50% e 100% de ramos podados) e, nos 4 meses subsequentes, foram avaliadas a sobrevivência de indivíduos e a produção de novos ramos. Os resultados indicam que poda severa pode influenciar na sobrevivência dos indivíduos, enquanto poda parcial não leva à morte, ainda que reduza significativamente a sua biomassa.

O forte extrativismo sofrido por populações naturais de *L. ericoides* possibilitou atribuir a essa espécie o *status* de vulnerável a extinção, segundo a Lista Oficial de Espécies da Flora Brasileira Ameaçadas de Extinção (IBAMA, por meio da Portaria N.º 37-N, de 3 de abril de 1992). Consideram-se vulneráveis as taxa cujas populações encontram-se em declínio em consequência de sua exploração excessiva, destruição dos habitats ou outra alteração ambiental e cuja sobrevivência definitiva ainda não tenha sido assegurada, o que poderá levar a espécie à extinção. Tal lista, entretanto, por sua desatualização em mais de uma década, não nos concede informações palpáveis sobre a situação das populações na atualidade.

As populações de *Lychnophora ericoides* apresentam distribuição em manchas, como grandes moitas, com desde dezenas de indivíduos adultos a milhares deles. A distribuição em populações pequenas e relativamente isoladas umas das outras representa um fator de risco para a manutenção de uma espécie ameaçada, uma vez que são de maior impacto os efeitos de deriva genética e fluxo gênico em cada uma das populações (Ellstrand & Elam, 1993).

Os estudos sobre a ecologia e a biologia dessa espécie são escassos. Devido ao uso intensivo de *L. ericoides*, torna-se importante e urgente a obtenção de informações científicas sobre seus aspectos genéticos e bioquímicos, visando futuramente o manejo racional da espécie. O presente trabalho aborda aspectos da biologia reprodutiva e ecologia dos polinizadores e insere-se no projeto “Estratégias para conservação e

manejo da arnica”, EMBRAPA/CENARGEN/DF, financiado pelo Fundo Nacional do Meio Ambiente (FNMA). Este projeto visa contribuir para a conservação de plantas do cerrado, especificamente aquelas com valor medicinal. A abordagem apresentada proporciona subsídios para entender melhor a forma de conservação da espécie em estudo, do ponto de vista tanto da fisiologia de sementes, como sua micropropagação e conservação *in vitro*. Além disso, estudos de genética de população usando marcadores moleculares e químicos, associados ao conhecimento da dinâmica de suas populações, dão subsídios para propostas de conservação e manejo das populações naturais de arnica.

Por sua distribuição geográfica localmente restrita e agrupada, bem como por sua situação de constante exposição aos efeitos do extrativismo, é fundamental conhecer o ciclo de vida dessa espécie para que sejam direcionadas ações de manejo, conservação e mesmo cultivo comercial. O objetivo do presente estudo foi investigar o sistema sexual dessa espécie por meio do estudo de sua biologia floral, que envolve a análise da morfologia da própria flor, assim como a identificação das espécies de animais visitantes de suas inflorescências e polinizadores efetivos. Também foi objetivo averiguar o grau de relação entre tamanho de indivíduo e seu potencial reprodutivo.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Entre julho de 2003 e junho de 2004, conduzi o estudo em uma população de *Lychnophora ericoides* (47° 56' 55'' W, 15° 58' 29'' S) próxima ao mirante oeste da Fazenda Água Limpa, situada na APA Cabeça de Veado (Gama, DF). Essa população localiza-se a aproximadamente 1200 m de altitude, onde se apresenta fitofisionomia de campo sujo (*sensu* Ribeiro & Walter, 1998) e ocupa área aproximada de 2,97 ha. A região do cerrado apresenta clima com marcada sazonalidade nos padrões de estações chuvosa e seca. Os dados sobre pluviosidade e umidade relativa mínima (Figura 1) foram obtidos pela Estação Climatológica da Reserva Ecológica do IBGE, distante 10 km da Fazenda Água Limpa. Os valores totais de pluviosidade obtidos foram de 1188 mm entre janeiro e dezembro de 2003 e 1264 mm entre janeiro e novembro de 2004, anos de pluviosidade mediana segundo a base de dados consultada. Quanto à umidade do ar, o ano de 2003 apresentou menores valores de umidade relativa mínima que 2004, com valores médios anuais de 50,8% contra 65,8%, respectivamente.

2.2. Biologia Floral

De acordo com Semir (1991), as flores de *Lychnophora ericoides* estão dispostas em inflorescências compostas do tipo glomérulo simples folhoso, no qual vários capítulos estão agregados terminalmente a um ramo folhoso. Cada capítulo origina-se da axila de uma folha, que corresponde a uma bráctea folhosa, e o conjunto fica envolvido por folhas semelhantes às dos ramos, que diminuem gradativamente da periferia para o centro, podendo, às vezes, até faltar. *L. ericoides* possui corola actinomorfa, tubulosa, campanulada (Fig. 2A), com os cinco lacínios de ápices agudos e tricomas glandulosos. A cor pode variar de branco a púrpura, até mesmo em flores de um mesmo indivíduo. No entanto, tais atributos são contínuos para as espécies do gênero, logo apresentam pouca importância taxonômica. O androceu é composto por cinco anteras oblongas, com apêndice apical triangular e base sagitada (Figs. 2C e 2D). O estilete é dividido em dois ramos longos, filiformes ou às vezes mais curtos e os tricomas coletores são unicelulares (Fig. 2B).

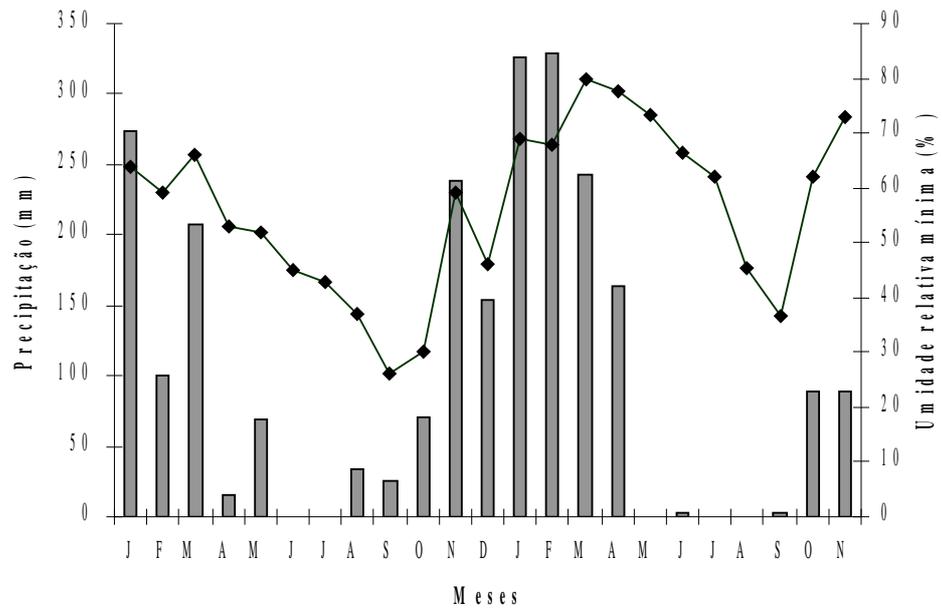


Figura 1. Variáveis climatológicas obtidas pela Estação Climatológica da Reserva do IBGE - situada a 10 km da Fazenda Água Limpa - entre janeiro de 2003 e novembro de 2004. Índice pluviométrico (colunas, em mm) e umidade relativa mínima (linhas, em %).

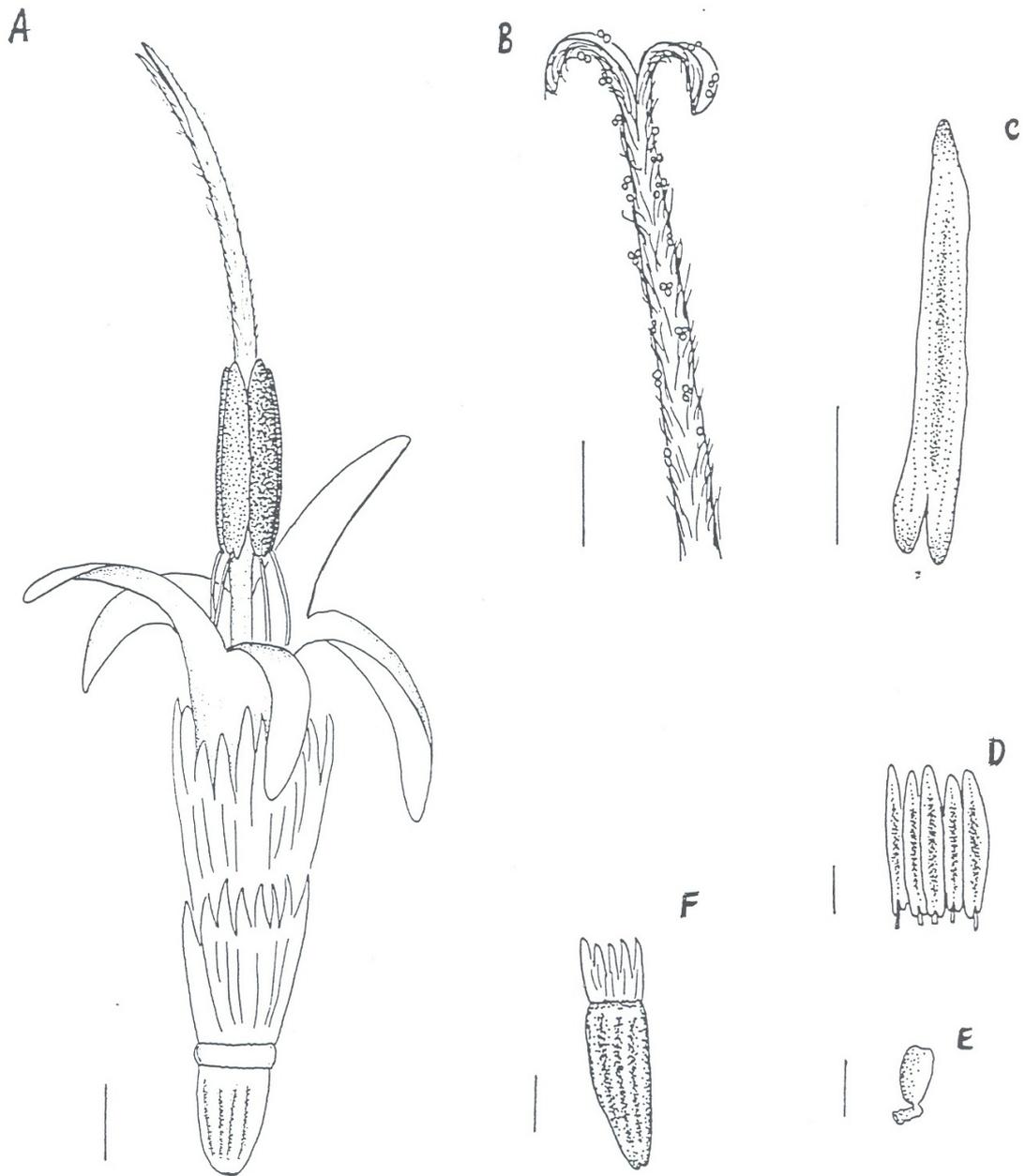


Figura 2. Elementos florais de *Lychnophora ericoides*. Flor individual (A), estigma receptivo, com grãos de pólen aderidos aos tricomas coletores (B), antera individual com apêndice apical triangular e base sagitada (C), as cinco anteras (D), óvulo (E) e aquênio maduro com série persistente do *pappus* (F). Cada escala mede 1 milímetro.

A flor de *L. ericoides*, assim como grande parte da família Asteraceae, apresenta uma síndrome aparentemente relacionada à polinização por lepidópteros (Faegri & van der Pijl, 1979). Os recursos nutricionais disponíveis nas inflorescências - como néctar, pólen e óleo - atraem, no entanto, insetos de diferentes ordens e mesmo beija-flores.

Observei a morfologia de inflorescências frescas de *Lychnophora ericoides* sob os aspectos de número médio de capítulos e de flores em cada inflorescência composta (denominada glomérulo, incapitulescência ou sinflorescência), seqüência de abertura dos capítulos, número de flores abertas por dia. Também registrei número e posição de elementos florais, bem como tipo de estigma.

Com uso de paquímetro digital Mitutoyo Digimatic SR44 medi, em 30 flores, dimensões de estruturas florais como diâmetro, altura e abertura do cálice, altura máxima do estilete, distância entre ápice das anteras e estigma. Com auxílio das medidas e posições dos elementos florais, classifiquei as flores de *Lychnophora ericoides* de acordo com as categorias de síndromes de polinização, descritas por Faegri & van der Pijl (1979).

Registrei o horário de antese de flores, bem como o horário de amadurecimento das porções masculina e feminina das flores (n = 6). Para medição de volume e concentração de néctar, utilizei 20 flores de dois indivíduos da população. Excluí os visitantes florais desde o início da antese e iniciei as medições às 1300 h. Medi o volume de néctar das flores com auxílio de micro-seringa Hamilton 10 µL e, para avaliar a concentração do néctar, utilizei um refratômetro de mão Sper Scientific Sugar/Brix w/ ATC 300010.

2.3. Fenologia

Para as observações fenológicas, visitei a área de estudo a cada duas semanas entre julho de 2003 e julho de 2004. Etiquetei e numerei indivíduos de *Lychnophora ericoides*, sendo 20 amostrados entre julho e novembro de 2003 e outros 30 entre dezembro de 2003 e julho de 2004 - totalizando 50 durante o período de estudo.

Escolhi os primeiros 20 indivíduos à medida que floresciam, uma vez que constituíam quase que a totalidade de plantas em flor daquela população no respectivo período de 2003. Entre dezembro de 2003 e março de 2004, a maioria das plantas presentes na área estudada encontrava-se em floração. Nesse período, continuei o

acompanhamento dos 20 indivíduos anteriores e amostrai mais 30 indivíduos, priorizando uma maior distância entre os mesmos para reduzir a chance de tratar clones como indivíduos separados.

Para o acompanhamento da fenologia, visitei quinzenalmente a área de estudo. Atribuí a cada indivíduo quatro fenofases: brotação, aparecimento de botões florais, floração e frutificação. Considerei como período de brotação o aparecimento de primórdios foliares de tonalidade verde clara no ápice dos ramos até folhas de tonalidade verde mais escuro e tamanho aproximado ao de uma folha madura (Figura 3). O período de produção de botões florais foi desde o aparecimento dos primeiros botões até a véspera da flor. Por floração, considerei desde o início da antese das primeiras flores da inflorescência composta até a senescência da última flor da mesma inflorescência. Caracterizei a frutificação como o período de aparecimento de frutos maduros, prontos para dispersão. A intensidade dos eventos fenológicos na população foi avaliada pela proporção de indivíduos observados que apresentavam cada uma das fenofases.

2.4. Visitantes florais

Durante os períodos de floração, registrei o horário de atividade de animais visitantes das inflorescências. Coletei — com puça e sugador — e montei para identificação os visitantes mais frequentes, bem como os prováveis polinizadores efetivos e ocasionais. Anotei o comportamento dos animais, observando qual recurso era explorado por tais, sempre fazendo distinção entre os estágios de desenvolvimento das inflorescências visitadas - se com botões pré-antese, com flores já abertas ou com flores senescentes.

2.5. Sistema reprodutivo

Nos períodos de maior intensidade reprodutiva, conduzi experimentos para identificar o sistema reprodutivo dos 50 indivíduos marcados de *Lychnophora ericoides*. Visitei a área de estudo com frequência de uma a três vezes por semana durante os meses de floração — de julho a outubro de 2003 e janeiro a março de 2004 — para aplicação dos tratamentos e coleta de visitantes florais. Antes da etapa de polinizações manuais,

conduzi testes de receptividade de estigma com peróxido de hidrogênio 3% (Zeisler, 1938 *apud* Kearns e Inouye, 1993), associando características morfológicas do estigma ao período de receptividade. Aproximadamente dez dias do início da antese, protegi as incapacitulescências por um envoltório de tecido (organza de nylon).

Apliquei cada um dos seguintes tratamentos em pelo menos 20 indivíduos e, em cada indivíduo, em um mínimo de duas flores:

- (1) Polinização cruzada manual. Logo no início da antese, com o auxílio de uma pinça, retirei o pólen de flores de um indivíduo e o conduzi ao estigma receptivo de flores de outra planta. Retirei os capítulos não tratados e recoloquei o envoltório de tecido que cobre toda a incapacitulescências para excluir visitantes florais.
- (2) Autopolinização manual. O mesmo procedimento da polinização cruzada manual, porém entre flores da mesma planta.
- (3) Exclusão de polinizadores. Utilizei envoltório de tecido que cobre toda a incapacitulescência para excluir visitantes florais e não apliquei qualquer outro procedimento.
- (4) Controle. Pouco antes do início da antese, retirei o envoltório de tecido das incapacitulescências, que permaneceram expostas aos polinizadores naturais.
- (5) Agamospermia. Durante a antese, pouco antes da deiscência das anteras, sequei o tubo do estilete acima do ovário, descartando estames, anteras e estigma. Retirei os capítulos não tratados e excluí visitantes florais recolocando o envoltório de tecido.



Figura 3. Rebrotas de folhas em *Lychnophora ericoides*, caracterizada pelo surgimento de folhas de coloração verde esbranquiçada no ápice dos ramos.

Ao final do período de desenvolvimento dos frutos, coletei as incapitulescências tratadas para avaliar o resultado dos tratamentos. Dos tratamentos Controle e Exclusão foram contados três capítulos de uma incapitulescência de cada indivíduo. Os capítulos tratados foram abertos e os aquênios analisados e classificados em cada uma das seguintes categorias:

- (1) Frutos formados com semente. Aquênios que produziram semente em seu interior, bem formada e de formato e consistência regulares, bem como frutos atacados por patógenos ou consumidos por larvas de insetos;
- (2) Frutos formados sem semente. Aquênios aparentemente bem desenvolvidos, de formato regular, porém sem uma semente formada em seu interior;
- (3) Frutos abortados. Aquênios malformados, de formato irregular e sem semente em seu interior;

De todos os tratamentos, os frutos formados com semente foram sub-categorizados de acordo com sua condição:

- (1) Frutos não predados. Caracterizados pela presença de semente bem formada e consistente;
- (2) Frutos predados. Caracterizados pela presença de material granuloso, possivelmente fezes, no lugar de uma semente formada dentro do aquênio. Os aquênios predados foram classificados — de acordo com o aspecto visual e o grau de predação — em três classes principais: predação parcial com presença de buracos no aquênio, predação completa a partir da base do aquênio ou ambas as formas em aquênios de um mesmo capítulo;
- (3) Frutos com fungos. Caracterizados pela presença de hifas de fungos no lugar de semente formada dentro do aquênio.

A subcategoria "Frutos predados" foi inserida dentro da categoria "Frutos formados com semente" pois considero que houve desenvolvimento de semente no aquênio, uma vez que larvas de insetos não consomem aquênios vazios (Thomas Lewinsohn, *comunicação pessoal*).

Em laboratório, com incapitulescências conservadas em álcool 70%, calculei a razão pólen:óvulo. Dissequei duas flores de cada indivíduo, retiradas de capítulos diferentes, e conferi a presença de óvulo bem formado — caracterizado por formato

regular. Sobre uma lâmina espalhei os grãos de pólen de todas as anteras da flor e as contei em microscópio ótico Carl-Zeiss Jena. Utilizei sempre botões em estágio pré-antese — de véspera ou prestes a iniciar a antese.

Com a formação de frutos resultante dos tratamentos de polinização controlada, calculei o valor dos índices de auto-incompatibilidade (ISI, *sensu* Bullock, 1985) e de eficácia reprodutiva (RE, *sensu* Ruiz & Arroyo, 1978). Porém, são índices modificados uma vez que foram obtidos pela porcentagem de frutos com sementes formados por cada tratamento, e não simplesmente com a porcentagem de frutos formados, como é de uso. Assim, utilizando os frutos com semente resultantes de cada tratamento, calculei o índice de auto-incompatibilidade para melhor definição do sistema sexual da espécie. Este índice dá-se pela taxa entre a porcentagem de frutos com sementes formados por autopolinização e por polinização cruzada e 0,25 é o limite superior para espécies auto-incompatíveis. Para avaliar a eficiência dos polinizadores naturais, calculei o índice de eficácia reprodutiva — taxa entre porcentagem de frutos com semente produzidos por tratamentos controle (aberto aos visitantes florais) e por polinização cruzada.

2.6. Frutificação

Os frutos de *Lychnophora ericoides* são secos e indeiscentes, do tipo aquênio. São glabros, costados, com pappus em duas séries, sendo a externa curta e persistente (Figura 2F) e a interna longa, espiralada e caduca. Os frutos maduros da espécie podem conter ou não semente formada, embora não apresente clara diferenciação visual entre tais formas.

Com objetivo foi de verificar se a medida de atributos dos frutos varia significativamente entre anos e tratamentos, avaliei a frutificação referente às estações reprodutivas de 2003 e de 2004. Para isso, utilizei aquênios maduros de inflorescências sujeitas aos tratamentos Controle e Exclusão, dentre as polinizações controladas. Para Controle e Exclusão, analisei dois aquênios por indivíduo, de 10 indivíduos, de cada um dos dois períodos reprodutivos, totalizando 20 frutos de cada tratamento. Para cada amostra, pesei os frutos em balança de precisão de 0,001g (OHAUS Precision Plus 400), medi o comprimento do aquênio (excluindo-se o pappus do mesmo) com auxílio de paquímetro digital Mitutoyo Digimatic SR44 e abri cada fruto para verificar a presença de semente formada.

Para igual número de aquênios e para ambas as estações reprodutivas, repeti o procedimento descrito acima para os frutos resultantes de inflorescências envolvidas por tecido durante a floração subsequente — tratamento Exclusão de polinizadores.

2.7. Relação entre biomassa e potencial reprodutivo

Avaliei a relação entre tamanho de indivíduo (utilizando altura como parâmetro para estimativa de peso seco) e reprodução (estimado a partir do número de incapacitulescências produzidas) em dois diferentes períodos: entre julho e novembro de 2003, quando havia aproximadamente 20 indivíduos em floração, e entre janeiro e março de 2004, quando analisei os 20 indivíduos do período anterior mais outros 30 indivíduos da população, a qual estava quase totalmente em floração. Calculei a relação entre esforço de reprodução em cada um dos dois períodos e biomassa estimada a partir da altura.

A equação para estimar a biomassa aérea foi determinada por Andrade *et al.* (2004). A altura total se mostrou o melhor parâmetro adotado, com valor de $r^2 = 0,89$, segundo a fórmula

$$y = 205,41x1,394$$

onde x é a altura do arbusto em metros.

2.8. Análises Estatísticas

Para cada medida dos aquênios, calculei a média aritmética e o erro-padrão, bem como conduzi testes t pareados entre as medidas dos frutos, pesos e relação sementes/fruto, entre anos e entre tratamentos. Para averiguar a relação entre tamanho do indivíduo e potencial reprodutivo, utilizei regressão linear múltipla tipo *stepwise* "normal" entre o número de incapacitulescências produzidas em cada um dos períodos reprodutivos e os parâmetros de estimativa de biomassa. Para todas as análises estatísticas utilizei o programa BioEstat 2.0 (Ayres *et al.*, 2000).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. Biologia Floral

Lychnophora ericoides apresenta síndrome para polinização por lepidópteros, em razão de atributos como coloração predominantemente púrpura e de um formato de corola tubular. Atributos florais, sejam eles morfológicos, fisiológicos ou ecológicos estão relacionados aos vetores de polinização e uma análise dessas características pode auxiliar na determinação dos polinizadores. Esse conjunto de atributos caracteriza as diferentes síndromes de polinização, as quais constituem um importante guia para subsidiar estudos de ecologia da polinização (Faegri & van der Pijl, 1979). Os atributos florais em *L. ericoides* se mostraram eficazes na atração de diversas ordens de insetos.

Cada um dos capítulos abriga de três a cinco flores. O número médio de capítulos por incapitulescência foi de $22,6 \pm 4,2$ e de flores por incapitulescência foi de $78,4 \pm 18,7$ (para ambos, $n = 30$). Por incapitulescência abrem-se entre três e 25 flores por dia, de um a cinco capítulos. Em alguns taxa da família Asteraceae, a evolução levou à formação de inflorescências complexas de capítulos agrupados (incapitulescências ou sinflorescências), acompanhada da diminuição do número de flores de cada capítulo primário (Harris, 1999). Tal conformação de inflorescência está presente em grupos como várias espécies de *Lychnophora* (Semir, 1991) e espécies de *Elephantopus* (Vernonieae), *Espeletia* (Heliantheae) (Harris, 1999) e *Lagascea* (Heliantheae) (Harris, 1994).

Todas as flores são hermafroditas perfeitas, com distância marcada entre o ápice das anteras e estigma, possível estratégia da espécie para evitar autopolinização (Tabela 1). Apresenta porções florais femininas e masculinas bem formadas em todas as flores - tanto em capítulos da periferia e como do centro da inflorescência composta. Embora seja comum a seqüência de abertura da periferia para o centro da incapitulescência (basipétala), são muitos os indivíduos que não apresentaram uma seqüência clara de abertura dos capítulos. A iniciação, ontogenia e subsequente antese do capítulo secundário (incapitulescência) são homólogas ao de um aglomerado de capítulos primários, isto é, os capítulos primários são iniciados em seqüência acropétala, desenvolvem-se de forma acropétala — capítulos abrem do centro para a periferia — mas apresentam seqüência de antese basipétala (Harris, 1994, 1999).

Para aproximadamente 80% dos indivíduos da área estudada, a antese inicia-se entre 1000 h e 1200 h, com poucas flores abrindo antes das 1000 h e depois das 1300 h. Logo após a abertura do botão, as anteras já estão maduras, liberando pólen ao mais leve toque. As flores podem ser consideradas protândricas uma vez que as anteras iniciam a liberação de pólen em média 71 ± 18 minutos ($n = 6$) antes da receptividade do estigma da mesma flor. A apresentação do pólen, nas Asteraceae, dá-se geralmente pela elongação do tubo do estilete, o qual conseqüentemente empurra, para o exterior, os grãos de pólen que se acumulam no tubo formado pelas anteras (Leppik, 1970). Tal mecanismo foi o observado em *L. ericoides*. Não registrei o mecanismo de apresentação do pólen semelhante ao tipo pistão (Faegri & van der Pijl, 1979), como em *Mutisia coccinea* (Sazima & Machado, 1983). Quanto à duração, entretanto, a protandria em *L. ericoides* ocorre de forma semelhante à de tal espécie, apresentando a fase feminina logo após a apresentação do pólen, no mesmo dia. Em *Helianthus*, por exemplo, é conhecida maturação de anteras e apresentação de pólen durante o dia e maturação do estigma e conseqüente receptividade apenas na manhã seguinte (Lobello *et al.*, 2000).

A produção de néctar inicia-se logo após o início da antese. De 20 flores amostradas, obtive um volume total de 7 μ L. Em razão do reduzido volume, diluí o conteúdo total de néctar em igual volume de água destilada para possibilitar a medição pelo refratômetro. O valor obtido foi então corrigido, multiplicando-se por 2 e obtendo-se a concentração de 23%. Embora, em alguns grupos de Asteraceae, possa ocorrer a produção de néctar por flores especializadas do disco de cada capítulo (Faegri & van der Pijl, 1979), em *L. ericoides* tal produção ocorre apenas em nectários em forma de anel completo, localizados na base do estilete de cada flor, assim como em *Mutisia coccinea* (Sazima & Machado, 1983). Em *L. ericoides*, há néctar disponível desde o início da antese até o final da fase feminina e este se acumula no tubo da corola, desde a base até metade do comprimento do tubo. *M. coccinea*, polinizada por beija-flores, apresentou produção média de 20 μ L de néctar por flor, a uma concentração de açúcares semelhante, cerca de 23% (Sazima & Machado, 1983)

Tabela 1. Medidas de atributos florais (em mm) de *Lychnophora ericoides* a partir de material fresco coletado na Fazenda Água Limpa, DF (n = 30).

Atributos florais (n=30)		Medidas (mm)	
		X	EP
Abertura do tubo da corola	min	1,059	0,015
	max	1,511	0,036
Distância estigma/anteras		5,579	0,164
Distância estigma/corola		10,968	0,164
Comprimento do tubo da corola		6,865	0,152
Androceu		12,253	0,232
Gineceu		17,832	0,255

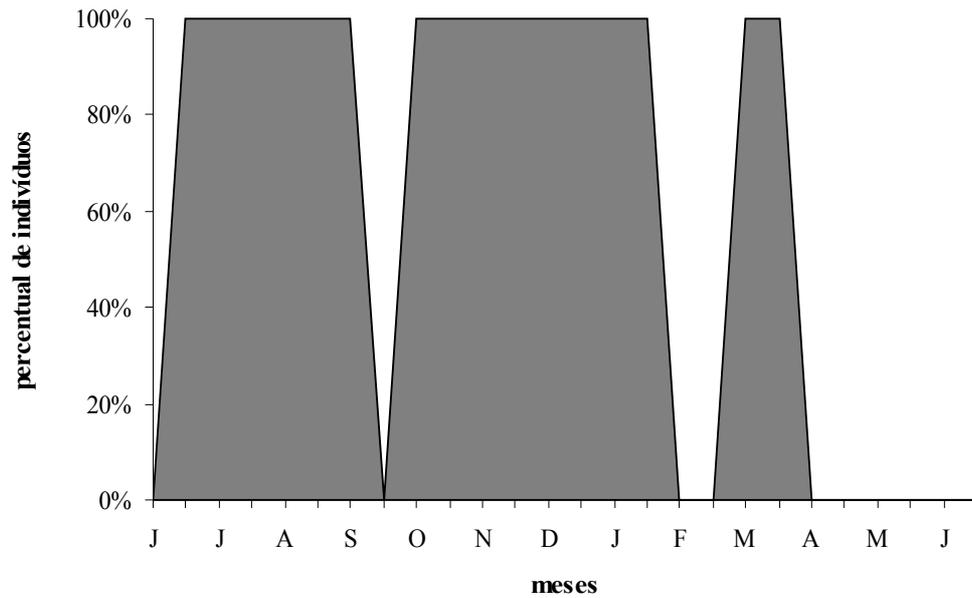
3.2. Fenologia

Dentro de limites impostos por restrições filogenéticas, os padrões fenológicos (tempo, frequência, duração, grau de sincronia, etc.) de cada fase são provavelmente resultado de um compromisso entre uma variedade de pressões seletivas, como mudanças climáticas sazonais, disponibilidade de recursos e presença de polinizadores, predadores e dispersores de sementes (Fenner, 1998). Apesar da marcada variação sazonal do clima do cerrado, estudos indicam que, para comunidade de lenhosas, os períodos de floração e frutificação podem estar distribuídos durante todo o ano (Mantovani & Martins, 1988; Oliveira, 1991). O conhecimento atual a fenologia permite propor alguns conjuntos de plantas lenhosas com eventos fenológicos similares, nos quais as fenofases são relativamente independentes da estacionalidade climática, exceto durante o estabelecimento das plântulas (Oliveira, 1998).

Durante o presente estudo, o aparecimento de botões florais ocorreu continuamente entre meados de junho e setembro, a uma intensidade baixa na população, e no período entre meados de dezembro e março (Figura 4B), dessa vez de forma marcada, com grande parte dos indivíduos da área em botão. A floração teve início aproximadamente duas semanas após o aparecimento dos primeiros botões florais. Ocorreu entre os meses de julho a início de outubro e de janeiro a meados de março, com pico em fevereiro (Fig. 4B). Silva *et al.* (2002) registrou, para 13 espécies de Asteraceae em vereda, floração durante o ano inteiro, com grande pico durante março, mês de maior precipitação pluviométrica na região. Os resultados apóiam as observações anteriores de Almeida *et al.* (1998), confirmando para *L. ericoides* a possível ocorrência de dois períodos de floração perceptíveis a cada ano.

De acordo com as estratégias de floração propostas por Sarmiento & Monasterio (1983 *apud* Oliveira, 1991), *L. ericoides* seria classificada como uma espécie de floração precoce e retardada para os períodos reprodutivos observados em 2003 e 2004, respectivamente. Um maior número de indivíduos da espécie floresceu durante a estação chuvosa. Trabalhando em cerrados do sul do estado de São Paulo, Mantovani & Martins (1988) encontraram uma maior concentração de espécies florindo em época chuvosa, e isso estaria relacionado não só ao alto índice pluviométrico ou de umidade relativa mas também a temperaturas mais altas e fotoperíodos mais longos.

(A)



(B)

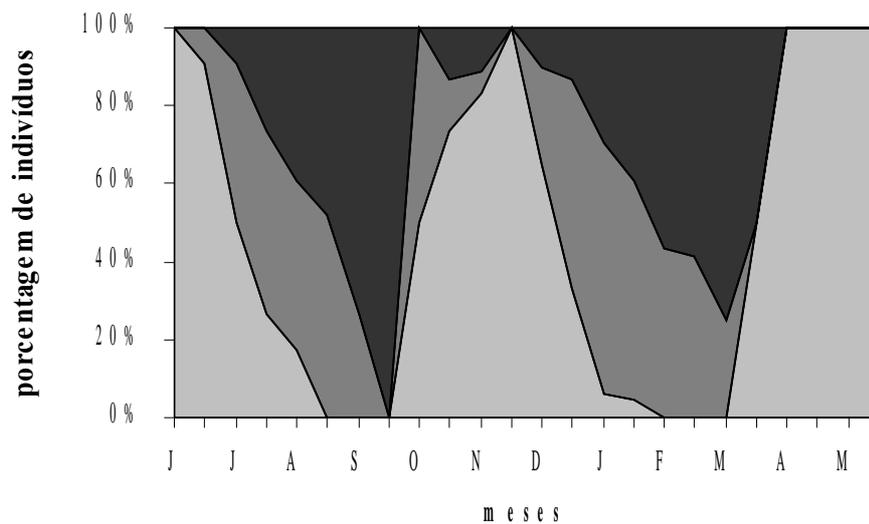


Figura 4. Fenograma de 20 indivíduos de *Lychnophora ericoides* na Fazenda Água Limpa, DF, entre julho de 2003 e julho de 2004. Porcentagem de indivíduos reprodutivos (A) em rebrota e (B) em frutificação (preto), em botões florais (cinza) e em floração (cinza claro).

Para os indivíduos reprodutivos da população como um todo, a intensidade de floração foi mais pronunciada no período reprodutivo de 2004. Tal fato foi observado também em nível individual, isto é, das 19 plantas que floresceram nos dois períodos reprodutivos, 16 apresentaram maior intensidade na floração de 2004, produzindo mais incapacitulescências durante a estação. No entanto, a intensidade apresentou larga variação individual, pois plantas com muitas incapacitulescências tanto podem florescer a uma taxa de 6 flores por dia como podem abrir mais de 40 flores de diferentes inflorescências em uma só manhã. Assim, apesar da presença de indivíduos que florescem com forte intensidade por um breve período, essa população *L. ericoides* aparentemente apresenta um padrão de floração mais assemelhado ao tipo "cornucópia", de acordo com a classificação de tipos fenológicos de floração propostos por Gentry (1974), para bignoniáceas tropicais. Tal padrão fenológico se caracteriza por produção de flores por várias semanas, propiciando a atração de ampla gama de visitantes florais. Porém, vários dos visitantes da espécie exploram apenas botões pré-antese ou pilham néctar, pouco contribuindo para o transporte de pólen entre flores.

A floração se mostra bastante assincrônica entre indivíduos, uma vez que alguns produzem flores em dezembro enquanto outros só iniciaram sua reprodução em março (Tab. 2). Dependendo da quantidade de incapacitulescências produzidas, cada indivíduo pode tanto florir por 10 dias e não mais apresentar flores como apresentar flores abertas durante mais de um mês, esse último padrão observado para aproximadamente 80% dos indivíduos reprodutivos. Tal assincronia pode representar importante papel na reprodução da espécie, aumentando a taxa de polinizações cruzadas assim como observado para *Pterodon pubescens* (Afonso, 1997). Segundo Gentry (1974), espécies com padrão de floração mais assemelhado ao "cornucópia" podem atrair os polinizadores do tipo "tripliners" durante as semanas em que florescem. *Tripliners* são visitantes característicos de plantas de floração "steady state" (que florescem por um longo período, produzindo poucas flores por dia) e, após a localização de cada planta, as visitam diariamente, como rotas traçadas. Assim, uma vez no roteiro de tais visitantes, a assincronia de floração entre indivíduos de *L. ericoides* atrairia os polinizadores a um maior número de plantas, propiciando uma maior taxa de polinização cruzada. Abelhas, mamangavas e scoliídeos foram observados visitando grupos de indivíduos de *L. ericoides* em seqüências identificáveis — por exemplo, provenientes da extremidade sul

Tabela 2. Assincronia das fenofases de botão floral (B) e de floração (F) entre 20 indivíduos de *Lychnophora ericoides*, na Fazenda Água Limpa, DF. As observações foram quinzenais, entre junho de 2003 e março de 2004.

indivíduo	jun	jun	jul	jul	ago	ago	set	set	out	out	nov	nov	dez	dez	jan	jan	fev	fev	mar	mar		
1			B	BF	BF	F								B	B	BF	F					
2				B	BF	BF	BF	F											B	F		
3			B	BF	BF	BF									B	BF	BF	F				
4				B	BF	BF	F						B	B	B	BF	BF	BF	F			
5			B	B	BF	BF	BF								B	B	F					
6				B	B	BF	F						B	BF	F	B	BF	F				
7				B																		
8			B	BF	BF	F									B	BF	BF	F				
9			B	BF	BF	BF	BF		B	F				B	B	BF	BF	BF	BF	F		
10										BF	F							B	BF	F		
11			B	B																		
12			B	BF	BF	BF	F			B	BF			B	F	F					BF	
13				F											B	B	BF	BF	BF	F		
14	B	F	BF	B	BF	F										B	B	BF	BF	F		
15			B	BF		B	F							B	B	BF	BF	F				
16				BF	F																	
17			B	F	F																BF	F
18				B	BF	BF	F							B	BF	BF	F	B	F			
19						B	BF	F					B	B	BF	BF	F			BF	F	
20				B	BF	BF	F									B	BF	F				

em direção às arnicas mais ao norte da mancha.

A brotação de folhas ocorreu mais intensamente entre os meses de julho e setembro, final do período seco, e a partir de outubro a meados de janeiro (Fig. 4A), meses tipicamente chuvosos. Para grande parte dos indivíduos presentes na área de estudo, observei maior intensidade de brotação de folhas nas semanas anteriores aos picos de floração (Fig. 4B). Para espécies brevidecíduas no cerrado, a floração precoce — que ocorre no início das chuvas — acompanhando ou seguindo a troca de folha, implica que o processo reprodutivo pode ser mantido com o produto fotossintético gerado naquele momento (Oliveira, 1998). O período entre abril e junho de 2004 se caracterizou por mais de 2/3 dos indivíduos amostrados com folhas velhas e baixa intensidade de rebrota nas plantas da população estudada.

Uma vez que, em cada incapitulescência, os capítulos abrem em seqüência, aproximadamente 3 a 25 flores por dia, observei um período de sobreposição das fenofases de botões florais e floração que durava em média 8 dias para cada inflorescência composta. Em alguns indivíduos, registrei também a presença de frutos de períodos de reprodução anteriores ainda presos às plantas ao início do aparecimento de botões florais e flores. Isso indica que após a maturação, a dispersão pode ocorrer de forma lenta. Segundo Oliveira (1998), em estudo sobre reprodução de lenhosas do cerrado, diferentes estratégias de fenologia de floração estão relacionadas aos períodos ótimos de dispersão através de diferentes períodos de desenvolvimento de frutos. Espécies disseminadas por vento, por exemplo, poderiam explorar polinizadores disponíveis em diferentes épocas do ano, mas ajustar o desenvolvimento dos frutos para a mesma época de dispersão. Aparentemente, tal ajuste da época de dispersão não ocorre em *L. ericoides*, pois os aquênios permaneceram nos incapitulescências por aproximadamente 30 a 40 dias após a maturação, independente de qual das estações reprodutivas.

3.3. Visitantes florais

Registrei a visita de 32 espécies de insetos pertencentes a seis ordens, além de quatro espécies de beija-flores (Trochilidae). Grande parte desses atuava como coletores de óleo de inflorescências pré-antese ou como pilhadores de néctar. Em menor número, insetos que considerei polinizadores ocasionais, outros poucos predadores de peças florais e ainda espécies sem comportamento definido durante os registros (Tabela 3).

Em *Lychnophora ericoides*, os principais polinizadores efetivos são himenópteros das famílias Apidae e Scoliidae. Em estudo sobre polinização de 279 espécies de Cerrado, Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1988) encontraram abelhas como polinizadores principais em várias asteráceas, juntamente com lepidópteros, dípteros e/ou vespas. Os resultados do presente estudo apóiam Figueroa-Castro & Cano-Santana (2004) que encontrou, no México, flores de Asteraceae mais freqüentemente visitadas por insetos das ordens Diptera, Hymenoptera, Coleoptera e Lepidoptera.

Tanto as espécies de *Bombus* como o scoliídeo foram os principais visitantes e os polinizadores mais eficientes. Espécies do gênero *Bombus* são bem documentadas como visitantes florais de compostas (Kawarasaki & Hori, 1999; Wesselingh *et al.*, 2000; Tsukaya *et al.*, 2002; Figueroa-Castro & Cano-Santana, 2004). Ambas eram encontradas principalmente desde o início da antese das primeiras flores, aproximadamente às 1000 h, até 1300 h. Para as duas espécies, as visitas duram entre 3 e 5 segundos em cada flor - visitam todas as flores da inflorescência e as demais inflorescências de uma mesma planta. Apresentam comportamento semelhante nas visitas, pousando diretamente sobre as flores e introduzindo a língua no tubo da corola em direção à base da flor para alcançar o néctar. Contatam a superfície ventral tanto ao ápice das anteras — quando a flor está em fase masculina — como aos estigmas — durante a fase feminina.

A abelha *Apis mellifera* não se mostrou um polinizador eficiente, embora tenha sido muito freqüente na área nos meses de agosto e setembro de 2003. Foram encontrados principalmente pela manhã, entre 1100 h e 1200 h. As visitas duram aproximadamente 5 segundos e visitam todas as flores da inflorescência. Embora sempre procure atingir a base da flor em busca de néctar, a forma como o faz varia. Ora pousa na borda do tubo da corola — dessa forma, não contatando nem anteras nem estigma ou pouco contatando a frente — ora prende-se com as patas diretamente sobre o tubo do estilete com a cabeça voltada para a base da flor — possibilitando o contato entre as estruturas sexuais e a superfície ventral e patas posteriores da abelha. Assim, apesar de freqüentes no campo em períodos específicos,

Tabela 3. Comprimento corporal (em mm) e comportamento de visitantes florais relacionados à fenofase floral de *Lychnophora ericoides* na Fazenda Água Limpa, DF. PE = Polinizador efetivo, PO = Polinizador ocasional, Pi = Pilhador, Co = Coletor e Mo = Mordedor.

Visitantes	Comprimento do corpo (mm)	Comportamento/ Categoria	Fenofase floral
HYMENOPTERA			
APIDAE			
<i>Apis mellifera</i>	11,5	PO / Co	flores
Indeterminado 1	20,4	PO / Co	flores
Indeterminado 2	13	PO / Co	flores
<i>Bombus</i> sp	24,3	PE / Co	flores
APOIDEAE			
Indeterminado	14	PE / Co	flores
FORMICIDAE			
<i>Azteca</i> sp		Co	botões
<i>Camponotus</i> sp1		Co	botões
<i>Camponotus</i> sp2		Co	botões
<i>Camponotus</i> sp3		Co	botões
<i>Ectatomma</i> sp			flores
<i>Zacryptocerus pusillus</i>		Co	botões
<i>Zacryptocerus</i> sp		Co	botões
HALICTIDAE			
Indeterminado	10,5		botões
SCOLIIDAE			
Scoliinae			
Indeterminado 1	22,3	PE / Co	flores
Indeterminado 2			

Tabela 3. Comprimento corporal (em mm) e comportamento de visitantes florais relacionados à fenofase floral de *Lychnophora ericoides* na Fazenda Água Limpa, DF. PE = Polinizador efetivo, PO = Polinizador ocasional, Pi = Pilhador, Co = Coletor e Mo = Mordedor. (Continuação).

Visitantes	Comprimento do corpo (mm)	Comportamento/ Categoria	Fenofase floral
HYMENOPTERA			
VESPIDAE			
Indeterminado	15		botões
<i>Polybia sp.</i>	9,3		botões
<i>Polistes versicolor</i>	14		botões
<i>Polistes sp.</i>	15		botões
Eumeninae			
Indeterminado	23,5	PO / Co	botões
LEPIDOPTERA			
Hesperiidae			
<i>Urbanus proteus</i>	21	PO / Co	flores
Papilionidae			
<i>Heraclides thoas brasiliensis</i>	31,3	Pi	flores
Pyrrhopygidae			
<i>Eubella luteizuna</i>	24	PO / Co	flores
Pieridae			
<i>Antheos clorinde</i>	28	PO / Co	flores
<i>Phoebis statira</i>	21,2	PO / Co	flores
COLEOPTERA			
Chrysomelidae			
Indeterminado		Mo	flores
Curculionidae			
Indeterminado			
Lagridae			
Indeterminado			
Mordellidae			
Indeterminado			
Scarabeidae			
Indeterminado		Mo	flores

Tabela 3. Comprimento corporal (em mm) e comportamento de visitantes florais relacionados à fenofase floral de *Lychnophora ericoides* na Fazenda Água Limpa, DF. PE = Polinizador efetivo, PO = Polinizador ocasional, Pi = Pilhador, Co = Coletor e Mo = Mordedor. (Continuação).

Visitantes	Comprimento do corpo (mm)	Comportamento/ Categoria	Fenofase floral
HEMIPTERA			
Reduviidae			
Indeterminado 1			flores
Indeterminado 2			flores
MANTODEA			
Indeterminado (imatur)			botões
DIPTERA			
Syrphidae			
Indeterminado		Co	botões
Muscidae			
Indeterminado 1		Co	botões
Indeterminado 2		Co	botões
TROCHILLIDAE			
<i>Amazilia fimbriata</i>		Pi	flores
<i>Amazilia lactea</i>		Pi	flores
Indeterminado 1		Pi	flores
Indeterminado 2		Pi	flores

pude classificar *Apis mellifera* como polinizadora ocasional e não efetiva.

Abelhas africanizadas, bem como abelhas sem ferrão, são visitantes comuns uma vez que são generalistas e se sobrepõem bastante em tempo e local de forrageamento (Toledo *et al.*, 2003). Em espécies de Asteraceae, tais abelhas aparentemente cumprem importante papel na polinização devido a sua frequência e diversidade (Oliveira, 1991; Cerana, 2004; Figueroa-Castro & Cano-Santana, 2004), embora seu comportamento de visita possa comprometer a eficiência do serviço de polinização (Krend & Murphy, 2003).

As flores de *L. ericoides* produzem néctar. Isso, além de sua cor (púrpura) e sua morfologia (tubular) confere a essas flores uma síndrome de polinização por borboletas (Faegri & van der Pijl, 1979). No entanto, assim como *Apis mellifera*, classifiquei maior parte dos lepidópteros registrados como polinizadores ocasionais, uma vez que, embora frequentes na área de estudo, apresentavam comportamento de visita pouco eficiente para a troca de pólen entre flores. De fato, borboletas não são consideradas polinizadores eficientes nem em áreas temperadas nem em comunidades tropicais (Murphy, 1984; Machado & Sazima, 1987). Pelo comprimento de suas patas, apenas eventualmente contatavam a porção ventral a estruturas reprodutivas de cada flor, sendo que tal fenômeno foi registrado poucas vezes para *Heraclides thoas brasiliensis* e mais frequente em *Urbanus proteus*. Registrei a visita de borboletas desde o início da antese até pouco depois de 1400 h. Foram mais frequentes as borboletas das famílias Hesperiiidae, Pieridae e Papilionidae. Evans *et al.* (2003) também registrou essas famílias em visitas a capítulos de *Liatris ohlingerae* (Asteraceae). No entanto, elas aparentemente atuavam como polinizadores efetivos. Foi possível observar pólen nos pêlos corporais das borboletas bem como em suas probóscides. Além disso, as borboletas eram vistas voando de planta em planta da espécie estudada, ao invés de visitar flores de outras espécies.

Ao contrário de demais himenópteros, como vespas e abelhas, formigas raramente são polinizadores (Beattie & Hughes, 2002). No entanto, também se caracterizaram por sua frequência em capítulos pré-antese. Particularmente, duas espécies de *Zacryptocerus*, quando encontradas nas incapitulescências, apresentaram-se sempre em número razoável — geralmente mais de 20 indivíduos — e cada formiga permanecia vários minutos em um único ponto da inflorescência. *Zacryptocerus* é um gênero conhecido por consumo de néctar, pólen e óleo de plantas (Dias & Álvarez, 2001). Aparentemente, exploravam o óleo presente em cada incapitulescência, na região

entre os capítulos. Segundo Santos & Del-Claro (2001), *Zacryptocerus pusillus*, bem como espécies de *Ectatomma* e *Camponotus* são descritas como as mais abundantes em arbustos de *Tocoyena formosa* (Rubiaceae), que apresentam nectários nas próprias flores bem como estruturas secretoras extraflorais. Tais nectários florais persistem após a polinização e queda da corola, funcionando a partir de então como nectários extraflorais.

A presença de estruturas secretoras extraflorais é considerada um mecanismo de associação a animais em resposta ao ataque de herbívoros (Del-Claro, 1995). *Lychnophora ericoides* não apresenta tais estruturas, mas sua epiderme possui estruturas secretoras de óleo (Luque *et. al.*, 2001), presente particularmente em suas incapacitulescências antes do início da antese. Entre indivíduos de *L. ericoides* podemos observar uma variação na presença de óleo aromático depositado sobre as folhas. Indivíduos "aromáticos" apresentam folhas impregnadas e com odor agradável, embora isso possa ocorrer apenas em alguns módulos da planta. Esses indivíduos contrastam com os "não-aromáticos", cujas folhas não apresentam tais características. Assim, por parte dos insetos que exploram o óleo, seria possível esperar maior frequência de visita a indivíduos "aromáticos" que a "não-aromáticos". Não pude, porém, observar tal relação. Independente da deposição de óleo sobre as folhas, são as incapacitulescências com botões pré-antese que atraem efetivamente os insetos.

Não registrei encontros entre espécies de formigas e herbívoros, mas é possível perceber que o óleo secretado por inflorescências pré-antese exerce atração sobre formigas. As espécies de *Ectatomma* e *Camponotus*, assim como outros himenópteros, exploravam o óleo secretado pelas inflorescências, comportando-se de forma mais ágil, ou mesmo agressiva, atendo-se a poucos botões e frequentemente circulando sobre as folhas e o restante da planta. Embora não conclusivos, os resultados de Santos & Del-Claro (2001) sugerem que visitantes de estruturas secretoras extraflorais conferem proteção aos indivíduos de *Tocoyena formosa*. Pela frequência das formigas em indivíduos reprodutivos de *Lychnophora ericoides* e por seu comportamento por vezes agressivo, seria possível acreditar que o óleo secretado exercesse atração sobre formigas, numa relação de defesa contra herbivoria por parte destas. Entretanto, não observei relação clara entre abundância de formigas sobre a planta e seu *status* de "aromática" ou "não-aromática".

Observei maior parte de vespas da família Vespidae e dípteros visitando apenas inflorescências em botão, principalmente no período pré-antese (Tab. 3). Assim como

as formigas, esses grupos de insetos consumiam óleo aromático produzido por tecido secretor na região entre os capítulos. Classifiquei o vespídeo Eumeninae Indeterminado (Figura 5) e a abelha grande Apidae Indeterminado 1 (Tab. 3) como polinizadores ocasionais, uma vez que registrei contarem algumas vezes anteras e estigma das flores de capítulos do raio ao consumirem óleo entre capítulos ainda fechados no centro. Embora tenha registrado o contato poucas vezes, essa classificação deve-se a frequência desses insetos na área de estudo e ao tamanho corporal de ambas as espécies — acima de 20 mm — que possibilita o contato caso pousem sobre flores abertas. Não registrei tais insetos em visita especificamente a botões já abertos, pois aparentemente não consomem néctar nem pólen das flores.

Em visita a incapacitulescências de arnica, registrei cinco espécies de coleópteros pertencente às famílias Scarabeidae, Mordellidae, Lagridae, Curculionidae e Chrysomelidae (Tab. 3). Foram freqüentemente encontrados em inflorescências durante todo o período de floração, geralmente sem comportamento claro, e várias vezes mastigando peças florais. Esse comportamento foi observado também em ortópteros, embora esses menos abundantes. Os indivíduos da espécie de scarabeídeo foram muito abundantes — vários deles em cópula — sobre inflorescências de vários indivíduos da população no período entre dezembro de 2003 e janeiro de 2004. Também foram os principais mastigadores de peças florais, predando flores recém abertas ou mesmo botões pré-antese — abriam as brácteas involucrais de cada capítulo e consumiam as flores de seu interior. Segundo Janzen (1971), diversas famílias de besouros encontram-se entre os principais predadores de sementes. Entretanto, parece improvável que o grande número de scarabeídeos em *L. ericoides* pode estar relacionada com sua provável ovoposição sobre incapacitulescências, uma vez que tal grupo não utiliza asteráceas em seu ciclo de vida (Thomas Lewinsohn, *comunicação pessoal*).

Aranhas, hemípteros e mantódeos foram encontrados com pouca frequência e não apresentavam comportamento específico durante minhas observações. Permaneciam pelo



Figura 5. Espécie indeterminada de vespídeo (Eumeninae) em visita a capítulos fechados de *Lychnophora ericoides*, na Fazenda Água Limpa, DF.

menos 10 minutos sobre a inflorescência e foram encontrados principalmente sobre flores já abertas. Pêlos corporais dos hemípteros Reduviidae, bem como o próprio tamanho corporal, permitiam grande acúmulo de pólen sobre o corpo do inseto, característica favorável à eficiência do serviço de polinização (Faegri & van der Pijl, 1979). No entanto, por seu comportamento letárgico, poucas vezes mudando de lugar ou de planta, não me permitem considerá-lo um polinizador sequer ocasional. Hemípteros da família Reduviidae são importantes predadores de herbívoros, principalmente coleópteros e outros hemípteros, e podem atuar na regulação de populações dessas espécies (Jahnke *et al.*, 2002). Apesar disso, no Brasil, existem poucos estudos sobre o papel desses predadores em ecossistemas de cerrado, maior parte desses aborda a função dos reduvídeos no controle biológico de pragas em lavouras (Jahnke *et al.*, 2002; Jesus *et al.*, 2002). Aparentemente, assim como as aranhas observadas, os reduvídeos utilizavam as inflorescências de *L. ericoides*, como local para forragear, possivelmente à espera de demais visitantes florais, como os coleópteros.

Beija-flores foram freqüentes no campo durante curtos períodos em cada uma das duas estações reprodutivas. Pilhavam néctar rapidamente de cada flor — em menos de um segundo — mas cada visitante atinha-se a uma planta até que visitadas todas as flores abertas no dia. Visitas oportunistas por beija-flores são descritas para várias espécies de cerrado (Oliveira, 1991; Melo, 2001) e mesmo de caatinga (Machado & Sazima, 1995).

Beija-flores são conhecidos por sua termo-sensibilidade (Morrison, 1962) e embora se considere que as condições ambientais no cerrado sejam restritivas à atividade dessas aves em dias quentes (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988), registrei visitas desde o início da antese até horários por volta de meio-dia. Tal observação confirma a de Oliveira (1991), que registrou visitas oportunistas por beija-flores a várias espécies em cerrado do Jardim Botânico de Brasília, mesmo em horários mais quentes.

3.4. Sistema reprodutivo

Nos dois períodos reprodutivos avaliados, a porcentagem de conversão de flores em aquênios é virtualmente de 100%, isto é, de todas as flores tratadas obtive número

Tabela 4. Resultados das polinizações controladas para *Lychnophora ericoides* referentes às florações de julho a outubro de 2003 (A) e de janeiro a março de 2004 (B). Números e porcentagem em relação ao número de flores tratadas, de aquênios obtidos de cada um dos tratamentos e das categorias de condições do fruto (sem semente, com semente e abortados).

(A)

tratamentos	flores	sem semente		com semente		abortados	
Controle	364	213	59%	96	26%	55	15%
Exclusão	303	232	77%	32	11%	39	13%
Autopolinização	18	18	100%	0	0%	0	0%
Polinização Cruzada	26	23	88%	3	12%	0	0%

(B)

tratamentos	flores	sem semente		com semente		abortados	
Controle	1164	394	34%	739	63%	31	3%
Exclusão	454	190	42%	240	53%	24	5%
Autopolinização	272	170	63%	95	35%	7	3%
Agamospermia	363	280	77%	77	21%	6	2%
Polinização Cruzada	332	178	54%	144	43%	10	3%

equivalente de frutos formados, independente do tratamento conduzido (Tab. 4). No entanto, grande número não apresentava semente, sequer abortada, em seu interior. Em poucos aquênios pude registrar, a presença de aborto de semente - diferente da categoria Aborto (Tab. 4), que diz respeito a malformação do aquênio como um todo e não apenas da semente.

A porcentagem da produção de sementes variou em cada estação reprodutiva. A floração de 2003 produziu 96 frutos com semente pelo tratamento Controle (26% das flores tratadas) e três por Polinização Cruzada (12%) contra 32 (11%) por Exclusão e nenhuma por Autopolinização. Em 2004, para todos os tratamentos, a produção de frutos com semente foi maior em números absolutos (Tab. 4), bem como a maior produção pelo tratamento Controle em 2004 (63% contra 26%). Isso pode apresentar relação com a floração conspícua nesse período, que possibilitou a atração de maior volume de polinizadores e, assim, maior transferência de pólen. Nesse mesmo ano, Polinização Cruzada converteu 43% das flores tratadas em frutos com semente. Diferentemente do período reprodutivo de 2003, os tratamentos Exclusão, Autopolinização e Agamospermia — este último conduzido só em 2004 — produziram razoável proporção de aquênios com semente (53%, 35% e 21%, respectivamente, das flores de cada tratamento).

Possivelmente, a formação de aquênios resultante dos tratamentos Autopolinização, Agamospermia e Polinização Cruzada, sofreu forte influência do método adotado — floração de 2004 principalmente. Assim como nos experimentos conduzidos em 2003, certos capítulos de cada incapitulescência foram tratados enquanto os demais foram removidos. No entanto, devido às condições de clima, entre julho e outubro de 2003 pude fazer mais visitas à área de estudo em dias consecutivos que nos meses de janeiro a março de 2004. Sequências de dias ensolarados me possibilitaram tratar mais flores de uma mesma incapitulescência, ainda que isso implicasse em conduzir as polinizações em um número menor de indivíduos da população. O tratamento de uma maior proporção de capítulos de cada incapitulescência resultou em menor remoção de capítulos não tratados, caracterizando menor interferência na estrutura da incapitulescência.

A iniciação e estádios iniciais do desenvolvimento de sépalas, pétalas, estames e carpelos são bastante similares aos de folhas (Raven *et al.*, 1999). As brácteas involucrais que envolvem os capítulos de cada incapitulescência são verdes desde a fase

de primórdio floral até o fim da vida útil da flor. Como folhas, fazem fotossíntese e transpiram, auxiliando as folhas dos ramos na produção de energia e na condução de seiva para o ápice dos módulos, onde se encontram as inflorescências. É possível que a remoção de mais de 50% dos capítulos de uma incapitulescência influencie nesse processo, prejudicando a produção dos aquênios mesmo após polinização bem sucedida. Além disso, a predação dos poucos frutos com sementes formadas se mostrou inevitável, dado a alta taxa de predação em todos os tratamentos de 2004.

Os aquênios resultantes destes três tratamentos apresentavam aspecto frágil, com o pericarpo quebradiço, ao contrário dos frutos resultantes dos tratamentos Controle e Exclusão. Tais tratamentos não necessitavam da remoção de capítulos, de forma que as inflorescências não foram alteradas — a não ser pelo envoltório de organza. Com os tratamentos Controle e Exclusão livres dos efeitos citados acima, é possível comparar seus resultados com maior precisão e concluir que *L. ericoides* forma frutos com semente tanto por polinização cruzada (tratamento Controle) como por autopolinização espontânea (Exclusão).

A adoção da contagem de sementes ao invés de frutos formados deve-se ao fato de todos os tratamentos terem formado uma notável proporção de aquênios sem semente (partenocarpia). Assim, formação de aquênios, no presente contexto, não se mostra um bom parâmetro para o cálculo de índices como o índice de incompatibilidade (ISI). Os resultados relativos aos tratamentos conduzidos durante a floração de 2003 indicam que a espécie estudada é fortemente auto-incompatível, com ISI de 0,0. No entanto, ao usar como base para cálculo os dados da floração de 2004, o mesmo índice tem valor 0,81, sugerindo que *Lychnophora ericoides* seja autocompatível. Em razão do efeito do método utilizado, é possível que o índice de 2004 seja pouco acurado, embora os tratamentos Autopolinização e Polinização Cruzada tenham sido afetados de maneira semelhante pela remoção de capítulos. Além disso, a baixa taxa de formação de frutos com semente por Polinização Cruzada em 2003 pode ter sido influenciada pelo baixo número de flores tratadas por indivíduo (entre dois e três). Portanto, o mais provável é que o valor real do ISI esteja situado numa faixa acima do limite de 0,25, caracterizando a espécie como autocompatível. Autofecundação geralmente está associada com estágios iniciais de sucessão e a comunidades expostas a estresse ambiental, o que limita a eficácia de polinização (Ruiz & Arroyo, 1978). Por outro lado, reprodução dependente de polinização cruzada relaciona-se a comunidades estáveis, de indivíduos longevos,

onde variabilidade genética seria necessária para melhorar os genótipos bem como superar a coevolução de predadores e competidores (Bawa, 1974).

Quanto ao índice de eficácia reprodutiva (RE), as florações de 2003 e 2004 apresentam valores 2,16 e 1,46, respectivamente. Ambos os valores são muito altos e caracterizam condição de polinização natural extremamente eficiente. Assim, apesar da marcada diferença quanto às intensidades de floração dos indivíduos da população nos dois períodos, aparentemente *L. ericoides* não possui reprodução limitada por baixa eficiência de polinizadores. As diferenças climáticas foram marcadas entre os dois períodos. Enquanto em 2003 ocorreu floração tímida e no auge da seca, a estação reprodutiva subsequente ocorreu no período chuvoso (Fig. 1) e foi mais intensa, atingindo grande parte dos indivíduos da população. Entretanto, resultados de Pinheiro *et al.* (2002) indicam que variáveis climáticas não se relacionam significativamente com a abundância de maior parte dos grupos de insetos, não permitindo acreditar em maior ocorrência de polinizadores em razão apenas da maior precipitação.

A natureza sazonal do clima no cerrado pode explicar apenas pequena parcela da diferença entre os dois valores do índice RE. Assim como discutido anteriormente para os tratamentos de polinização controlada, os números utilizados no cálculo desses índices possivelmente foram enfiados pelo método utilizado — remoção de capítulos não tratados das incapitulescências. Embora o tratamento controle não tenha sido exposto ao método adotado, a produção de frutos por autopolinização e polinização cruzada podem ter sofrido diferentemente tais efeitos, comprometendo assim a interpretação dos resultados. Ainda assim, o valor do índice RE para *L. ericoides* em 2003 está bem acima do valor médio encontrado para espécies do cerrado (média de 0,51; Oliveira & Gibbs, 2000) indicando que o serviço de polinização certamente não é limitante para essa espécie.

Segundo Oliveira (1991), de 22 espécies presentes em sua área de estudo, 14% constituíam autocompatíveis ou de reprodução apomítica. O cerrado aparentemente apresenta clara dominância de espécies xenógamas obrigatórias, sugerindo que agamospermia e autocompatibilidade — assim como a apresentada por *L. ericoides* — aparenta ser restrita a poucas espécies de cerrado (Oliveira, 1991, 2000). Entretanto, os valores da razão pólen:óvulo (P/O) obtidos variaram entre 2252 e 4817 ($n = 8$ flores) para cada óvulo, com média de $3096 \pm 761:1$. Todas as flores possuíam apenas um óvulo, todos os observados eram bem formados e de tamanho regular entre eles ($n = 16$

flores). A razão P/O para *L. ericoides* apresenta valor intermediário entre o de espécies xenógamas obrigatórias ($5859,2 \pm 936,5$) e o de xenógamas facultativas ($796,6 \pm 87,7$), ambos obtidos por Cruden (1977).

Ainda segundo Cruden (1977), uma vez que razão P/O é atributo integrante do sistema sexual da espécie, ele deve estar correlacionado também com seu habitat ou estágio sucessional. Segundo o mesmo autor, espécies típicas de comunidades clímax seriam auto-incompatíveis e/ou xenógamas e apresentariam alta razão P/O, enquanto espécies colonizadoras de ambientes perturbados ou em fase inicial de sucessão seriam autocompatíveis e/ou autogâmicas, apresentando valores baixos da razão. Entretanto, mesmo em ambientes sob estresse ambiental, os níveis de polinização cruzada podem ser relativamente altos nos trópicos (Oliveira, 1991).

As espécies de Asteraceae de região temperada presentes entre as estudadas por Cruden (1977) apresentavam valores de razão P/O que variavam de 113,7 a 2651 ± 180 . Todas as sete espécies de Asteraceae eram autocompatíveis e autogâmicas, inclusive a espécie de maior valor de razão P/O, caracterizada também por sua protoginia. *L. ericoides* apresenta protandria clara, bem como *display* conspícuo para vasta gama de visitantes florais. Tais atributos, somados a seu valor de razão P/O relativamente alto, indicariam sistema reprodutivo xenógamo — dependente de polinização cruzada e, em várias espécies, de um polinizador (Cruden, 1977).

Os indivíduos de *L. ericoides* se mostraram alvo de predação de sementes e de capítulos florais. É documentada a exploração de diferentes partes de plantas da família Asteraceae por vários taxa de insetos. Harrison *et al.* (1995) cita a herbivoria de *Senecio jacobaea* por diferentes espécies de besouros crisomelídeos, moscas, mariposas e afídios atuando como brocadores de caule e raízes, minadores de folhas e galhadores de capítulos. Cummins *et al.* (1999) avaliaram extensão da predação de sementes por larvas de coleópteros e lepidópteros em capítulos de *Helianthus annuus* (girassol). A interação entre insetos herbívoros, seus parasitóides, formigas e planta hospedeira (*Baccharis dracunculifolia*, asterácea) foi abordada recentemente por Fagundes *et al.* (2005). No presente estudo não observei lagartas em ramos ou folhas de arnica, entretanto, Delano Silva (*comunicação pessoal*) registrou que larva de brocador de ramos pode causar morte de módulos em arnica.

Pesquisas sobre insetos endófagos de capítulos confirmam a forte relação entre espécies de Tephritidae (Diptera) e asteráceas (Lewinsohn, 1991; Prado, 1999). Prado &

Lewinsohn (1994) descrevem resultados de coleta intensiva acerca de espécies hospedeiras de *Tomoplagia* spp. na Serra do Cipó (MG). Asteráceas do gênero *Vernonia* se mostraram os hospedeiros primários de *Tomoplagia*, devido à fauna rica do díptero obtida de coletas em um único local. Prado *et al.* (2004) descrevem 12 novas espécies do gênero *Tomoplagia* criadas de capítulos de asteráceas da região Sul e Sudeste do Brasil. Todas as espécies foram obtidas de espécies de Vernonieae, sendo cinco especialistas da subfamília Lychnophorinae, apesar de sua restrita distribuição geográfica, endêmica de campos rupestres. Ainda segundo o estudo, sete espécies do gênero *Lychnophora* foram consideradas plantas hospedeiras das novas espécies de *Tomoplagia*.

Do total de aquênios com semente, de todos os tratamentos, as taxas de predação atingiram valores superiores a 80% em 2003 e a 68% em 2004 (Tab. 5). Em geral, os frutos resultantes da floração de 2004 apresentaram taxa de predação maior em relação a 2003, com 39,4% de aquênios predados em todos os tratamentos contra 15,6%. A razão pode residir na maior evidência da floração durante o período de janeiro a março de 2004. Floração pronunciada, que serve de aviso aos polinizadores, pode atrair igualmente grupos de insetos predadores pré-dispersão de sementes (Brody & Mitchell, 1997; Fenner *et al.*, 2002), como dípteros, coleópteros, lepidópteros e himenópteros (Moles *et al.*, 2003). Assim, a atratividade da floração pode representar um *trade-off* entre atração de polinizadores e predadores de sementes (Fenner *et al.*, 2002), onde é possível que maior produção de flores não implique sempre em aumento do sucesso reprodutivo da planta (Ohashi & Yahara, 2000).

Em todos os tratamentos, quanto à forma de predação dos frutos, pude observar que maior parte dos capítulos (63%) foi predada totalmente (Tab. 6). Tal forma de ataque se caracteriza pelo consumo completo dos aquênios do capítulo, da base em direção ao ápice, sem que haja sinal de aparente distinção entre pericarpo e semente por parte do predador.

Tabela 5. Aquênios com semente formados por polinizações controladas em *Lychnophora ericoides* nas florações de julho a outubro de 2003 (A) e de janeiro a março de 2004 (B). Números e porcentagens de aquênios predados, não predados e com fungos relativos ao número de aquênios formados com semente.

(A)

tratamentos	com semente	não predados	predados	com fungos			
Controle	96	13	14%	77	80%	6	6%
Exclusão	32	0	0%	32	100%	0	0%
Autopolinização	0	0	-	0	-	0	-
Polinização Cruzada	3	3	100%	0	0%	0	0%

(B)

tratamentos	com semente	não predados	predados	com fungos			
Controle	739	233	32%	506	68%	0	0%
Exclusão	240	4	2%	236	98%	0	0%
Autopolinização	95	14	15%	81	85%	0	0%
Agamospermia	77	1	1%	76	99%	0	0%
Polinização Cruzada	144	25	17%	119	83%	0	0%

Tabela 6. Formas de predação dos aquênios tratados com polinizações manuais. Números e porcentagens correspondentes ao total de frutos produzidos por cada tratamento nas florações de 2003 e 2004

Tratamentos	Formas de predação do aquênio						Total
	Parcial		Completa		Ambas		
Controle	217	39%	305	54%	40	7%	562
Exclusão	18	7%	162	61%	87	33%	267
Autopolinização	0	0%	77	95%	4	5%	81
Agamospermia	3	4%	55	72%	18	24%	76
Polinização Cruzada	0	0%	96	87%	15	14%	111
Total	238	22%	695	63%	164	15%	1097

Em geral, a predação de sementes pode ser atribuída a uma gama morfológica e taxonomicamente diversa de predadores (Zhang *et al.*, 1997). Em capítulos de Asteraceae, várias espécies de larvas de lepidópteros e dípteros da família Tephritidae (Lewinsohn, 1991; Fenner *et al.*, 2002; Prado *et al.*, 2004). Invertebrados podem ovopositar em galhos, folhas ou botões antes do início do desenvolvimento dos frutos (Hulme & Benkman, 2002), tornando assim possível que a predação ocorra antes da dispersão dos frutos. Em *L. ericoides*, dos poucos predadores de semente coletados, apenas a larva de Lepidoptera — possivelmente, da família Pyralidae, segundo Thomas Lewinsohn (*comunicação pessoal*) — foi comprovadamente responsável por predação total de capítulo.

Dentre os cinco tratamentos, Controle foi o que apresentou uma maior porcentagem de capítulos predados de forma exclusivamente parcial (39%) em relação aos demais (Tab. 6). Os padrões de porcentagens de predação dos tipos parcial e completa se mostraram independentes entre os cinco tratamentos ($\chi^2 = 165,52$, $P = 0,0000$). A categoria que inclui ambos os tipos de predação em um mesmo capítulo não entrou nessas análises pois não foi quantificada a extensão do capítulo atingido por uma forma de predação ou por outra, o que dificulta a interpretação dos dados.

Caracterizei como predados parcialmente capítulos cujos aquênios mostraram consumo do conteúdo de seu interior e a presença de abertura circular no pericarpo do aquênio ou mesmo nas brácteas involucrais do capítulo. Além da maior taxa de predação parcial, o tratamento controle foi o que mais converteu flores em frutos com semente e apresentou maior porcentagem de predação da forma parcial em relação aos demais tratamentos (Tab. 6). A predação pré-dispersão de sementes é comum em espécies de arbóreas de Cerrado — como *Pterodon pubescens*, bem como em diversas palmeiras — e frequentemente atribuída a larvas de besouros brocadores, como os da família Curculionidae (observação pessoal). Segundo Thomas Lewinsohn (*comunicação pessoal*), maior parte da predação parcial de aquênios em espécies da tribo Vernonieae parece ser atribuída aos dípteros da família Tephritidae.

Em *Cirsium arvense* (Asteraceae), a predação pré-dispersão pelo tephritídeo *Orellia ruficauda* ocorre em 20% a 85% das infrutescências e a proporção de sementes danificadas por infrutescência atacada varia entre 20% a 80%, dependendo da localização geográfica e data de amostragem. Embora o ataque desse predador de semente não seja suficientemente severo para a eliminação dessa planta dos locais onde

é comum, suspeita-se que seja um importante fator para a regulação de populações de *C. arvense* (Forsythe & Watson, 1985). A frutificação irregular em *L. ericoides*, isto é, frutos com e sem sementes em um mesmo indivíduo e em indivíduos diferentes, pode ser considerada como uma estratégia de evitar ou reduzir a predação durante a formação dos aquênios, assim como encontrado para *Pterodon pubescens* por Afonso (1997). A autora sugere que predadores pré-dispersão de sementes dessa espécie gastariam oportunidades de ataque a frutos sem semente, propiciando menor predação dos frutos com semente.

Fenner *et al.* (2002) em estudo com predação de capítulos de 20 espécies de Asteraceae, não encontrou relação entre taxa de predação e sincronia de floração entre indivíduos. Entretanto, foi significativa a relação entre infestação e tamanho de capítulo entre espécies ($P=0,001$). Espécies de flores pequenas como *Achillea millefolium* foram, em sua maioria, livres do ataque de larvas enquanto espécies com flores maiores como *Arctium minus* foram fortemente infestadas. Em três espécies investigadas em detalhe, dentro de espécie, a infestação de botões aumentou com o tamanho de capítulo, sugerindo um potencial para seleção natural que favorecesse capítulos menores. O gênero *Lychnophora* caracteriza-se por apresentar capítulos com número reduzido de flores sobre um receptáculo comum cilíndrico (Semir, 1991). Aparentemente, a presença de 3 a 5 flores em cada capítulo de *L. ericoides* confere adaptação contra predação, uma vez que foi possível registrar aproximadamente 70% dos capítulos predados contíguos a capítulos livres de infestação. Assim, apesar da estrutura de receptáculo comum para cada incapitulescência, a divisão em capítulos contribui para a predação individual dos mesmos, possibilitando maior proporção de sementes não infestadas. Tal estratégia parece ser reforçada pela frutificação irregular da espécie, com grande proporção de aquênios sem semente formada (Tab. 4).

Ao contrário da predação por insetos, aquênios com fungos representaram uma porcentagem baixa (6%) dos frutos com semente coletados e ocorreram isoladamente no tratamento Controle da floração de 2003, devido a ataque de uma inflorescência completa.

3.5. Frutificação

Lychnophora ericoides apresenta dispersão anemocórica e, no período do estudo, com aquênios maduros em novembro e dezembro de 2003 e em março a maio de 2004. Em estudo fenológico de comparação entre floras herbácea e lenhosa de cerrado, Batalha & Mantovani (2000) encontraram 40 espécies de Asteraceae, das quais 34 são de dispersão anemocórica. Espécies com tal síndrome de dispersão geralmente apresentam pericarpo desidratado durante a estiagem, liberando as sementes. Na comunidade de lenhosas do estudo citado, 25,92% são de dispersão anemocórica.

Segundo Klink *et al.* (1998), há grande variação espacial e temporal de eventos fenológicos e de abundância de insetos herbívoros mastigadores (larvas de Lepidoptera) dentro da mesma fitofisionomia, mesmo em áreas próximas. No presente estudo, indivíduos marcados de *Lychnophora ericoides* não se mostraram alvo de herbivoria foliar - observei poucas folhas parcial ou totalmente consumidas e não coletei lagartas. Porém, a espécie apresenta altas taxas de predação de sementes (Tab. 5) e é possível perceber que o nível de infestação por predadores de semente pré-dispersão varia entre indivíduos separados por poucos metros. A variação entre indivíduos do grau de infestação dos capítulos pode ser atribuída a fatores como intensidade do *display* durante a floração e sincronidade de floração (Fenner *et al.*, 2002). Floração intensa exerce maior atração visual sobre visitantes enquanto assincronia da floração impelem animais a visitarem flores de diferentes plantas. Entretanto, tais mecanismos atuam sobre polinizadores e herbívoros, assim devendo ser considerado. Não observei relação clara entre o grau de infestação de capítulos e produção de óleo aromático pelo indivíduo. Assim, plantas "aromáticas" pareciam ser tão expostas a predação e atacadas quanto os indivíduos sem marcada deposição de óleo sobre as folhas.

Foi conspícua a ocorrência de partenocarpia — formação de frutos sem semente (partenocarpia). Werpachowski *et al.* (2004) encontrou baixa ocorrência de partenocarpia em 22 espécies subtropicais de Asteraceae. *L. ericoides* apresentou partenocarpia em proporções semelhantes às observadas por Afonso (1997) em *Pterodon pubescens*, com grande parte dos frutos coletados sem semente. Tal característica pode ser atribuída a uma provável estratégia para redução da taxa de predação por insetos, bem como a problemas de polinização ou fertilização (Werpachowski *et al.*, 2004). A possível estratégia contra predação consistiria em obrigar os potenciais predadores de sementes a atacarem capítulos que não formam

sementes, possibilitando maior taxa de sobrevivência de aquênios com semente — estratégia não muito eficiente, pois vários predadores de semente podem se movimentar entre os frutos, escolhendo os que contém semente (Thomas Lewinsohn, *comunicação pessoal*).

Aborto de frutos imaturos por muito tempo foi considerado apenas decorrência de polinização mal-sucedida. Entretanto, de acordo com Bawa & Webb (1984), aborto pode dever-se a demais fatores como limitação de recursos para desenvolvimento de fruto ou maior alocação de recursos para sucesso reprodutivo masculino. Esse aspecto é de grande interesse para o manejo da espécie e para cultivo, uma vez que sementes de arnica possuem baixa germinação em outras populações do Distrito Federal, que não as da Fazenda Água Limpa (John Hay, *comunicação pessoal*).

De cada um dos atributos analisados entre as duas estações reprodutivas, apenas comprimento do aquênio mostrou diferenças significativas (Tab. 7) em ambos os períodos. O peso dos aquênios não diferiu entre anos, para ambos os tratamentos (Controle com valores $t = -0,6203$ e $P = 0,539$ e Exclusão com $t = -0,2161$ e $P = 0,830$). Não foi possível calcular a relação sementes/frutos para as amostras coletadas em capítulos tratados por exclusão de polinizadores, pois não encontrei aquênios com semente. Devido à marcada característica de produção de aquênios sem semente, provavelmente tais resultados seriam alterados por um maior esforço amostral. Pode-se acreditar que, dentre os atributos analisados, peso seja o melhor parâmetro para indicar presença de semente formada, desde que avaliado com instrumento de precisão adequada.

3.6. Relação entre biomassa e potencial reprodutivo

Em plantas, alocação reprodutiva depende fortemente de tamanho, mas o tamanho pode ser dependente da história do indivíduo: reprodução passada, interação com competidores e herbívoros (Obeso, 2002). Os indivíduos analisados de *Lychnophora ericoides* estavam expostos a taxas similares de ataque por herbívoros, todos apresentavam sinais de reprodução em florações passadas e, aparentemente, estavam distribuídas em densidades relativamente similares (não observamos indivíduos isolados).

Para as amostras da floração de 2003, a regressão calculada foi significativa ($R^2 = 0,572$, $P < 0,0001$; Fig. 6A), assim como a regressão para o período reprodutivo de 2004 ($R^2 = 0,411$, $P < 0,0001$; Fig. 6B). Em ambos os casos, foi indicada pelo *software* a remoção de *outliers* (duas observações no primeiro conjunto de dados e uma observação no segundo) resultando em valores de R^2 modificados para 0,540 e 0,523, respectivamente

Tabela 7. Medidas dos atributos dos frutos coletados de 10 indivíduos de cada tratamento, nas florações de 2003 e 2004.

Atributos dos frutos	Ano	Tratamento		teste T
		Controle	Exclusão	
		(n = 20)	(n = 20)	
X ± EP				p (bilateral)
Comprimento (mm)	2003	3,6825 ± 0,1188	3,1767 ± 0,1215	0,0233*
	2004	3,3125 ± 0,0760	2,8280 ± 0,0981	0,0000*
Peso (g)	2003	0,0025 ± 0,0002	0,0020 ± 0,0001	0,2171
	2004	0,0027 ± 0,0002	0,0022 ± 0,0002	0,0661
Semente/frutos	2003	0,05	0	
	2004	0,3500 ± 0,1094	0	
* p<0,05				

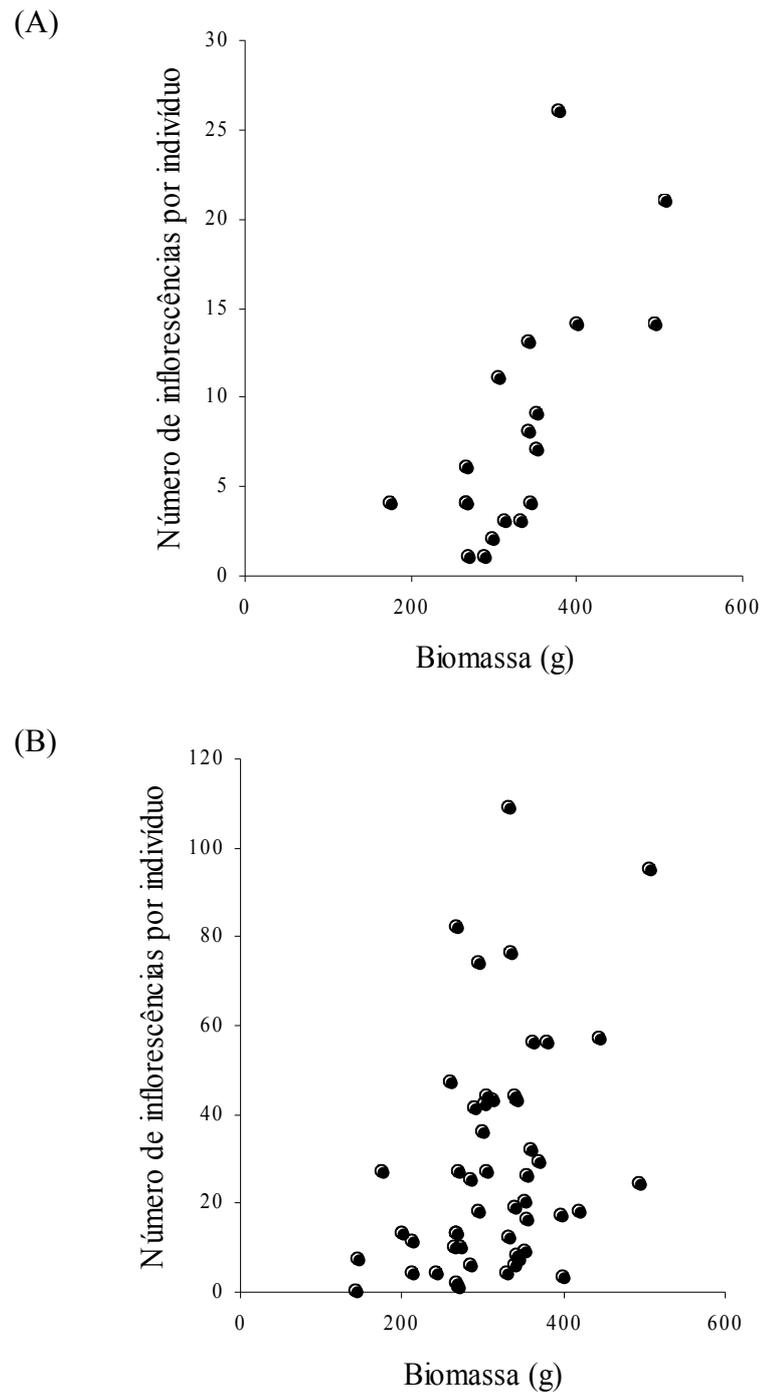


Figura 6. Regressão linear entre fecundidade e tamanho de indivíduos de *Lychnophora ericoides* durante as estações reprodutivas de julho a outubro de 2003 (A) e de janeiro a março de 2004 (B), na Fazenda Água Limpa, DF.

(ambos, $P < 0,0001$). Para indivíduos reprodutivos de *L. ericoides*, tamanho pode ser um parâmetro relativamente bom para estimar sua capacidade reprodutiva, embora menos acurado em épocas de pico de floração (janeiro a março). Essa diferença entre as estações reprodutivas indica que indivíduos maiores têm melhores condições de investir em floração fora de época e produzir frutos duas vezes ao ano, ao invés de uma.

É importante notar que o tamanho de indivíduo pode influenciar demais aspectos relacionados à reprodução que não apenas quantidade absoluta de flores e frutos produzidos. Ao invés de uma desproporcional vantagem de produção em indivíduos maiores, o efeito de tamanho pode se manifestar na forma de maior qualidade de progênie (Sletvold, 2002), bem como influenciar na fenologia de floração (Ollerton & Lack, 1998). Lamont *et al.* (2000) encontraram forte correlação entre tamanho e incidência de floração pós-fogo em *Xanthorrhoea preissii* Endl. (Asteraceae).

Reprodução vegetativa é uma característica comum em espécies arbustivas de cerrado (Melo *et al.*, 1998) e influencia fortemente o balanço energético da planta (Bazzaz *et al.* 1987; Charpentier, 2001). No entanto, *L. ericoides* aparentemente não cresce por propagação clonal (John Hay, *observação pessoal*). Uma vez que flores, em geral, são de produção mais custosa do que folhas e galhos, podemos esperar que plantas mais vigorosas, maiores em tamanho, produzam um maior número de inflorescências. No entanto, tal relação foi menos clara durante a floração de 2004, quando maior parte dos indivíduos da população, independente de tamanho, estavam reprodutivos. Isso sugere que, no pico da floração, outros fatores que não a alocação de recursos influenciam na reprodução de *L. ericoides*.

Como fatores extrínsecos, tamanho de população e variação alélica podem influenciar a reprodução em plantas. À medida que o tamanho de população diminui, algumas espécies sofrem declínio em características relacionadas ao *fitness*, como produção de frutos (Morgan, 1999) e germinabilidade (Menges, 1991), dependendo de fatores como sistema sexual, síndrome de dispersão e longevidade da espécie tratada (Costin *et al.*, 2001). Paschke *et al.* (2002) mostram que populações maiores *Cochlearia bavarica* (Asteraceae) apresentam melhores condições de assegurar reprodução sexuada e, por isso, maior número de sementes por fruto e maior produção de frutos por planta. De forma semelhante, tamanho de população pode ter influência diferencial sobre o sucesso reprodutivo das funções masculina e feminina. Em *Vincetoxicum hirundinaria* (Asclepiadaceae), quantidade de pólen e número de frutos por indivíduo apresentaram relação positiva com tamanho de população (Leimu & Syrjänen, 2002).

4. CONCLUSÕES GERAIS

Flores de *Lychnophora ericoides* mostram-se um importante recurso — apesar do baixo volume de néctar produzido por unidade — atraindo diversas ordens de insetos visitantes e mesmo beija-flores. A antese é diurna, próxima ao meio dia e as flores não duram mais do que um dia. Foi observada protandria, ainda que com duração aproximada de uma hora.

As fenofases não apresentaram grande relação com as variações climáticas do cerrado. A rebrota de folhas foi quase sempre presente e a caducifolia não se mostrou concentrada em uma época específica, tornando possível considerar esta espécie perenefólia. As estações reprodutivas ocorreram em dois períodos e em intensidades distintas — uma floração fraca no segundo semestre e outra conspícua no início do ano. Frutos estão maduros aproximadamente 10 a 12 semanas após o início da floração, com dispersão em novembro e dezembro e entre abril e junho. Foi baixa a ocorrência de aborto de frutos mas notável a formação de frutos sem semente.

Bombus sp e duas espécies indeterminadas de scoliídeo são os principais polinizadores efetivos, embora as flores sejam visitadas por uma variedade de polinizadores ocasionais e pilhadores de néctar. *Apis mellifera* aparenta ser um polinizador pouco eficiente, apesar de freqüente em determinados períodos do estudo. Larvas de insetos foram responsáveis por altas taxas de predação de aquênios e/ou peças florais, em todos os tratamentos aplicados.

L. ericoides mostra-se uma espécie xenógama facultativa, formando frutos com semente por polinização cruzada, por autopolinização bem como por agamospermia. Apresenta valor de razão P/O intermediário entre o de espécies xenógamas facultativas e de obrigatórias.

Encontramos relação razoável entre número de incipitulescências formadas e tamanho de indivíduo. Assim, tamanho aparenta ser um parâmetro relativamente bom para estimar sua capacidade reprodutiva, o que pode auxiliar no cultivo e manejo de populações da espécie.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AFONSO A.P. 1997. Biologia reprodutiva e polinização de *Pterodon pubescens* Benth. e *Pterodon polygalaeflorus* Benth. (Fabaceae - Papilionoideae) em áreas de cerrado do Distrito Federal. Universidade de Brasília. Dissertação de mestrado pelo Departamento de Botânica.
- AGREN J. 1996. Population size, pollinator limitation, and seed-set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* **77**: 1779-1790.
- ALMEIDA S.P., PROENÇA C.E.B., SANO S.M., RIBEIRO F.B. 1998. Cerrado: espécies úteis. Embrapa - CPAC, Planaltina - DF, 464p.
- ANDRADE B.S., SILVA D.M.S., HAY J.D. 2004. Biomass estimation in *Lychnophora ericoides* (Asteraceae). In: Reunião Anual da Associação de Biologia Tropical e Conservação, Miami, Florida. ATBC Miami 2004. Miami: CETroB. p. 59-59.
- AYRES M., AYRES Jr. M., AYRES D.L., SANTOS A.S. 2000. BioEstat 2.0. Aplicações estatísticas nas áreas de ciências biológicas e médicas. Sociedade Cível Mamirauá/CNPq, Belém.
- BATALHA M.A., MANTOVANI W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-gigante reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and the woody floras. *Revista Brasileira de Biologia* **60(1)**: 129-145.
- BAWA K.S. 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. *Evolution* **28**: 85-92.
- BAWA K.S., WEBB C.J. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. *American Journal of Botany* **71**: 736-751.
- BAZZAZ F.A., CHIARIELLO N.R., COLEY P.D., PITELKA L.F. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *Bioscience* **37(1)**: 58-67.
- BEATTIE A.J., HUGHES L. 2002. Chapter 8: Ant-plant interactions. In: Plant-animal interactions: an evolutionary approach. Ed: Herrera CM & Pellmyr O. Blackwell Publishing.
- BERTONI B.W., PEREIRA A.M.S., AMARANTE M.F.C., LOPES, N.P., SANTOS, P.A., FRANÇA, S.C. 2000. Micropropagação de *Lychnophora ericoides*: Uma planta

- medicinal com atividade analgésica e tripanocida. In: Livro de Resumos do XVI Simpósio de Plantas Mediciniais do Brasil. Recife – PE.
- BRASIL. Portaria nº. 06-N, de 15 de janeiro de 1992. Lista oficial de espécies da flora brasileira ameaçadas de extinção. Diário Oficial (da República Federativa do Brasil), Brasília, 23 de janeiro de 1992. p.870-872.
- BRODY A.K., MITCHELL R.J. 1997. Effects of experimental manipulation of inflorescence size on population and pre-dispersal seed predation in the hummingbird-pollinated plant *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* **110(1)**: 86-93.
- BULLOCK S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **17(4)**: 287-301.
- CERANA M.M. 2004. Flower morphology and pollination in *Mikania* (Asteraceae). *Flora* **199(2)**: 168-177.
- CLAMPITT C.A. 1987. Reproductive biology of *Aster curtus* (Asteraceae), a pacific northwest endemic. *American Journal of Botany* **74(6)**: 941-946.
- COILE N.C., JONES Jr. S.B. 1981. *Lychnophora* (Compositae: Vernoniae), a genus endemic to the Brazilian Planalto. *Brittonia* **33(4)**: 528-542.
- COSTIN B.J., MORGAN J.W., YOUNG A.G. 2001. Reproductive success does not decline in fragmented populations of *Leucochrysum albicans* subsp *albicans* var. *tricolor* (Asteraceae). *Biological Conservation* **98 (3)**: 273-284.
- CHARPENTIER A. 2001. Consequences of clonal growth for plant mating. *Evolutionary Ecology* **15(4)**: 521-530.
- CRUDEN W. 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* **31**: 32-46.
- CUMMINS C.L., ALEXANDER H.M., SNOW A.A. 1999. Increased pre-dispersal seed predation in sunflower crop-wild hybrids. *Oecologia* **121(3)**: 330-338.
- DEL-CLARO K. 1995. Plantas, herbívoros e formigas: interações tri-tróficas e a vegetação do cerrado. *R. Cent. Ci. Bioméd. Univ. Fed. Uberlândia* **11(1)**: 43-48.
- DIAS L.G., ÁLVARES E.S.S. 2001. Preferência alimentar de *Camponotus* sp (Formicidae) em diferentes fontes de substâncias açucaradas em uma área de cerrado na região metropolitana de Belo Horizonte. In: V Congresso de Ecologia do Brasil, 2001, Porto Alegre - Resumos. Tema 01, resumo 0044.
- ELLSTRAND N.C., ELAM D.R. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **24**: 217-242.

- EVANS M.E.K., MENGES E.S., GORDON D.R. 2003. Reproductive biology of three sympatric endangered plants endemic to Florida shrub. *Biological Conservation* **111**: 235-246.
- FAEGRI K., VAN DER PIJL L. 1979. The Principles of Pollination Ecology. 3rd ed. Pergamon Press.
- FAGUNDES M., NEVES F.S., FERNANDES G.F. 2005. Direct and indirect interactions involving ants, insect herbivores, parasitoids, and the host plant *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae). *Ecological Entomology* **30**: 28-35.
- FENNER M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **1(1)**: 78-91.
- FENNER M., CRESSWELL J., HURLEY R., BALDWIN T. 2002. Relationship between capitulum size and pre-dispersal seed predation by insect larvae in common Asteraceae. *Oecologia* **130(1)**: 72-77.
- FIGUEROA-CASTRO D.M., CANO-SANTANA Z. 2004. Floral visitor guilds of five allochronic flowering asteraceous species in a xeric community in Central Mexico. *Environmental Entomology* **33(2)**: 297-309.
- FLAUSINO D., SAKAMOTO H.T., PEREIRA A.M.S., LOPES N.P. 2000. Constituintes Químicos da Superfície Foliar de *Lychnophora ericoides*. In: Livro de Resumos da 23^a Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Química; resumo 0111. Poços de Caldas – MG.
- FORSYTHE S.F., WATSON A.K. 1985. Predispersal seed predation of Canada thistle. *Canadian Entomologist* **117**:1075–1081.
- GENTRY A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* **6**: 64-68.
- HARRIS E.M. 1994. Developmental evidence for syncephalia in *Lagascea* (Heliantheae; Asteraceae). *American Journal of Botany* **81**: 1139-1148.
- HARRIS E.M. 1999. Capitula in the Asteridae: a widespread and varied phenomenon. *The Botanical Review* **65(4)**: 348-361.
- HARRISON S., THOMAS C.D., LEWINSOHN T.M. 1995. Testing a metapopulation model of coexistence in the insect community on ragwort (*Senecio jacobaea*). *The American Naturalist* **145(4)**: 546-562.
- HAY J.D.V. 2000. Crescimento e sobrevivência de *Lychnophora ericoides* Mart. num cerrado no Distrito Federal. In: XIII Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo: Programa e Resumos. Instituto de Biociências - USP, São Paulo. p. 55.

- HULME P.E., BENKMAN C.W. 2002. Chapter 5: Granivory. In: Plant-animal interactions: an evolutionary approach. Ed: Herrera CM & Pellmyr O. Blackwell Publishing.
- JAHNKE S.M., REDAELLI L.R., DIEFENBACH L.M.G. 2002. Population dynamics of *Cosmoclopius nigroannulatus* Stal. (Hemiptera, Reduviidae) in tobacco culture. *Brazilian Journal of Biology* **62(4B)**: 819-826.
- JANZEN D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* **2** (1971): 465-492.
- JESUS C.R., REDAELLI L.R., ROMANOWSKI H.P. 2002. Population dynamics and spatial distribution of *Spartocera dentiventris* (Berg) (Hemiptera: Coreidae) adults on *Nicotiana tabacum* L. (Solanaceae). *Neotropical Entomology* **31(4)**: 541-549.
- JUSAITIS M., SORENSEN B., POLOMKA L. 2003. Reproductive biology of the endangered *Brachycome muelleri* (Asteraceae), an endemic herb of Eyre Peninsula, South Australia. *Australian Journal of Botany* **51**: 179-188.
- KAWAKUBO N. 1994. Gynodioecy in *Cirsium chikushiense* Koidz. (Compositae). *Annals of Botany* **74**: 357-364.
- KAWARASAKI S., HORI Y. 1999. Effect of flower number on the pollinator attractiveness and the threshold plant size for flowering in *Pertya triloba* (Asteraceae). *Plant Species Biology* **14(1)**: 69.
- KEARNS C.A., INOUE D.W. 1993. *Techniques for Pollination Biologists*. University Press of Colorado. 582p.
- KLINK C.A., MIRANDA H.S., GONZALES M.I., VINCENTINI K.F. 2002. O Bioma Cerrado - Site 3. In: Seeliger U, Cordazzo C, Barbosa F. (Org.). Os Sites e o Programa Brasileiro de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração. 1ed. Porto Alegre. v. 1: 51-68.
- KREND K., MURPHY C. 2003. The Relationship of *Apis mellifera* with exotic and native plants in Boulder County, Colorado. *American Journal of Undergraduate Research* **2(2)**: 5-11.
- LAMONT B.B., SWANBOROUGH P.W., WARD D. 2000. Plant size and season of burn affect flowering and fruiting of the grasstree *Xanthorrhoea preissii*. *Austral Ecology* **25(3)**: 268-272.
- LEPPIK E.E. 1970. Evolutionary differentiation of the flower head of the Compositae II. *Ann. Bot. Fenici* **7**: 325-352.

- LEIMU R., SYRJÄNEN K. 2002. Effects of population size, seed predation and plant size on male and female reproductive success in *Vincetoxicum hirundinaria* (Asclepiadaceae). *Oikos* **98(2)**: 229-238.
- LEWINSOHN T.M. 1991. Insects in flower heads of Asteraceae in Southeast Brazil: a case study on tropical species richness. In: Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. Price PW, Lewinsohn TM, Fernandes GW, Benson WW (ed.). John Wiley & Sons. Inc.
- LUQUE R., MENEZES N., SEMIR J. 2001. La función secretora de la endodermis de la raíz de especies de *Lychnophora* Mart. (Asteraceae). *Plantula* **1(3)**: 221-228.
- LOBELLO G., FAMBRINI M., BARALDI R., LERCARI B., PUGLIESI C. 2000. Hormonal influence on photocontrol of the protandry in the genus *Helianthus*. *Journal of Experimental Botany* **51(349)**: 1403-1412.
- MACHADO I.C.S., SAZIMA M. 1995. Biologia da polinização e pilhagem por beija-flores em *Ruellia asperula* Lindau (Acanthaceae) na caatinga de Pernambuco. *Revista Brasileira de Botânica* **18**: 27-33.
- MACHADO I.C.S., SAZIMA M. 1987. Estudo comparativo da biologia floral em duas espécies invasoras: *Ipomoea hederifolia* e *I. quamoclit* (Convolvulaceae). *Revista Brasileira de Biologia* **47**: 425-436.
- MANTOVANI W., MARTINS F.R. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji-Guaçu, estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* **11**: 101-112.
- MELO C. 2001. Diurnal bird visiting of *Caryocar brasiliense* Camb. in Central Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* **61(2)**: 311-316.
- MELO J.T., SILVA J.A., TORRES R.A., SILVEIRA C.E., CALDAS L.S. 1998. Coleta, Propagação e desenvolvimento inicial de espécies do cerrado. pp.195-246. In: Sano S.M. & Almeida S.P. Cerrado: ambiente e flora. Embrapa - CPAC. Planaltina - DF.
- MENDONÇA R.C., FELFILI J.M., WALTER B.M.T., SILVA JÚNIOR M.C., REZENDE A.V., FILGUEIRAS T.S., NOGUEIRA P.E. 1998. Flora vascular do Cerrado. pp 289-556. In: Sano S.M. & Almeida S.P. Cerrado: ambiente e flora. Embrapa - CPAC. Planaltina - DF.
- MENGES E.S. 1991. Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Conservation Biology* **5**:158-164.

- MOLES A.T., WARTON D.I., WESTOBY M. 2003. Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large-seeded species? *Ecology* **84(12)**: 3148-3161.
- MORGAN J.W. 1999. Effects of population size on seed production and germinability in an endangered, fragmented grassland plant. *Conservation Biology* **13 (2)**: 266-273.
- MORRISON P. 1962. Modification of body temperature by activity in Brazilian hummingbirds. *The Condor* **64**: 315-323.
- MURPHY D.D. 1984. Butterflies and their nectar plants: the role of the checkerspot butterfly *Euphydryas editha* as a pollen vector. *Oikos* **43**: 113-117.
- NAKAJIMA J.N., SEMIR J. 2001. Asteraceae do Parque Nacional de Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* **24(4)**: 471-478.
- OBESO J.R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* **155**: 321-348.
- OHASHI K., YAHARA T. 2000. Effects of flower production and predispersal seed predation on reproduction in *Cirsium purpuratum*. *Canadian Journal of Botany* **78(2)**: 230-236.
- OLLERTON J., LACK A. 1998. Relationships between flowering phenology, plant size and reproductive success in shape *Lotus corniculatus* (Fabaceae). *Plant Ecology* **139 (1)**: 35-47.
- OLIVEIRA P.E. 1991. The Pollination and reproductive biology of a cerrado woody community in Brazil. PhD Thesis, University of St. Andrews.
- OLIVEIRA P.E. 1998. Fenologia e Biologia Reprodutiva das espécies de cerrado. 169-192. In: Sano SM, Almeida SP. ed. Cerrado: Ambiente e Flora. Planaltina: EMBRAPA-CPAC.
- OLIVEIRA P.E, GIBBS P.E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora* **195**: 311-329.
- PASCHKE M., ABS C., SCHMID B. 2002. Relationship between population size, allozyme variation, and plant performance in the narrow endemic *Cochlearia bavarica*. *Conservation Genetics* **3(2)**: 131-144.
- PINHEIRO F., DINIZ I.R., COELHO D., BANDEIRA M.P.S. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* **27**: 132-136.
- PRADO P.I. 1999. Determinantes de ampla escala das associações entre insetos e plantas: tefritídeos (Diptera) endófagos de capítulos de asteráceas. Tese de Doutorado em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas.

- PRADO P.I., LEWINSOHN T.M.. 1994. Genus *Tomoplagia* (Diptera, Tephritidae) in the Serra do Cipó, MG, Brazil: host ranges and notes of taxonomic interest. *Revista Brasileira de Entomologia* **38 (3/4)**: 669-680.
- PRADO PI, ALLEN LN, LEWINSOHN TM. 2004. New species of *Tomoplagia* Coquillett (Diptera: Tephritidae) from capitula of Asteraceae in Brazil. *Neotropical Entomology* **33(2)**:189-211.
- RAVEN P.H., EVERT R.F., EICHHORN S.E. 1999. Biology of Plants. 6^a ed. W.H. Freeman and Company. New York, USA.
- RIBEIRO J.F., WALTER M.T. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. 89-166. In: Sano SM, Almeida SP. ed. Cerrado: Ambiente e Flora. Planaltina: EMBRAPA-CPAC.
- RODRIGUES V.E.G., CARVALHO D.A. 2001. Levantamento etnobotânico de plantas medicinais no domínio do Cerrado na região do Alto Rio Grande – Minas Gerais. *Revista Ciência e Agrotecnologia* **25(1)**: 102-123.
- ROITMAN G.C. 1999. Pollination biology of *Grindelia covasii* (Asteraceae), a potencial crop for arid lands. *Journal of Arid Environments* **43**: 103-110.
- RUIZ T.Z., ARROYO M.T.K. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest. *Biotropica* **10**: 221-230.
- SANTOS J.C., DEL-CLARO K. 2001. Interação entre formigas, herbívoros e nectários extraflorais em *Tocoyena formosa* (Cham. & Schlechtd.) K. Schum. (Rubiaceae) na vegetação do cerrado. *Revista Brasileira de Zoociências de Juiz de Fora* **3(1)**: 77-92.
- SANTOS P.A., AMARANTE M.F.C., BERTONI B.W., PEREIRA A.M.S., FRANÇA S.C., LOPES N.P. 2000. Development of *Lychnophora ericoides* callus culture and the goiazensolide production monitoring In: 22nd IUPAC – International Symposium on the Chemistry of Natural Products, São Carlos. Livro de resumos.
- SAZIMA M., MACHADO I.C.S. 1983. Biologia floral de *Mutisia coccinea* St. Hil. (Asteraceae). *Revista Brasileira de Botânica* **6(2)**: 103-108.
- SEMIR J. 1991. Revisão taxonômica de *Lychnophora* Mart. (Vernonieae: Compositae). Universidade Estadual de Campinas. Tese de doutoramento, Instituto de Biologia.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER I., GOTTSBERGER G. 1988. A polinização das plantas do Cerrado. *Revista Brasileira de Biologia* **48**: 651-663.
- SILVA S.M.P. 1994. Aspectos da fenologia e da reprodução sexuada da arnica (*Lychnophora pinaster* Mart.) - Asteraceae. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Lavras. Lavras - MG. 45p.

- SILVA M.R., BARBOSA A.A., OLIVEIRA A.C.H. 2002. Fenologia de espécies de Asteraceae em vereda no município de Uberlândia - MG. In: 53º Congresso Nacional de Botânica: Resumos. Sociedade Brasileira de Botânica, Recife - PE. p 229.
- SILVA D.M.S., HAY J.D.V. 2003. Efeito da poda na sobrevivência e na produção de ramos de *Lychnophora ericoides* (Compositae: Asteraceae). In: VI Congresso de Ecologia do Brasil, Fortaleza. Anais de Trabalhos Completos. Fortaleza: Editora da Universidade Federal do Ceará, v. 1. p. 425-427.
- SUN M., RITLAND K. 1998. Mating system of yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*), a successful colonizer in North America. *Heredity* **80**: 225-232.
- TOLEDO V.A., FRITZEN A.E., NEVES C.A., RUVOLO-TAKASUSUKI M.C., SOFIA S.H., TERADA Y. 2003. Plants and pollinating bees in Maringá, State of Paraná, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **46(4)**: 705-710.
- TSUKAYA H., FUJIKAWA K., WU S. 2002. Thermal insulation and accumulation of heat in the downy inflorescences of *Saussurea medusa* (Asteraceae) at high elevation in Yunnan, China. *Journal of Plant Research* **115(4)**: 263-268.
- VAN DIJK P.J. 2003. Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla*. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* **358(1434)**: 1113-1121
- VICHNEWSKI W. 1995. Constituintes Químicos de *Lychnophora ericoides*. In: Livro de Resumos da 18ª Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Química. Poços de Caldas – MG.
- WERPACHOWSKI J.S., VARASSIN I.G., GOLDENBERG R. 2004. Ocorrência de apomixia e partenocarpia em algumas espécies subtropicais de Asteraceae. *Revista Brasileira de Botânica* **27(3)**: 607-613.
- WESSELINGH R.A., BURGERS H.C.M., DEN NIJS H.C.M. 2000. Bumblebee pollination of understory shrub species in a tropical montane forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* **16**: 657-672.
- ZHANG J., DRUMMOND F.A., LIEBMAN M., HARTKE A. 1997. Insect predation of seeds and plant population dynamics. Technical Bulletin 163. Maine Agricultural and Forest Experiment Station, University of Maine. 32p.
- ZWÖLFER H., BRANDL R. 1989. Niches and size relationships in Coleoptera associated with Cardueae host plants: adaptations to resource gradients. *Oecologia* **78**: 60-68.