



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

SABRINA SILVA OLIVEIRA

**EFEITO DE CAPRINOS SOBRE ATRIBUTOS REPRODUTIVOS DE ESPÉCIES
LENHOSAS LEGUMINOSAE DA CAATINGA**

RECIFE

2024

SABRINA SILVA OLIVEIRA

EFEITO DE CAPRINOS SOBRE ATRIBUTOS REPRODUTIVOS DE ESPÉCIES
LENHOSAS LEGUMINOSAS DA CAATINGA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco como requisito para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal. Área de Concentração: Ecologia e Conservação.

Linha de Pesquisa: Ecologia de Populações e Comunidades

Orientadora: Profa. Dra. Ariadna Valentina Lopes

Coorientadora: Dra. Jéssica Luiza S. e Silva

RECIFE

2024

Catálogo na Fonte
Bibliotecário: Marcos Antonio Soares da Silva
CRB4/1381

Oliveira, Sabrina Silva

Efeitos de caprinos sobre atributos reprodutivos de espécies lenhosas de leguminosae da Caatinga. /
Sabrina Silva Oliveira. – 2024.

72 f. : il., fig.; tab.

Orientadora : Ariadna Valentina Lopes.
Coorientadora: Jéssica Luiza S. e Silva.

Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de
Pernambuco, 2024.

Inclui referências.

1. Exclusão de caprinos. 2. Floresta tropical seca. 3. Grandes herbívoros. 4. Polinização. I. Lopes,
Ariadna Valentina (Orient.). II. Silva, Jéssica Luiza S. e (Coorient.). III. Título.

580

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2024-193

SABRINA SILVA OLIVEIRA

**EFEITO DE CAPRINOS SOBRE ATRIBUTOS REPRODUTIVOS DE ESPÉCIES
LENHOSAS LEGUMINOSAE DA CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre(a) em Biologia Vegetal.

Aprovada em 29/02/2024

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Ariadna Valentina De Freitas e Lopes (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

Profa. Dra. Fernanda Maria Pereira de Oliveira (Examinadora Externa)
Universidade de Pernambuco (UPE)

Prof. Dr. Oswaldo Cruz Neto (Examinador Externo ou Interno)
Universidade Federal de Pernambuco (UFPE)

AGRADECIMENTOS

Com a certeza de que não se pode chegar a lugar algum sem a ajuda e incentivo de outros, agradeço:

A Deus, por ouvir as minhas mais profundas angústias, confortar meu coração e não deixar o desespero tomar conta.

À minha família, por acreditar e apoiar minha jornada até aqui. Aproveito também para pedir perdão por estar distante fisicamente há tanto tempo.

Ao meu companheiro Roberto Mourão, por ter permanecido ao meu lado mesmo separado por quilômetros de distância, e mais que isso, ter me dado suporte emocional, carinho e atenção.

À minha orientadora, que me acolheu em seu grupo de trabalho e me deu apoio em todas as etapas. Peço desculpas, Profa. Ariadna, se em algum momento deixei de cumprir com minhas obrigações de orientanda.

Agradeço imensamente à minha coorientadora Jéssica, que sempre esteve disponível para auxiliar em minhas análises e revisão do trabalho, e no que mais fosse preciso e estivesse ao seu alcance.

Aos amigos, Carol, Mikael e Nando, que me ajudaram a vir para Recife e permanecer durante o mestrado. Nossos encontros sempre foram regados a lamentações e muitas risadas. Aos companheiros que conheci por meio do PPGBV, Gleyce, Joana, David, que me ajudaram direta ou indiretamente na construção deste trabalho.

Ao Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva - POLINIZAR, pelo suporte em equipamentos para análise e triagem de material biológico.

À CAPES, pela concessão da bolsa que me permitiu, financeiramente, cursar o mestrado.

Ao PELD-Catimbau, através dos professores Inara Leal e Marcelo Tabarelli, pelo suporte financeiro e logístico fornecido por meio da aquisição de projetos e recursos financeiros para custear pesquisas.

Obrigada a tod@s!

RESUMO

O uso de áreas de florestas para pastagens por grandes herbívoros domésticos, como os caprinos, pode afetar negativamente a reprodução de plantas por meio de alterações no tamanho e quantidade de flores, grãos de pólen, óvulos, frutos e sementes, podendo comprometer o seu sucesso reprodutivo. Neste estudo, avaliamos o efeito da presença de caprinos sobre atributos florais e reprodutivos de *Cenostigma microphyllum* e *Pityrocarpa moniliformis*, Leguminosae lenhosas, nativas e abundantes na floresta seca da Caatinga, ambas com sistema de polinização majoritariamente por abelhas e apresentando autoincompatibilidade genética (i.e., dependem obrigatoriamente de polinizadores e de polinização cruzada para a formação de frutos). Testamos a hipótese de que a presença de caprinos afetará negativamente os atributos florais e o sucesso reprodutivo feminino das espécies investigadas, de modo que, em áreas com a presença de caprinos o tamanho e a quantidade de atributos florais, bem como o sucesso reprodutivo, serão reduzidos em relação às áreas sem acesso de caprinos. A coleta dos dados ocorreu em experimento composto por pares de parcelas pareadas com a presença e ausência de caprinos estabelecidas no Parque Nacional do Catimbau (PE), Nordeste do Brasil. Primeiramente, foi registrada a abundância de indivíduos das duas espécies em todas as parcelas em que ocorriam. Para a coleta dos dados reprodutivos, foram amostrados 20 indivíduos de *Cenostigma microphyllum* e 44 de *Pityrocarpa moniliformis*, dos quais foram registrados altura e área basal. Em cada par de parcelas (i.e., exclusão e livre acesso de caprinos) foram avaliados: 1) comprimento e 2) área das inflorescências, 3) área da corola, 4) pétala estandarte e 5) anteras, 6) número de flores por inflorescência, 7) número de grãos de pólen e 8) óvulos por botão floral, 9) razão pólen/óvulo e 10) sucesso reprodutivo feminino (número de frutos por inflorescência e razão fruto/flor) de cada indivíduo. A abundância, altura e área basal de indivíduos de ambas as espécies não foram afetadas pela presença de bodes. Com relação aos atributos florais e ao sucesso reprodutivo, nossos resultados indicam que *C. microphyllum* parece ser afetada negativamente pela presença de caprinos, como esperado neste estudo, uma vez que apresentou área da corola, pétala estandarte, anteras e razão pólen/óvulo, respectivamente, 30%, 12%, 50%, e 12,68% maiores nas parcelas de exclusão de caprinos em comparação às parcelas de acesso livre de caprinos; enquanto apenas o número de óvulos foi 8,4% maior nas parcelas de livre acesso de caprinos em comparação às parcelas de exclusão; e o sucesso reprodutivo feminino não diferiu entre os tratamentos. Já para *P. moniliformis*, documentamos o contrário do esperado, uma vez que a presença de caprinos afetou positivamente a maioria dos seus atributos florais. Nesta espécie, o número de flores por inflorescência, o comprimento e área da

inflorescência, número de frutos por inflorescência e razão fruto/flor foram, respectivamente, 55,87%, 11,1%, 11,6%, 74,53% e 50% maiores nas parcelas de livre acesso de caprinos em relação às parcelas de exclusão de caprinos, enquanto número de grãos de pólen e razão pólen/óvulo foram, respectivamente, cerca de 12 vezes e 42,54% maiores nas parcelas de exclusão em relação às parcelas de livre acesso de caprinos. De modo geral, demonstramos que a presença de caprinos afetou de maneira divergente as espécies investigadas, sugerindo que plantas de florestas tropicais secas, mesmo com estratégias de vida semelhantes (vencedoras, pioneiras de crescimento rápido, melitófilas e auto-incompatíveis), apresentam padrões distintos de resposta à presença de caprinos, podendo ser afetada positivamente, como *P. moniliformis*, ou negativamente, como *C. microphyllum*. Isso evidencia a necessidade de mais investigações sobre o papel dos caprinos na Caatinga, tendo em vista a importância da floresta e destes animais para a subsistência de inúmeras famílias de comunidades rurais.

Palavras-chave: exclusão de caprinos; floresta tropical seca; grandes herbívoros; polinização

ABSTRACT

The use of forest areas for pastures by large domestic herbivores, such as goats, can negatively affect plant reproduction through changes in the size and quantity of flowers, pollen grains, ovules, fruits and seeds, which may compromise their success. reproductive. In this study, we evaluated the effect of the presence of goats on floral and reproductive attributes of *Cenostigma microphyllum* and *Pityrocarpa moniliformis*, woody Leguminosae, native and abundant in the Caatinga dry forest, both with a pollination system mainly by bees and presenting genetic self-incompatibility (i.e. , necessarily depend on pollinators and cross-pollination for the formation of fruits). We tested the hypothesis that the presence of goats will negatively affect the floral attributes and female reproductive success of the investigated species, so that, in areas with the presence of goats, the size and quantity of floral attributes, as well as reproductive success, will be reduced in relation to areas without goat access. Data collection took place in an experiment composed of pairs of paired plots with the presence and absence of goats established in the Catimbau National Park (PE), Northeast Brazil. Firstly, the abundance of individuals of both species was recorded in all plots where they occurred. First, the abundance of individuals of both species was recorded in all plots in which they occurred. To collect reproductive data, 20 individuals of *Cenostigma microphyllum* and 44 of *Pityrocarpa moniliformis* were sampled, of which height and basal area were recorded. In each pair of plots (i.e., exclusion and free access of goats) the following were evaluated: 1) length and 2) area of inflorescences, 3) corolla area, 4) standard petal and 5) anthers, 6) number of flowers per inflorescence , 7) number of pollen grains and 8) ovules per floral bud, 9) pollen/ovule ratio and 10) female reproductive success (number of fruits per inflorescence and fruit/flower ratio) of each individual. The abundance, height and basal area of individuals of both species were not affected by the presence of goats. Regarding floral attributes and reproductive success, our results indicate that *C. microphyllum* appears to be negatively affected by the presence of goats, as expected in this study, since it presented corolla area, standard petal, anthers and pollen/ovule ratio, respectively. , 30%, 12%, 50%, and 12.68% higher in goat exclusion plots compared to goat free access plots; while only the number of ovules was 8.4% higher in the goat free access plots compared to the exclusion plots; and female reproductive success did not differ between treatments. As for *P. moniliformis*, we documented the opposite of what was expected, since the presence of goats positively affected most of its floral attributes. In this species, the number of flowers per inflorescence, the length and area of the inflorescence, number of fruits per inflorescence and

fruit/flower ratio were, respectively, 55.87%, 11.1%, 11.6%, 74.53% and 50% higher in the goat free access plots in relation to the goat exclusion plots, while the number of pollen grains and pollen/ovule ratio were, respectively, around 12 times and 42.54% higher in the goat exclusion plots. in relation to free access goat plots. In general, we demonstrated that the presence of goats affected the investigated species in divergent ways, suggesting that plants from dry tropical forests, even with similar life strategies (winners, fast-growing pioneers, melitophiles and self-incompatible), present distinct patterns response to the presence of goats, which can be affected positively, like *P. moniliformis*, or negatively, like *C. microphyllum*. This highlights the need for more investigations into the role of goats in the Caatinga, given the importance of the forest and these animals for the subsistence of countless families in rural communities.

Keywords: exclusion of goats; large herbivores; pollination; tropical dry forest

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO – APRESENTAÇÃO DA DISSERTAÇÃO	10
2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	12
2.1 INFLUÊNCIAS SOBRE A POLINIZAÇÃO	12
2.2 GRANDES HERBÍVOROS E REPRODUÇÃO DE PLANTAS	14
2.3 FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS E CRIAÇÃO DE CAPRINOS.....	16
2.4 CAPRINOS E POLINIZAÇÃO NA FLORESTA SECA DA CAATINGA	18
3. CAPÍTULO/MANUSCRITO - RESPOSTAS DIVERGENTES DE ATRIBUTOS FLORAIS E SUCESSO REPRODUTIVO DE LEGUMINOSAE SUBMETIDAS À PRESENÇA DE CAPRINOS EM FLORESTA SECA DE CAATINGA, NORDESTE DO BRASIL	21
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS	65
5. REFERÊNCIAS.....	66

1. INTRODUÇÃO – APRESENTAÇÃO DA DISSERTAÇÃO

A interação grande herbívoro-floresta pode ocasionar inúmeros efeitos sobre a reprodução de plantas, implicando diretamente no sucesso reprodutivo e manutenção das espécies vegetais, afetando negativamente desde o nível ecológico de indivíduo a ecossistemas (WANG, 2000; HICKMAN; HARTNETT, 2002; HESTER et al., 2006; PARENTE et al., 2012; BARAZA; VALIENTE-BANUET, 2012; XIE et al, 2021). De forma geral, os grandes herbívoros, incluindo aqueles de importância para a pecuária, como os bovinos, ovinos e caprinos, são apontados por promover redução na quantidade e qualidade de atributos reprodutivos, como produção de inflorescências, flores, frutos e sementes por meio dos danos causados pelo pisoteio das plantas, e sobretudo pelo pastoreio (WANG, 2000; HICKMAN; HARTNETT, 2002; HESTER et al., 2006; PARENTE et al., 2012; BARAZA; VALIENTE-BANUET, 2012; XIE et al, 2021).

A pecuária extensiva permite que os animais circulem livremente por áreas de floresta e se alimentem da vegetação nativa disponível (ILLIUS; O'CONNOR, 1999; ORIHUELA; SOLANO, 1999; ELDRIDGE et al., 2016; ERB et al., 2016), o que pode ser prejudicial, dentre outros aspectos, para reprodução de plantas. A criação extensiva de animais domésticos é praticada mundialmente e sustenta financeiramente mais de 200 milhões de famílias (NORI, 2007). A prática dessa atividade em regiões economicamente em desenvolvimento, como em regiões de florestas tropicais secas, deve-se, geralmente, a resistência desses animais às condições climáticas, bem como à elevada capacidade de se alimentar da vegetação disponível no ambiente, necessitando assim de baixo investimento financeiro em forragem por parte dos criadores (ILLIUS; O'CONNOR, 1999; ORIHUELA & SOLANO, 1999).

Na Caatinga, o maior bloco contínuo de floresta seca do mundo (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017a), um dos herbívoros de grande porte mais comum é o caprino, *Capra hircus*, onde milhões de cabeças são produzidas por famílias de comunidades rurais (IBGE, 2021), devido a uma série de características anatômicas, fisiológicas e comportamentais que permitiram uma excelente adaptação destes animais exóticos ao clima da região (SILANIKOVE, 1997). Diversos estudos já apontaram os caprinos como causadores de problemas em diferentes tipos de ecossistemas, inclusive na Caatinga, onde são apontados como responsáveis por afetar negativamente desde populações de plantas a características do solo (PARENTE et al., 2012; SCHULZ et al., 2016; FABRICANTE et al., 2017; SPECHT et al., 2019; SCHULZ et al., 2019; MENEZES et al., 2020; LINS et al., 2022; SANTOS, 2023).

No entanto, no que diz respeito ao conhecimento dos possíveis impactos dos caprinos na reprodução de plantas, os dados são ainda escassos, mas são fundamentais não apenas para compreensão sobre a preservação das espécies de plantas, mas também para a regeneração e resiliência dos ecossistemas afetados pelas intervenções humanas, como é o caso da Caatinga. Além disso, esses impactos reverberam nas populações humanas que dependem dos recursos florestais desse ambiente.

Diante disso, o objetivo deste trabalho foi investigar a influência da presença de caprinos sobre atributos florais e sucesso reprodutivo feminino de duas espécies lenhosas de Leguminosae, por meio de um experimento de exclusão estabelecido na floresta seca da Caatinga. A dissertação é composta inicialmente por uma fundamentação teórica sobre a temática do estudo, trazendo tópicos que abordam a polinização e fatores que afetam a interação planta-polinizador e os principais efeitos dos grandes herbívoros na reprodução de plantas, além de tópicos sobre aspectos da criação de caprinos em ambiente de florestas tropicais secas, com destaque para a floresta seca da Caatinga. A segunda parte é composta por um artigo científico que reúne nossos achados, a ser submetido ao periódico *Oecologia*. Esperamos que nossos resultados possam agregar ao repertório de estudos que buscam compreender o papel de grandes herbívoros na natureza, auxiliando ainda na implementação de novas formas de manejo de caprinos e uso sustentável da vegetação da Caatinga.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 INFLUÊNCIAS SOBRE A POLINIZAÇÃO

As plantas com flores e frutos, denominadas de angiospermas, compõem cerca de 300 mil das espécies descritas (CHRISTENHUSZ; BYNG, 2016) e, em sua maioria, dependem da transferência de gametas masculinos presentes nos grãos de pólen e armazenados nas anteras para o estigma (parte feminina) da mesma flor ou de outra flor para se reproduzir sexualmente, processo conhecido como polinização (OLLERTON et al., 2011; WARDHAUGH, 2015; OLLERTON, 2017). A estimativa é que cerca de 87% de todas as angiospermas dependam de vetores bióticos, como algumas espécies de insetos, aves, mamíferos, répteis, dentre outros, para a realização da polinização (OLLERTON et al., 2011). A interação entre animais e plantas por meio desse processo ecológico mutualista é um dos causadores da grande diversidade de espécies de angiospermas existentes (VAN DER NIET et al., 2014; OLLERTON et al. 2019).

A interação entre as flores e os animais visitantes é estabelecida quando o segundo busca por recursos oferecidos pelo primeiro (WESTERKAMP, 1996), que satisfazem algumas necessidades dos visitantes, como alimentação (pólen, néctar e óleo), reprodução (perfumes e abrigo para acasalamento) e construção de ninhos (ceras e resinas) (ver AGOSTINI et al., 2014 e referências). Durante a busca por estes recursos, os visitantes florais e potenciais polinizadores são atraídos por sinais exibidos pelas flores ou pela planta como um todo, tais como cor das flores, tamanho das estruturas florais, simetria, perfumes e quantidade de flores e inflorescências disponíveis no indivíduo (*display floral*) (OHASHI; YAHARA, 2001). Estes sinais podem indicar aos polinizadores a existência, quantidade e qualidade do recurso floral (ver VARASSIN, AMARAL-NETO, 2014 e referências), e precisam ser percebidos pelos polinizadores para que as flores sejam visitadas e assim possa ocorrer a polinização (CHITTKA; RAINE, 2006; FARRÉ-ARMENGOL et al. 2013). Dessa forma, aspectos como a quantidade e tamanho de flores e inflorescências, bem como características ligadas ao próprio recurso floral, como o volume e a concentração do néctar, podem influenciar nas visitas florais e, conseqüentemente, na polinização das plantas (MAKINO; SAKAI, 2007; JUNKER; PARACHNOWITSCH, 2015; KNAUER; SCHIESTL, 2015).

A polinização também pode ser afetada por diversos fatores externos, como o clima ou mudanças climáticas, fragmentação de habitat, uso de agrotóxicos, espécies invasoras e

relações ecológicas consideradas antagonistas (CASCANTE et al. 2002; LARSEN; WILLIAMS; KREMEN, 2005; FREITAS et al., 2009; HERMANSEN; MINCHINTON; AYRE, 2017; VANBERGEN; ESPÍNDOLA; AIZEN et al., 2018; LAWSON; RANDS, 2019; KARBASSIOON et al., 2023; MANINCOR; FISOGNI; RAFFERTY, 2023). Em relação ao clima, a disponibilidade de chuvas pode afetar a fenologia reprodutiva das plantas, atrasando ou antecipando a floração, o que pode não coincidir com o período de atividade dos polinizadores, afetando assim o fluxo de pólen entre as plantas (MANINCOR; FISOGNI; RAFFERTY, 2023). Além disso, condições climáticas como temperatura, radiação solar, umidade e vento podem influenciar na atividade de voo e no comportamento dos polinizadores, como as abelhas (LAWSON; RANDS, 2019; KARBASSIOON et al., 2023). A fragmentação e destruição das florestas pode afetar a diversidade de espécies e as redes plantas-polinizadores devido a redução de áreas e recursos disponíveis para forrageamento e nidificação (CASCANTE et al. 2002; LARSEN; WILLIAMS; KREMEN, 2005; HERMANSEN; MINCHINTON; AYRE, 2017). A intensificação das atividades agrícolas e o uso de agrotóxicos nas lavouras tem provocado o declínio dos polinizadores e, conseqüentemente, afetado o sucesso reprodutivo tanto de espécies agrícolas quanto nativas (FREITAS et al., 2009). Já a introdução de espécies de plantas ou polinizadores invasoras pode gerar competição com as espécies nativas por recursos e habitats, trazendo ameaças à biodiversidade local, alterando as interações ecológicas e afetando a polinização de plantas nativas (STOUT; MORALES, 2009; VANBERGEN; ESPÍNDOLA; AIZEN et al., 2018). Interações ecológicas antagônicas como a competição entre polinizadores, ou consumo da planta e estruturas reprodutivas por meio da florivoria e herbivoria também são fatores que podem afetar de forma negativa a polinização (MCCALL; IRWIN 2006; MCCALL, 2008; KLESSER *et al.*, 2013).

A herbivoria de tecidos foliares e florais por insetos e/ou grandes herbívoros generalistas, como os caprinos, pode ocasionar danos à polinização e, conseqüentemente, ao sucesso reprodutivo das plantas (STRAUSS *et al.*, 2002; MCCALL; IRWIN 2006; BEGON *et al.*, 2007; MCCALL, 2008; KLESSER *et al.*, 2013). Isso pode ocorrer por meio do consumo dos órgãos vegetativos, sobretudo das folhas, reduzindo os recursos energéticos obtidos por meio da fotossíntese e que seriam destinados à reprodução (e.g., produção de inflorescências e de flores) (BEGON *et al.*, 2007; STRAUSS *et al.*, 2002). De forma mais direta, os herbívoros podem consumir as estruturas reprodutivas, reduzindo a atratividade de polinizadores, a produção e a disponibilidade de recursos florais, resultando em desequilíbrio na interação planta-polinizador e no sucesso reprodutivo das plantas (LEHTILA; STRAUSS, 1997; MCCALL; IRWIN, 2006; MCCALL, 2008). Quando se trata de grandes herbívoros, além dos

danos causados pelo consumo de partes das plantas citados anteriormente, pode-se adicionar ainda os danos por pisoteio, que podem danificar diretamente as estruturas reprodutivas (FLEMING et al., 2006), além de compactar o solo e dificultar a absorção de água e nutrientes necessários para produzir flores e recursos florais (HESTER *et al.*, 2006).

2.2 GRANDES HERBÍVOROS E REPRODUÇÃO DE PLANTAS

Os grandes herbívoros são considerados um dos principais responsáveis por provocar mudanças no funcionamento dos ecossistemas terrestres, alterando aspectos da ciclagem de nutrientes, biodiversidade, produtividade primária, estrutura da vegetação e características do solo (MENEZES, 2018), dificultando a regeneração das florestas e acelerando o processo de degradação ambiental (GILL, 2006), levando processos ecológicos ao colapso. Os danos diretos às plantas são causados principalmente por meio do pisoteio e do pastoreio (MENEZES, 2018) que afetam, a nível de plantas individuais, fases importantes do desenvolvimento, como a germinação, estabelecimento, crescimento, reprodução (polinização) e produção de frutos e sementes (HESTER *et al.*, 2006). O pastoreio é sempre acompanhado do pisoteio quando o herbívoro é de grande porte (e.g., bovinos, caprinos, veados, ovinos), mas frequentemente o pisoteio pode não vir acompanhado do pastoreio, principalmente quando os herbívoros estão apenas circulando pelo ambiente e acabam por utilizar as mesmas rotas, ou ainda enquanto param para descansar, submetendo as plantas a um tempo maior sob a pressão de seus corpos em posição de descanso (MILNE *et al.*, 1998; OOM; HESTER, 1999; OOM, 2003).

A herbivoria (pastoreio e pisoteio) por grandes herbívoros pode afetar indiretamente a reprodução das plantas por meio do consumo das estruturas vegetativas como as raízes, caules e, sobretudo, as folhas (CRAWLEY, 1997, REIMOSER; ARMSTRONG; SUCHANT, 1999; BARAZA; VALIENTE-BANUET, 2012). O consumo de folhas ocasiona a perda de tecido fotossintetizante afetando negativamente a aquisição de recursos energéticos para investimento na reprodução, uma vez que a planta poderá destinar tais recursos para a defesa contra o ataque de herbívoros (ROSENTHAL; KOTANEN, 1994, LEHTILA; STRAUSS, 1997; HONKANEN et al., 1999; MILLARD et al. 2001; BEGON et al., 2007). Isso pode impactar na quantidade e qualidade de inflorescências, flores e recursos florais (e.g. néctar, pólen, resina, cera, perfume), frutos e sementes produzidos (WANG, 2000; HICKMAN; HARTNETT, 2002; BARAZA; VALIENTE-BANUET, 2012; MUÑOZ-GALLEGO et al., 2022) e, conseqüentemente, afetar a atratividade dos polinizadores e o sucesso reprodutivo da

espécie de planta (LEHTILA; STRAUSS, 1997; BEGON et al., 2007; STRAUSS et al., 2002). O pisoteio pode compactar o solo e dificultar a absorção de água e nutrientes necessários para produzir tanto flores quanto recursos florais (HESTER et al., 2006). Além disso, excrementos como saliva, urina e fezes liberados diretamente sobre as plantas podem causar danos físicos e intoxicação local (HARPER, 1977, HAYNES; WILLIAMS 1993), afetando a saúde da planta e sua capacidade reprodutiva.

De forma direta, a herbivoria (consumo e pisoteio) pode afetar a reprodução das plantas por meio do consumo parcial das flores - alterando sua morfologia e tamanho - modificando o sinal visual e a atratividade dos polinizadores, que geralmente são atraídos por displays florais maiores (MCCALL, 2008; KARRON; MITCHELL, 2011; BAUER et al., 2017). Além disso, os danos parciais às flores podem reduzir a disponibilidade recursos florais, como néctar e pólen, afetando a atração dos polinizadores, ou ainda provocar o aborto das flores, quando estas se tornam inviáveis (MCCALL; IRWIN, 2006). O consumo total das inflorescências e flores também diminui a exibição visual dos indivíduos e a atratividade dos visitantes, além de afetar negativamente no fitness masculino e feminino das plantas por meio do consumo das estruturas diretamente ligadas à reprodução, como estames, pistilo, grãos de pólen e óvulos (MCCALL; IRWIN, 2006). Isso leva à diminuição nas taxas de fecundação e formação de frutos e sementes (MCCALL; IRWIN, 2006). O consumo de frutos e sementes pode dificultar a manutenção da espécie de planta no ecossistema (ABRAHAM et al, 2018; JACA; NOGALES; TRAVESET, 2018). O pisoteio dos grandes herbívoros pode danificar diretamente as inflorescências e flores disponíveis e afetar também na atração dos polinizadores e na produção de recursos florais que atuam como chamarizes para estes mutualistas (FLEMING et al., 2006). No entanto, os efeitos da herbivoria (consumo e pisoteio) sobre a reprodução de plantas dependem de diversos fatores, como a intensidade da herbivoria e do tipo de herbívoro, uma vez que, os danos causados podem variar com o seu tamanho, características, dieta e comportamento alimentar (ver PRINGLE et al., 2023 e referências).

Especificamente falando dos caprinos como grandes herbívoros, estes animais são ruminantes generalistas de médio porte que se alimentam de folhas, brotos, caules, raízes, flores, frutos e sementes de árvores e arbustos de uma grande variedade de espécies vegetais (RUTTER, 2002; LEAL; VICENTE; TABARELLI, 2003. JAMELLI et al., 2021). Os caprinos apresentam uma série de características anatômicas, fisiológicas e comportamentais que os permitiram maior adaptação aos mais variados ambientes, sobretudo aos ambientes áridos e semiáridos (CHYNOWETH et al. 2013). Dentre essas, podemos citar a maior mobilidade do lábio superior, que auxilia numa maior facilidade de selecionar componentes vegetais de sua

preferência, glândulas salivares maiores garantindo maior secreção de saliva para umedecer a matéria seca, grande capacidade de digerir alimentos com altos teores de fibras, baixo metabolismo, baixo requerimento de água, e baixa massa corporal (sobretudo quando expostos a níveis de forragem e água reduzidos, e comportamento de se apoiar sobre as duas patas traseiras para alcançar os ramos e folhas mais altos das plantas, permitindo que estes consumam desde plantas à altura do solo a plantas de até dois metros de altura (SILANIKOVE, 1997; REID; GALVIN; KRUSKA, 2008; MEDEIROS *et al.*, 2000). Estão presentes em diversos locais do globo, com destaque para regiões áridas e semiáridas como as Florestas tropicais sazonalmente secas, e seus efeitos negativos foram apontados em muitas regiões do mundo (MOOLMAN; COWLING, 1994; GRÜNWALDT; PEDRANI; VICH, 1994; BARAZA; VALIENTE-BANUET, 2012; FERNÁNDEZ-LUGO *et al.*, 2013; ABRAHAM *et al.*, 2018; MUÑOZ-GALLEGO *et al.*, 2022) A criação desses animais de maneira extensiva, ou seja, circulando livremente pela floresta e consumindo prioritariamente a vegetação nativa, é uma atividade humana considerada uma das mais provocadoras de degradação ambiental (FAO, 1993; FAO, 2019).

2.3 FLORESTAS TROPICAIS SAZONALMENTE SECAS E CRIAÇÃO DE CAPRINOS

As florestas tropicais sazonalmente secas (daqui em diante, florestas secas) ainda não receberam uma definição que seja universalmente aceita, variando entre autores ou instituições (SCHRÖDER *et al.*, 2021). Para Mooney *et al.* (1995), simplificadamente, trata-se de florestas situadas em regiões tropicais, onde não chove durante vários meses do ano devido à marcada sazonalidade na distribuição de chuvas. O World Wide Fund for Nature adiciona a essa definição os componentes do calor durante todo o ano ou clima quente e o impacto do período de seca à vida (WWF, 2020, SCHRÖDER *et al.*, 2021). Outra característica marcante é a predominância de espécies vegetais que perdem as folhas durante o período mais seco do ano (FAO, 2001). As florestas secas ocorrem em cinco continentes (América do Norte e Central, América do Sul, África, Ásia e Austrália/Oceania). A extensão original destas florestas varia de 15 a 20 milhões de km², a depender da abordagem adotada para mapear as florestas secas no mundo (OCÓN *et al.*, 2021; conforme mapeado por MILES *et al.*, 2006). Este bioma abriga uma alta diversidade de espécies e alto nível de endemismo tanto de espécies vegetais quanto de animais vertebrados, além de uma grande diversidade de interações ecológicas entre plantas e animais, sendo este último o aspecto mais negligenciado da biodiversidade das florestas secas (TABARELLI *et al.*, 2024).

As florestas secas estão situadas em regiões populosas do globo, onde são exploradas há milhares de anos por diversas formas de usos, sendo demasiadamente utilizadas e ameaçadas pelas atividades humanas (SAGAR; SINGH, 2004; LAWRENCE et al., 2007), sobretudo por populações tradicionais de pequenas comunidades rurais que praticam agricultura, pecuária extensiva e extração de produtos e serviços florestais (MELO, 2017). As populações tradicionais são dependentes dos serviços ecossistêmicos florestais, incluindo lenha para fins domésticos (como cozinhar, se aquecer, produzir móveis e cercas); produtos não-madeireiros, como frutos, vegetais, plantas medicinais, mel, resinas, óleos e goma para fabricação de cosméticos, fibras e animais comestíveis caçados (SCHRÖDER et al., 2021; TABARELLI et al., 2024). A estimativa é que metade da população das florestas secas pratica atividade agrícola em áreas de floresta previamente desmatada e queimada (RUDEL, 2017; SCHRÖDER et al., 2021), além de praticarem a pecuária de grandes herbívoros domésticos como os bovinos, ovinos e, principalmente, caprinos (sobretudo da espécie *Capra hircus*).

Os caprinos e outros herbívoros domésticos conseguiram se adaptar bem às condições climáticas dos ambientes secos devido às suas habilidades físicas, anatômicas, fisiológicas e adaptativas (SILANIKOVE 1997; CHYNOWETH et al. 2013; MAGALHÃES et al. 2021). Além disso, são animais com elevada capacidade de se alimentar da vegetação disponível no ambiente, necessitando assim de baixo investimento financeiro em forragem por parte dos criadores, o que favorece sua criação por famílias de comunidades tradicionais desfavorecidas financeiramente (ILLIUS; O'CONNOR, 1999; ORIHUELA; SOLANO 1999). Dessa forma, esses animais são criados livres em áreas de florestas secas alimentando-se da vegetação nativa disponível (KRUSKA et al., 2003; RIPPLE et al., 2014). Nas florestas secas, os caprinos são apontados como causadores da redução da riqueza e diversidade de espécies, diminuição da abundância, biomassa e altura dos indivíduos, resultando na homogeneização da diversidade taxonômica, filogenética e funcional da comunidade de plantas (SEVERSON; DEBANO, 1991; MANZANO; NÁVAR, 2000; BARAZA; VALIENTE-BANUET, 2012; SALGADO-LUARTE et al., 2019; MENEZES et al., 2020). Em relação aos aspectos reprodutivos de espécies de plantas de florestas secas, a herbivoria por esses animais reduz a produção de flores e frutos (BARAZA; VALIENTE-BANUET 2012, 2012; XIE et al, 2021). A criação extensiva de caprinos é uma das principais atividades causadoras de degradação ambiental, por impedir a regeneração natural das florestas secas devido ao pastejo de plantas nativas, além de provocar outros impactos por meio do pisoteio (MELO, 2017; FAO, 2019; SCHRÖDER et al., 2021).

2.4 CAPRINOS E POLINIZAÇÃO NA FLORESTA SECA DA CAATINGA

A Caatinga, uma floresta tropical sazonalmente seca, ocorre exclusivamente no Brasil e cobre aproximadamente 912.529 km² do território nacional (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017a). A floresta seca da Caatinga no Nordeste do Brasil, é a maior área contígua de floresta tropical sazonalmente seca na América do Sul, e apresenta vegetação arbustiva decídua, cujas folhas são perdidas durante a estação seca (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017a; TABARELLI et al., 2018) composta por um conjunto de fitofisionomias bastante variada indo desde matagais abertos com cactáceas e bromélias a formações florestais (RITO et al., 2017). A Caatinga apresenta grande diversidade de espécies da fauna e da flora, com altos níveis de endemismo, além de grande diversidade de interações ecológicas entre plantas e animais consideradas raras, tais como dispersão de sementes por formigas e por répteis (LEAL et al., 2017), polinização por marsupial (gambá) e lagarto (GOMES et al. 2014a, b), e também por formigas (ver DOMINGOS-MELO et al. 2017). O nordeste, região do Brasil onde está localizada quase a totalidade da Caatinga, abriga cerca de 28 milhões de pessoas que vivem, principalmente, da agricultura de corte-e-queima, exploração da flora para uso madeireiro, alimentício e medicinal e da pecuária extensiva de caprinos (SILVA et al., 2017b; TABARELLI et al., 2018).

Mesmo diante das contínuas perturbações antrópicas, a flora da Caatinga apresenta diversidade de estratégias reprodutivas, de caracteres morfológicos e síndromes de polinização tão alta quanto de outros ecossistemas de florestas secas e úmidas, com plantas com flores predominantemente hermafroditas e autoincompatíveis (MACHADO; LOPES, 2004; SILVA et al., 2020; SILVA et al., 2023), bastante diversas em cores, formas, tamanhos, recursos florais e polinizadores (MACHADO; LOPES, 2004; SOBRINHO et al., 2016; SILVA et al., 2020; SILVA et al., 2023). Espécies vegetais com morfologia floral que mantêm seus recursos relativamente escondidos, ou seja, não são facilmente acessados pelos visitantes florais são mais frequentes em comparação às flores com recursos expostos ou de fácil acesso (MACHADO; LOPES, 2004, SOBRINHO et al., 2016). Em relação aos recursos florais ofertados, foram registradas flores que produzem desde recursos mais comuns, como o néctar e o pólen, a recursos mais elaborados, como óleo e resina (MACHADO; LOPES, 2004, SOBRINHO et al., 2016; SILVA et al., 2020; SILVA et al., 2023). Os diversos vetores de polinização registrados estão reunidos em 13 síndromes de polinização. Estima-se que 98% das plantas com flores na Caatinga são polinizadas por animais (abelhas, borboletas, mariposas, besouros, formigas, morcegos, beija-flores, vespas, esfingídeos, pequenos insetos diversos)

(MACHADO; LOPES, 2004; QUEIROZ et al. 2016; SOBRINHO et al., 2016). A polinização por insetos é a mais frequente, dentre os quais se destacam as abelhas, polinizando mais de 60% das plantas entomófilas (MACHADO; LOPES, 2004, SILVA et al., 2020; SILVA et al., 2023). Também há grande variedade em relação ao tamanho, tipo de fruto e modos de dispersão (SILVA et al., 2020; SILVA et al., 2023). A compreensão sobre aspectos da biologia reprodutiva das plantas da Caatinga é uma ferramenta importante que auxilia na manutenção da biodiversidade de áreas perturbadas e na elaboração de projetos de manejo (BAWA, 1990), que possam mitigar o impacto de atividades antrópicas comuns nesse ecossistema, a exemplo da pecuária extensiva de caprinos (SILVA et al., 2017b; TABARELLI et al., 2018).

Na Caatinga, estima-se que os caprinos foram introduzidos no século XVII (ALVES et al., 2016), sendo então considerados animais exóticos e invasores (SPECHT et al., 2019). Desde então, a caprinocultura representa uma das principais atividades econômicas de pequenas comunidades rurais, na qual os produtores além de consumir, comercializam a carne e o leite como forma de obter renda para arcar com outras demandas domésticas (SPECHT et al., 2019). A redução dos habitats e a pressão da caça sobre os herbívoros vertebrados nativos de grande porte, como espécies de veados, provocaram o desaparecimento desses animais na maioria das áreas de Caatinga (OLIVEIRA *et al.*, 2003). Dessa forma, atualmente, o grupo de herbívoros vertebrados dessa região é composto por animais utilizados na pecuária, como gado bovino, ovino e, principalmente caprino, que são criados de forma extensiva por comunidades tradicionais em áreas de vegetação nativa (SPECHT *et al.*, 2019). No que se refere a produção de caprinos, a Pesquisa Pecuária Municipal realizada pelo Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE, mostrou que a estimativa para o rebanho caprino no Brasil no ano de 2021 foi de 11,92 milhões de cabeça, sendo a região Nordeste a detentora de 11,35 milhões de cabeças, correspondendo a 95% do rebanho nacional, evidenciando a adaptação desses animais às condições climáticas do semiárido (IBGE, 2023).

Diversos estudos realizados na Caatinga apontaram efeitos negativos dos caprinos sobre os diferentes níveis de organização. Um estudo recente apontou maior sobrevivência de plântulas em parcelas cujos caprinos não tinham acesso, indicando que estes animais podem ser responsáveis pela elevada mortalidade de plântulas de espécies lenhosas dominantes de florestas secas como a Caatinga (LINS et al., 2022). Menezes et al. (2020) registraram fortes efeitos dos herbívoros na biomassa acima do solo, riqueza e diversidade de herbáceas, além de outros efeitos negativos, como redução do recrutamento e crescimento das plantas, diminuição na riqueza de espécies afetando a estrutura e regeneração da comunidade (LEAL; VICENTE; TABARELLI, 2003; SCHULZ *et al.*, 2019). Os caprinos também são responsáveis por

ocasionar indiretamente a redução do estoque de carbono por meio do consumo da biomassa acima do solo, alterando o processo de ciclagem de nutrientes da Caatinga (PIÑERO et al., 2010; SCHULZ et al., 2016), bem como diminuindo significativamente atividade microbiana do solo (SANTOS, 2023). Além disso, o sobrepastoreio de algumas espécies mais palatáveis em detrimento de outras menos preferidas pode alterar a composição da comunidade, fazendo com que as espécies menos consumidas se tornem mais abundantes ao longo do tempo (KOCHARE et al., 2018). As espécies da família Leguminosae estão entre as mais consumidas pelos caprinos na Caatinga (LEAL; VICENTE; TABARELLI, 2003; JAMELLI et al., 2021). Desse modo, a criação extensiva de caprinos pode afetar serviços ecossistêmicos essenciais para a sobrevivência e bem-estar humano como a polinização, a ciclagem de água e nutrientes, no fornecimento de madeira, lenha, plantas medicinais e comestíveis (HUNTLY, 1991; KEMPEL et al., 2015; MENEZES et al., 2020). Apesar da variedade de estudos que buscaram entender o papel dos caprinos sobre a floresta seca da Caatinga, pouco se sabe sobre os efeitos desses animais em atributos florais e reprodutivos das plantas, uma lacuna cujo preenchimento poderia auxiliar no desenvolvimento de estratégias que concilie o manejo de bodes e a conservação da Caatinga, tendo em vista a importância tanto dos caprinos quanto da floresta para a subsistência das populações de comunidades tradicionais.

3. CAPÍTULO/MANUSCRITO - RESPOSTAS DIVERGENTES DE ATRIBUTOS FLORAIS E SUCESSO REPRODUTIVO DE LEGUMINOSAE SUBMETIDAS À PRESENÇA DE CAPRINOS EM FLORESTA SECA DE CAATINGA, NORDESTE DO BRASIL

Manuscrito a ser submetido para a revista Oecologia

Full Length Article – Oecologia**Respostas divergentes de atributos florais e sucesso reprodutivo de Leguminosae submetidas à presença de caprinos em floresta seca de Caatinga, Nordeste do Brasil**

Sabrina Silva Oliveira^a; Kamila Ermina Félix da Silva^a; Mikael Alves de Castro^a; David José dos Santos^a; Jéssica Luiza S. Silva^b; Inara Roberta Leal^b; Marcelo Tabarelli^b; Ariadna Valentina Lopes^{b*}

^a Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil

^b Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil

*Autor de Correspondência: ariadna.lopes@ufpe.br; +55 81 2126-8352

ORCID

Sabrina Silva Oliveira – <https://orcid.org/0009-0002-5652-341X>

Kamila Ermina Félix da Silva – <https://orcid.org/0000-0003-4269-9457>

Mikael Alves de Castro – <https://orcid.org/0000-0002-3577-9830>

David José dos Santos – <https://orcid.org/0000-0002-1036-0267>

Jéssica Luiza S. Silva – <https://orcid.org/0000-0001-8519-0891>

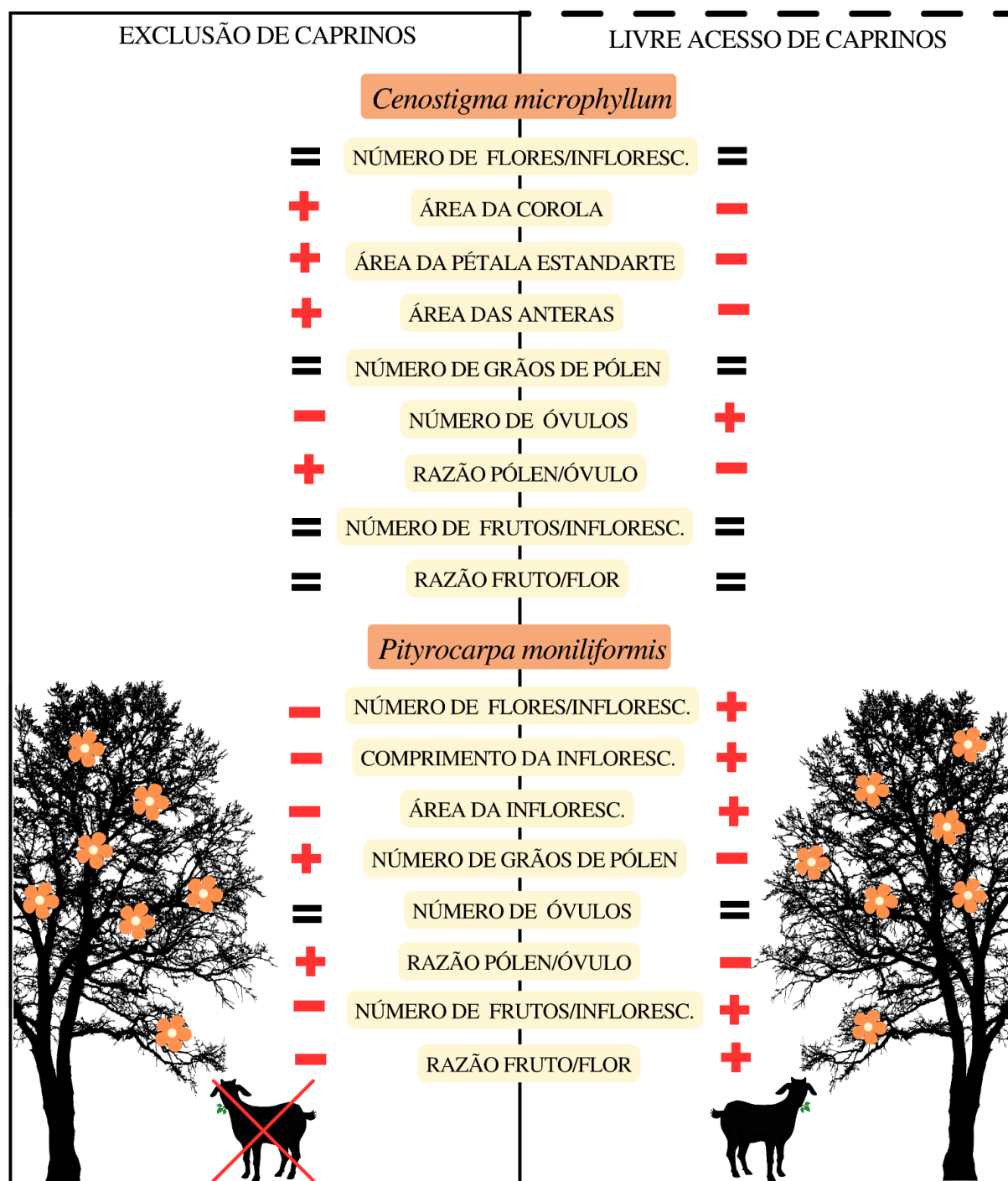
Inara R. Leal – <http://orcid.org/0000-0002-8125-2191>

Marcelo Tabarelli – <http://orcid.org/0000-0001-7573-7216>

Ariadna V. Lopes – <http://orcid.org/0000-0001-5750-5913>

Resumo gráfico

Respostas divergentes de atributos florais e sucesso reprodutivo de Leguminosae submetidas à presença de caprinos em floresta seca de Caatinga, Nordeste do Brasil



Resumo

A interação de grandes herbívoros, como os caprinos, com a floresta pode influenciar negativamente a reprodução das plantas por meio de alterações em atributos reprodutivos. Avaliamos o efeito da presença de caprinos sobre atributos florais e reprodutivos de *Cenostigma microphyllum* e *Pityrocarpa moniliformis*, Leguminosae da Caatinga. Testamos a hipótese de que os caprinos afetarão negativamente os atributos florais e o sucesso reprodutivo feminino das espécies investigadas, sendo que, em áreas com caprinos, o tamanho e a quantidade de atributos reprodutivos serão reduzidos em relação às áreas sem caprinos. A coleta dos dados ocorreu em pares de parcelas pareadas, tratamentos de exclusão e livre acesso de caprinos, estabelecidas na floresta seca da Caatinga, no Parque Nacional do Catimbau, Nordeste do Brasil. Foi registrada a abundância de indivíduos destas espécies em todas as parcelas em que ocorriam. Em cada par de parcelas foram registrados altura e área basal, diversos atributos florais e sucesso reprodutivo feminino dos indivíduos amostrados destas espécies. A abundância, altura e área basal de indivíduos de ambas as espécies não foram afetados pela presença de bodes. Como esperado, *C. microphyllum* parece ser afetada negativamente pela presença de caprinos, já que parte dos atributos investigados reduziram na presença destes animais, e ao contrário do esperado, a presença de caprinos afeta positivamente a maioria dos atributos investigados de *P. moniliformis*. Nossos achados mostram que a presença de caprinos influencia de maneira complexa a resposta dos atributos florais e reprodutivos de espécies de Leguminosae na Caatinga, com consequências para a manutenção dessas espécies no ecossistema. Isso evidencia a necessidade de mais investigações sobre o papel dos caprinos na Caatinga, tendo em vista a importância da floresta e destes animais para a subsistência de inúmeras famílias de comunidades rurais.

Palavras-chave: Exclusão de caprinos; floresta tropical sazonalmente seca; grandes herbívoros; herbivoria; polinização

Introdução

Grandes herbívoros como bovinos, ovinos e caprinos também podem causar danos à reprodução de plantas já que comumente são criados de forma livre, circulando por grandes extensões de áreas de floresta alimentando-se, prioritariamente, da vegetação nativa, o que denominamos de pecuária extensiva (Kruska et al. 2003; Ripple et al. 2014). Essa modalidade de pecuária tem grande importância para a população humana, sobretudo em regiões em desenvolvimento como o semiárido brasileiro, por promover segurança alimentar e geração de emprego e renda para as famílias menos favorecidas financeiramente (Specht et al. 2019). A prática dessa atividade em regiões economicamente pobres deve-se, geralmente, a resistência desses animais às condições climáticas, bem como à elevada capacidade de se alimentar da vegetação disponível no ambiente, necessitando assim de baixo investimento financeiro em forragem por parte dos criadores (Illius & O'Connor 1999; Orihuela & Solano 1999). A pecuária extensiva é praticada em nível mundial e constitui a base financeira de cerca de 200 milhões de famílias no mundo (Nori, 2007), sobretudo de famílias pobres pertencentes às comunidades rurais de regiões tropicais áridas e semiáridas (Eldridge et al. 2016; Erb et al. 2016). A criação de grandes herbívoros é considerada um dos principais drivers de degradação ambiental (Díaz et al. 2007).

Os danos diretos promovidos pela interação dos grandes herbívoros (e.g., bovinos, caprinos, ovinos) com os ecossistemas naturais às plantas são causados principalmente por meio do pisoteio e do pastoreio (herbivoria) que afetam, em nível individual, fases importantes do desenvolvimento, como a germinação, estabelecimento, crescimento (e.g., altura, área basal) e produção de sementes (Hester et al. 2006). A herbivoria provoca a perda de tecido fotossintetizante (e, conseqüentemente, a redução de recursos energéticos, nutrientes e carbono), meristemas, flores, frutos, sementes e cascas do tronco de espécies lenhosas (Hester et al. 2006), afetando o crescimento, sobrevivência e reprodução das plantas (Gill 1992; Reimoser et al. 1999; Lucas et al. 2000; Fürstenberg-Hägg et al. 2013). O pisoteio pode matar

plântulas, causar danos ou rompimento de partes de plantas maiores, como galhos, podendo afetar ainda tanto indivíduos quanto a comunidade de plantas por meio da compactação do solo, dificultando a germinação de sementes, por exemplo (Milchunas et al. 1992; Crawley 1997). A nível populacional, os grandes herbívoros podem afetar a densidade e abundância de indivíduos (tamanho das populações), a competição intra e interespecíficas, reduzindo ou aumentando as habilidades competitivas de plantas individuais por luz, nutrientes e/ou água (Leal et al. 2003; Hester et al. 2006; Menezes et al. 2020). Já a nível de comunidade, a presença de grandes herbívoros altera a riqueza e diversidade taxonômica, funcional e filogenética das espécies de plantas (Marquis 1984; Hernández & Silva-Pando 1996; Leal et al. 2003; Côté et al. 2004; Bashan & Bar-Massada 2017; Menezes et al. 2020). Além disso, a nível de ecossistema, a presença de grandes herbívoros pode alterar processos como a regeneração florestal, e impactar a provisão de serviços ecossistêmicos dos quais os humanos dependem (Huntly, 1991; Kempel et al. 2015).

A remoção de órgãos vegetais, como as folhas, por meio da herbivoria pode reduzir os recursos energéticos necessários para a produção de flores, frutos e sementes (Crawley 1997), provocando decréscimo no número e tamanho das flores e inflorescências (Strauss, 1997; Mothershead & Marquis 2000), assim como na disponibilidade de grãos de pólen, óvulos e recursos florais (e.g., néctar) disponíveis (Mothershead & Marquis 2000; Ávila-Sakar et al. 2003). O consumo de inflorescências, flores e botões florais pode afetar negativamente a produção de frutos e sementes, e favorecer as espécies que se reproduzem vegetativamente, através da rebrota, por exemplo (Hester et al. 2006). Alterações nesses atributos podem interferir nas preferências dos polinizadores, implicando no sucesso reprodutivo das plantas submetidas à herbivoria (McCall & Irwin, 2006; McCall, 2008). Assim, a presença de grandes herbívoros nos ecossistemas naturais pode afetar diretamente a provisão de serviços ecossistêmicos relacionados, principalmente, com a produção de frutos utilizados na alimentação (incluindo as plantas alimentícias não-convencionais), utilização de plantas

medicinais, lenha e madeira, além de alterar a ciclagem de água e de nutrientes (Huntly 1991; Kempel et al. 2015; Menezes et al. 2020).

As florestas secas representam aproximadamente 42% das florestas tropicais no mundo (Miles et al. 2006) e tem grande importância para sobrevivência, sobretudo, de populações tradicionais de pequenas comunidades rurais que praticam agricultura, pecuária extensiva e extração de produtos e serviços florestais (Melo, 2017). Nas florestas secas, os grandes herbívoros são apontados como causadores da redução da riqueza e diversidade de espécies, diminuição da abundância, biomassa e altura dos indivíduos, resultando na homogeneização da diversidade taxonômica, filogenética e funcional da comunidade de plantas (Baraza & Valiente-Banuet 2012; Salgado-Luarte et al. 2019; Menezes et al. 2020). Em relação aos aspectos reprodutivos de espécies de plantas de florestas secas, a herbivoria por esses animais reduz a produção de flores e frutos (Baraza & Valiente-Banuet 2012; Endress & Averett 2020). Além dos grandes herbívoros silvestres, é bastante comum a circulação/interação de herbívoros domésticos de vida livre nesses ecossistemas, utilizados como pastagens (Fritz et al. 1996; Baraza & Valiente-Banuet 2008; Ellis et al. 2010; Melo 2017, Jamelli et al. 2017; Menezes et al. 2020; Lins et al. 2022), por bois, ovelhas e, sobretudo, cabras, devido às suas habilidades físicas, anatômicas, fisiológicas e adaptativas às condições climáticas desses locais (Silanikove 1997; Chynoweth et al. 2013; Magalhães et al. 2021). A criação desses animais domésticos de vida livre e exóticos provoca grande impacto no uso da terra, impede a regeneração natural e mantém contínua a degradação e redução da extensão das florestas tropicais secas (Schröder et al. 2021).

A floresta tropical sazonalmente seca brasileira, a Caatinga, cobre aproximadamente 10% do território nacional (IBGE/MMA 2004) e abriga cerca de 28 milhões de pessoas que vivem, principalmente, da exploração da flora para uso madeireiro, alimentício e medicinal e do manejo de caprinos (Melo 2017). Na Caatinga, muitas áreas naturais passaram a ser frequentadas por caprinos (*Capra hircus*), animais exóticos e invasores, trazidos de regiões

como Ásia, África e Europa (Taberlet et al. 2011) e criados livres em áreas de floresta próximas às residências de seus proprietários desde o século XVII, quando foram introduzidos (Alves et al. 2016). No Brasil, 95% da produção nacional de caprinos, equivalente a 11,35 milhões de cabeças, ocorre em áreas de Caatinga (IBGE 2021) e constitui uma das principais atividades econômicas de inúmeras famílias de comunidades rurais tradicionais deste ecossistema (Albuquerque et al. 2017; Albuquerque and Melo 2018; Specht et al. 2019; Menezes et al. 2020). Os caprinos interagem diariamente com a floresta, consumindo a vegetação nativa (Leal et al. 2003; Leal et al. 2018; Specht et al. 2019), afetando negativamente a sobrevivência de plântulas de espécies lenhosas (e consequentemente a regeneração da floresta), reduzindo biomassa e diversidade de plantas, reduzindo o acúmulo de matéria orgânica acima do solo, estoques de carbono e atividade microbiana do solo, de acordo com os resultados obtidos em estudos realizados na Caatinga (e.g. Schulz et al. 2016; Fabricante et al. 2017; Schulz et al. 2019; Specht et al. 2019; Menezes et al. 2020; Lins et al. 2022; Santos 2023). Apesar das contribuições científicas a respeito dos efeitos negativos de cabras/bodes na vegetação da Caatinga, pouco se sabe sobre a influência desses animais sobre atributos florais e sucesso reprodutivo das espécies de plantas nesse ecossistema.

Assim, o objetivo deste estudo foi investigar a influência de caprinos sobre atributos florais e sucesso reprodutivo de duas espécies de Leguminosae lenhosas ocorrentes na floresta seca da Caatinga. Testamos a hipótese de que a presença de caprinos afetará negativamente abundância, altura, área basal, atributos florais e o sucesso reprodutivo feminino de *Cenostigma microphyllum* (Mart. ex G.Don) Gagnon & G.P.Lewis e *Pityrocarpa moniliformis* (Benth.) Luckow & R.W.Jobson. Especificamente, esperamos que áreas com livre acesso de caprinos (ou seja, com pressões/efeito de herbivoria e pisoteio por bodes) apresentem menor abundância de indivíduos de cada espécie, com menor altura e área basal, menor número de flores por inflorescência, comprimento e área de inflorescência, área da corola, pétala estandarte e anteras, número de grãos de pólen, óvulos e razão pólen/óvulo, além de menor sucesso reprodutivo

feminino (i.e., formação de frutos por inflorescência e razão frutos/flor) em relação às áreas que não possuem acesso por caprinos.

Material e métodos

Área de estudo

Este estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau (Fig. 1), localizado no Nordeste do Brasil (8°24'00" a 8°36'35" S, 37°09'30" a 37°14'40" W), que ocupa 623 km². A paisagem é constituída por afloramentos rochosos e solos arenosos que predominam nos planaltos de baixa altitude. O clima é semiárido, quente e seco (Köppen 1948), com temperatura média anual de 25 °C (Silva et al. 2017), e precipitação anual (altamente sazonal) variando entre 450 e 1.200 mm (Andrade et al. 2017). Floresta seca de baixa estatura e vegetação rasteira compõem o mosaico vegetal devido às características topográficas, geomorfológicas e climáticas relacionadas à precipitação e temperatura (Andrade-Lima 1981; Rodal et al. 1998). Leguminosae e Euphorbiaceae são as famílias de plantas mais representativas do Parque Nacional do Catimbau em termos de riqueza e abundância de espécies (Rito et al. 2017). Catimbau foi oficialmente designado como área estritamente protegida em 2002, como área central da Reserva da Biosfera da Caatinga da UNESCO, mas centenas de famílias rurais ainda residem na área protegida. Devido ao fato de não terem sido compensadas para saírem do parque, cerca de 1000 famílias continuam a viver e a explorar os recursos florestais para a sua subsistência (Menezes et al. 2020).

Entre as atividades de exploração realizadas no parque destacam-se a produção pecuária (caprinos e bovinos), a extração de madeira, a coleta de lenha, a caça e a colheita de plantas medicinais (Ribeiro et al. 2015; Rito et al. 2017). A produção pecuária de caprinos e bovinos é uma prática muito comum e uma das principais fontes de renda de muitos moradores do Parque Nacional do Catimbau (Specht et al. 2019). Os animais são criados de forma livre, consumindo vegetação natural sem qualquer tipo de controle, e dependendo apenas da baixa suplementação

alimentar e hídrica fornecida por seus produtores (Menezes et al. 2020). Cada família rural mantém de 8 a 70 animais (Specht et al. 2019), portanto o parque tem pastoreio de cabras há mais de 100 anos (Albuquerque et al. 2017; Albuquerque & Melo 2018).

Espécies estudadas

Cenostigma microphyllum (Mart. ex G.Don) Gagnon & G.P.Lewis, anteriormente classificada como *Caesalpinia microphylla* Mart. ex G.Don, é uma espécie lenhosa da família Leguminosae, conhecida popularmente como catingueira e catingueira-de-folha-múda, endêmica do Brasil e pode ser encontrada em regiões de Caatinga e Cerrado (Queiroz 2009). Na Caatinga ocorre nos estados de Alagoas, Bahia, Maranhão, Pernambuco, Piauí, Sergipe e Rio Grande do Norte, e não é uma espécie ameaçada (Queiroz 2009; Gaem 2023). Possui hábito arbustivo ou arbóreo, e apresenta inflorescências racemosas (Fig. 2A) compostas por flores hermafroditas (monoclinas) (Fig. 2B), apresentando autoincompatibilidade, sendo portanto, obrigatoriamente dependente da polinização biótica para a frutificação (Aguilar et al. 2016). A flor tem uma pétala central menor (ou seja, pétala estandarte ou vexilar) (Fig. 2B) com manchas avermelhadas que funcionam como guia de recursos para polinizadores (NEMA 2020). Cada flor possui um androceu formado por 10 estames com anteras rimosas (deiscência longitudinal) e o gineceu é formado por um pistilo (Aguilar et al. 2016). As flores de *C. microphyllum* são frequentemente visitadas por abelhas e ocasionalmente por beija-flores, mas são polinizadas por abelhas de médio-grande porte (Machado et al. 2006; Machado e Lopes 2004; Sousa & Nascimento 2018). Na Caatinga, a floração ocorre durante a maior parte do ano, com pico de janeiro a abril (Warwick & Lewis 2009).

Pityrocarpa moniliformis (Benth.) Luckow & R.W.Jobson anteriormente classificada como *Piptadenia moniliformis* (Benth) também pertence à família Leguminosae, popularmente conhecida como angico-de-bezerro ou rama-de-bezerro, e possui hábito arbustivo ou arbóreo (Queiroz 2017). É espécie nativa do Brasil, endêmica da Caatinga, ocorrendo em todos os

estados da região Nordeste e no estado de Minas Gerais, e não está ameaçada de extinção (Queiroz, 2009). A unidade de atração dos polinizadores são as inflorescências do tipo espiga (Fig. . 2D) com flores pequenas, hermafroditas e masculinas (andromonoícia) (Fig. 2E) com antese diurna, coloração branco-esverdeada no início da antese e adquirindo gradativamente coloração branco-creme ao longo da antese. Cada flor é composta por 10 estames com anteras rimosas brancas e pistilo verde (Ferreira 2009). Os grãos de pólen desta espécie estão dispostos em políades, de modo que cada políade possui oito grãos de pólen (Ferreira, 2009). *Pityrocarpa moniliformis* possui sistema reprodutivo auto-incompatível e suas flores são visitadas por pequenos insetos de diversas ordens (Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera, Lepidoptera e Thysanoptera), além de ácaros florais (Acari) e aranhas (Thomisidae), porém a polinização é realizada principalmente por pequenas abelhas que buscam pólen e néctar oferecido pelas flores (Nascimento e Dantas 2019). O período de pico de floração da espécie ocorre de janeiro a abril (Ferreira 2009).

Cenostigma microphyllum e *P. moniliformis* são espécies abundantes e amplamente distribuídas no Parque Nacional do Catimbau (Rito et al. 2017; Sfair et al. 2018; Souza et al. 2019), sendo consideradas espécies pioneiras em paisagens de Caatinga modificadas pelo homem (Azeredo et al. 2010, Leal et al. 2017). Estas espécies são economicamente importantes, pois são comumente utilizadas na construção civil, na indústria moveleira, produção de cercas, lenha e carvão (Azeredo et al. 2010). Além disso, são utilizados na medicina tradicional (Almeida e Bandeira 2010; Campos & Albuquerque 2021) e como forragem para bovinos e caprinos que consomem mudas, folhas jovens e maduras, flores e frutos (Leal et al. 2003; Azeredo et al. 2010).

Desenho experimental

Em 2014, a Pesquisa Ecológica de Longa Duração (PELD) - Catimbau (<https://www.peldcatimbau.org/>) estabeleceu 28 parcelas pareadas, sendo 14 parcelas de

exclusão de cabras (ou seja, parcelas de controle) e 14 parcelas com livre acesso de cabras. Todas as parcelas foram estabelecidas em áreas com o mesmo tipo de solo (arenoso e infértil), relevo (áreas planas) e vegetação (arbustiva) para controlar outros efeitos além das cabras nas comunidades vegetais. Cada lote tem área de 20 x 20m (400 m²). Para impedir o acesso de animais como bovinos e equinos, as parcelas de livre acesso foram delimitadas com dois arames que só permitem a passagem de cabras e animais de porte semelhante. Verificamos a ocorrência de *C. microphyllum* e *P. moniliformis* em todas as parcelas previamente marcadas, onde ambas as espécies ocorrem em 9 pares de parcelas, mas não simultaneamente. Portanto, selecionamos apenas pares de parcelas em que cada espécie ocorreu concomitantemente, resultando em sete pares de parcelas para *C. microphyllum* e oito pares de parcelas para *P. moniliformis*. Em seguida, contamos todos os indivíduos de cada espécie estudada em pares de parcelas. A altura e a área basal foram registradas apenas para os indivíduos selecionados para coleta de dados sobre os atributos florais e sucesso reprodutivo feminino. A altura foi estimada por meio de uma régua de madeira articulada. A área basal foi calculada a partir do diâmetro à altura do solo através da fórmula: $A = \pi \times r^2$, onde r é o raio; quando um indivíduo possuía mais de um perfilho, todos eram medidos, a área basal de cada perfilho era calculada individualmente e depois somada para obter a área basal total do indivíduo.

A coleta de dados para *C. microphyllum* ocorreu de novembro de 2022 a junho de 2023 e para *P. moniliformis* ocorreu de janeiro a março de 2023. Como o número de indivíduos de cada espécie variou entre as parcelas de cada tratamento, padronizamos o número de indivíduos que seriam utilizados para as análises dos atributos florais e sucesso reprodutivo feminino (detalhadas abaixo) entre as parcelas do mesmo par, de forma que o número de indivíduos amostrados na parcela de exclusão de caprinos seja o mesmo que o amostrado na parcela de acesso livre de caprinos. No total foram amostrados 44 indivíduos de *P. moniliformis*, sendo 22 em parcelas de exclusão e 22 em parcelas de livre acesso, enquanto para *C. microphyllum* foram amostrados 20 indivíduos, sendo 10 indivíduos em cada tratamento.

Morfometria de inflorescências e flores

Para *C. microphyllum*, foram medidas as áreas da corola, pétala estandarte e anteras das flores, utilizando 60 flores por par de parcelas (30 inflorescências de cada tratamento de exclusão de caprino e 30 de cada tratamento de livre acesso de caprino), totalizando 300 flores. Para *P. moniliformis*, o comprimento e a área das inflorescências foram medidos utilizando 60 inflorescências por par de parcelas (30 unidades em cada tratamento), totalizando 420 inflorescências. A área das inflorescências e flores (corola, pétala estandarte e anteras) de *P. moniliformis* e *C. microphyllum* foi obtida por meio de fotografias, delineando o perímetro de cada estrutura com escala padronizada no software ImageJ 1.51 (ImageJ 2018). O comprimento de cada inflorescência de *P. moniliformis* foi obtido com base na medição do seu eixo principal, utilizando um paquímetro manual.

Número de flores por inflorescência

Para verificar o número de flores e frutos produzidos por *C. microphyllum* e *P. moniliformis*, foram selecionadas 60 inflorescências por par de parcelas, sendo 30 de cada tratamento, totalizando 420 e 300 inflorescências para cada espécie, respectivamente. Para obtenção do número de flores por inflorescência de *C. microphyllum*, foram coletadas inflorescências totalmente desenvolvidas e levadas ao laboratório. Para obtenção do número de flores de *P. moniliformis*, as inflorescências foram coletadas separadamente em tubos Falcon e rapidamente levadas ao laboratório antes de entrarem no processo de desidratação, onde todas as flores foram extraídas do eixo principal e contadas uma a uma. Em ambas as espécies estudadas, o número de flores por inflorescência foi obtido pela soma do número de botões, flores abertas e cicatrizes de flores caídas após todo o desenvolvimento das inflorescências (Costa et al. 1997). Especificamente, para visualizar com precisão as cicatrizes florais das

inflorescências de *P. moniliformis*, foi necessário o uso de microscópio estereoscópico binocular.

Número de grãos de pólen e óvulos por flor

Para estimar a quantidade total de grãos de pólen e óvulos por flor de *C. microphyllum* e *P. moniliformis* foram utilizados 60 botões florais por par de parcelas, 30 por tratamento, totalizando 420 e 300 botões florais para cada espécie, respectivamente. Os botões florais em pré-antese foram coletados e armazenados em álcool 70% para posterior análise em laboratório. Para obtenção do número de grãos de pólen foi utilizada uma antera por botão floral em cada espécie (Fig. 2C e 2F). Cada antera aberta teve seu conteúdo esvaziado em uma lâmina de vidro e corado com carmim acético e, em seguida, os grãos de pólen foram contados em microscópio óptico. Para *C. microphyllum*, o número de grãos de pólen por flor foi estimado multiplicando-se o número de grãos contados em uma antera pelo número de anteras por flor (i.e., dez). Para *P. moniliformis*, o número de grãos de pólen por flor foi estimado multiplicando o número de políades pelo número de grãos de pólen em uma políade (i.e., oito), o valor obtido foi multiplicado pelo número total de anteras por botão (i.e., dez) (Ferreira 2009). Por fim, o número de óvulos por botão floral foi contado em estereomicroscópio para ambas as espécies. A razão pólen/óvulo foi obtida dividindo o número total de grãos de pólen pelo número de óvulos em cada botão floral (Cruden 1977).

Sucesso reprodutivo feminino

Avaliamos o sucesso reprodutivo feminino através do número de frutos formados por inflorescência (frutos/inflorescência) e também através da razão entre o número de frutos e o número de flores em cada inflorescência (frutos/flores). Para obtenção dessas duas variáveis de *C. microphyllum* foram selecionadas 60 inflorescências, em cinco pares de parcelas, sendo 30 de cada tratamento, totalizando 300 inflorescências de 20 indivíduos. Para *P. moniliformis*

foram selecionadas 60 inflorescências em seis pares de parcelas, sendo 30 de cada tratamento, totalizando 360 inflorescências de 40 indivíduos. Todos os demais pares de parcelas de ambas as espécies estudadas não foram amostrados, pois os indivíduos não apresentavam inflorescências em fase de frutificação. O número de frutos por inflorescência foi determinado pela soma do número de frutos formados e cicatrizes de frutos caídos nas inflorescências maduras. O número de flores por inflorescência, necessário para calcular a relação fruto/flor, foi obtido pela soma do número de cicatrizes florais e cicatrizes de frutos.

Análises estatísticas

Inicialmente, todos os dados foram submetidos ao teste de normalidade Shapiro-Wilk. Considerando que as variáveis abundância, altura e área basal poderiam influenciar as respostas dos atributos florais e o sucesso reprodutivo feminino de *C. microphyllum* e *P. moniliformis*, aplicamos um teste t pareado para verificar diferenças entre os tratamentos de exclusão de caprinos e o livre acesso de caprinos. Para verificar os efeitos da presença de caprinos nos atributos florais (i.e., número de flores por inflorescência, comprimento das inflorescências, área das inflorescências, corola, pétala estandarte e anteras, número de grãos de pólen e óvulos por botão floral, relação pólen/óvulo) e sucesso reprodutivo feminino (i.e., número de frutos por inflorescência e razão fruto/flor) também foi aplicado o teste t pareado. Examinamos as diferenças nos atributos florais e no sucesso reprodutivo feminino entre os tratamentos de exclusão de caprinos e o livre acesso de caprinos em *C. microphyllum* e *P. moniliformis* através de uma Análise de Componentes Principais (PCA). Para padronizar nossa amostragem para PCA, usamos 150 flores por tratamento para *C. microphyllum* e 173 flores por tratamento para *P. moniliformis*. Todas as análises foram realizadas no software R versão 4.1.0 (R Core Team 2021).

Resultados

Respostas de *Cenostigma microphyllum* à presença de caprinos

A presença de caprinos não alterou a abundância, altura e área basal de indivíduos de *C. microphyllum* em relação ao tratamento de exclusão de caprinos. Nesse sentido, registramos, em média, 11 indivíduos para ambos os tratamentos ($t = -0.04520$; $P = 0.964$), com altura de 250 ± 58 cm e área basal de 148.22 ± 112.04 cm² no tratamento de exclusão de caprinos e altura de 221 ± 30.8 cm e área basal de 121.74 ± 105.84 cm² no tratamento de livre acesso de caprinos (Altura: $t = -1.1963$; $P = 0.2515$; Área basal: $t = -0.44948$; $P = 0.6585$) (Tabela 1).

Considerando os atributos florais, registramos alterações em 5 dos 7 atributos estudados. Especificamente, a área da corola, da pétala estandarte e das anteras foram, respectivamente, 30% ($t = 7.0485$; $P < 0.001$), 12% ($t = 2.6781$; $P = 0.007816$) e 50% ($t = 9.2052$; $P < 0.001$) maiores nos tratamentos de exclusão de caprinos quando comparados ao de livre acesso de caprinos (Fig. 3A, 3B e 3C). Já o número de flores por inflorescência (Exclusão: 38.24 ± 15.01 ; Livre acesso: 40.56 ± 14.01 ; $t = -0.04520$; $P = 0.9645$) e número de grãos de pólen (Exclusão: 8591.0 ± 2104.89 ; Livre acesso: 8382.0 ± 1905.81 ; $t = 0.74959$; $P = 0.454$) foram similares entre os tratamentos (Tabela 1). Em contrapartida, a presença de caprinos favoreceu em 8,4% a quantidade de óvulos em comparação ao tratamento de exclusão ($t = -4.16$; $P > 0.001$) (Fig. 3D). A razão pólen/óvulo foi 12,6 % maior nas parcelas de exclusão em relação às parcelas de livre acesso de caprinos ($t = 3.2609$; $P = 0.001246$) (Fig. 3E).

O sucesso reprodutivo feminino, avaliado através do número de fruto/inflorescência e da razão fruto/flor foi similar entre os tratamentos (Tabela 1). Os dois primeiros eixos da PCA foram responsáveis por 47,7% das variações observadas entre flores de indivíduos de *C. microphyllum* ocorrentes nos tratamentos de exclusão de caprinos e livre acesso de caprinos, que estão relacionadas principalmente a diferenças na razão pólen/óvulo, número de frutos por inflorescência e razão fruto/flor para ambos os tratamentos (Fig. 4).

Respostas de *Pityrocarpa moniliformis* à presença de caprinos

Documentamos similaridade nos valores de altura, abundância e área basal em ambos os tratamentos de *P. moniliformis* (Tabela 2). Especificamente, a abundância média de *P. moniliformis* foi 21.11 ± 17.28 indivíduos no tratamento de exclusão de caprinos e 13.88 ± 12.96 indivíduos no tratamento de livre acesso de caprinos ($t = 0.70585$; $P = 0.4921$), enquanto a altura variou de 190 a 600 cm e de 220 a 650 cm entre os tratamentos de exclusão e de livre acesso de caprinos ($t = 0.60265$; $P = 0.55$) (Tabela 2). Já a área basal observada foi de $67.85 \pm 67.83 \text{ cm}^2$ e $161.41 \pm 12.96 \text{ cm}^2$ nos tratamentos de exclusão e de livre acesso de caprinos, respectivamente ($t = -1.9656$; $P = 0.05908$).

Considerando os atributos florais, as inflorescências do tratamento de livre acesso de caprinos apresentaram 55,87% a mais de flores em relação às inflorescências do tratamento de exclusão de caprinos ($t = 5.7033$; $P < 0.001$) (Fig. 5A; Tabela 2). Adicionalmente, observamos aumentos de 11,1% no comprimento das inflorescências ($t = 5.247$; $P < 0.001$) e de 11,6% na área da inflorescência ($t = 3.4637$; $P = 0.0005$) no tratamento de livre acesso de caprinos em relação ao tratamento de exclusão (Fig. 5B e 5C). Por outro lado, o número de grãos de pólen das flores foi cerca de 12 vezes maior nas parcelas de exclusão quando comparado às parcelas de livre acesso ($t = -2.719$; $P = 0.0068$) (Fig. 5D; Tabela 2). O número de óvulos por flor foi semelhante entre tratamentos analisados (Exclusão: $9,5 \pm 1,30$; Livre acesso: $9,34 \pm 1,09$; $t = 0.86881$; $P = 0.3855$) (Tabela 2). A razão pólen/óvulo foi 42,54% maior no tratamento de exclusão de caprinos em comparação ao de livre acesso ($t = -2.4911$; $P = 0.01335$) (Fig. 5E).

No que diz respeito ao sucesso reprodutivo feminino, a presença de caprinos favoreceu o número de frutos por inflorescência produzidos em condições naturais (74,53%; $t = 3.3718$; $P < 0.001$) e a razão fruto/flor (50%; $t = -4.4578$; $P < 0.001$) quando comparadas com as parcelas de exclusão de caprinos (Fig. 5F e 5G). Os dois primeiros eixos da PCA foram responsáveis por 55,4% das variações observadas entre flores de indivíduos de *Pityrocarpa moniliformis* ocorrentes nos tratamentos de exclusão de caprinos e livre acesso de caprinos, que estão

relacionadas principalmente a diferenças no comprimento da inflorescência, número de flores por inflorescência e área da inflorescência (Fig. 6).

Discussão

A presença de caprinos afeta de maneira divergente os atributos florais e reprodutivos de *Cenostigma microphyllum* e *Pityrocarpa moniliformis* ocorrentes em área de floresta seca da Caatinga. Nesse sentido, a presença de caprinos afetou 41,7% dos atributos de *Cenostigma microphyllum* e 63,6% dos atributos de *Pityrocarpa moniliformis*. Especificamente, para *Cenostigma microphyllum*, a área da corola, da pétala estandarte e das anteras, e a razão P/O foram maiores nas parcelas com a presença de caprinos. Por outro lado, indivíduos de *C. microphyllum* isolados de caprinos apresentaram elevado número de óvulos por flor. Já para *Pityrocarpa moniliformis*, áreas com a presença de caprinos favoreceu o tamanho das inflorescências, número de flores e frutos por inflorescência e razão fruto/flor, e reduziu o número de grãos de pólen e a razão P/O. A presença de caprinos não alterou o número de indivíduos, altura e área basal de ambas as espécies de plantas estudadas. A complexidade dos resultados obtidos sugere que plantas de florestas secas, mesmo tendo estratégias de vida semelhantes (i.e., vencedoras e pioneiras), podem responder de maneira diferente à presença de herbívoros domésticos, como os caprinos. Os resultados fornecem insights sobre as respostas e adaptações das espécies de plantas à presença de caprinos, com potenciais implicações para a composição e resiliência das florestas secas, onde a criação desses animais é amplamente difundida.

A divergência na resposta das plantas à presença de herbívoros domésticos observada neste estudo é compatível com dados da literatura. Inúmeros estudos mostram que a herbivoria de grandes herbívoros (i.e., consumo e pisoteio) pode afetar positivamente o número de flores e frutos, tamanho das inflorescências, assim como o número de óvulos (e.g., Paige & Whitham, 1987; Paige 1992; Cutter et al. 2022; Wang et al. 2022). O consumo das plantas de *Ipomopsis*

aggregata (Polemoniaceae) por veados e alces favoreceram a produção de inflorescências, flores e frutos em regiões montanhosas dos Estados Unidos (Paige & Whitham, 1987), assim como o pastejo de ovinos e iaques, separadamente, aumentaram o tamanho das espigas e sementes de uma espécie de Cyperaceae em prados alpinos, no Sudoeste da China (Wang et al. 2022). Por outro lado, os caprinos reduziram o tamanho das flores, número de grãos de pólen e a razão P/O (e.g., Baraza & Valiente-Banuet 2012; Muñoz-Gallego et al. 2022). Na ilha de Maiorca (Ilhas Baleares, Espanha), a herbivoria de caprinos teve um efeito negativo na produção de inflorescências e na formação dos frutos de uma espécie de palmeira (*Chamaerops humilis* - Arecaceae) (Muñoz-Gallego et al. 2022), semelhante ao ocorrido na região árida de floresta tropical caducifólia do Vale de Tehuacán, onde os caprinos também reduziram o número de flores e frutos de *Justicia candicans* (Acanthaceae) (Baraza & Valiente-Banuet 2012). Um estudo realizado numa região de pradaria do Kansas nos Estados Unidos, mostrou que a presença de caprinos não alterou o número de indivíduos de *Ruellia humilis* (Acanthaceae), *Aster ericoides* (Asteraceae) e *Amorpha canescens* (Leguminosae) (Hickman & Hartnett 2002), assim como nossos resultados para *Cenostigma microphyllum* e *Pityrocarpa moniliformis* na Caatinga. Em adição, a altura e área basal não sofreram influência dos caprinos, diferentemente do registrado por outros estudos, nos quais a altura das plantas sofreu redução por influência do pastejo de grandes herbívoros como ovelhas (Rusch et al. 2009) e veados (Cushman et al. 2020).

A herbivoria por grandes vertebrados pode estimular a produção de estruturas vegetativas e reprodutivas (e.g., flores e frutos) devido a um mecanismo de supercompensação (Paige & Whitham 1987; Paige 1992; Alward & Joern 1993; Agrawal 2000; Poveda et al. 2012; Gagic et al. 2016; Garcia & Eubanks 2018; Aguirrebengoa et al. 2021). A supercompensação é o mecanismo pelo qual as plantas produzem em excesso recursos destinados à reprodução para compensar a herbivoria (Garcia & Eubanks 2019; Aguirrebengoa et al. 2021). Este mecanismo tem sido associada à alguns fatores, como o aumento da taxa fotossintética líquida após à

herbivoria; elevadas taxas de crescimento relativo; ativação de meristemas dormentes e à produção de ramos laterais ou perfilhamento desencadeada pela perda de dominância apical; presença de elevados níveis pré-existentes de armazenamento de carbono nas raízes para alocação em reprodução acima do solo; e capacidade de desviar os estoques de carbono das raízes para os brotos após a herbivoria (ver Strauss & Agrawal 1999 e referências; Agrawal 2000 ; Rautio et al. 2005). Um exemplo clássico de supercompensação após herbivoria foi registrado por Paige e Whitham (1987), no qual o consumo de *Ipomopsis aggregata* por alces e veados estimulou a rebrota e crescimento de ramos reprodutivos e a ativação de botões dormentes, promovendo o crescimento de inflorescências mais numerosas, com mais flores e frutos. Pesquisas subsequentes demonstraram que diferentes espécies de plantas são capazes de compensar os danos produzidos pelos grandes herbívoros (Paige 1992; Lenartsson et al. 1997; Paige 1999; Huhta et al. 2003), no entanto, nenhum desses estudos avaliou os efeitos de caprinos. Este é o primeiro estudo a evidenciar a resposta de supercompensação de alguns atributos florais e reprodutivos de *Pityrocarpa moniliformis* (e.g., número de flores) aos efeitos causados pela presença de caprinos em área de floresta seca da Caatinga, uma vez que observamos inflorescências maiores, com mais flores e frutos e, conseqüentemente, maior sucesso reprodutivo feminino. É válido mencionar que o sucesso reprodutivo feminino de *P. moniliformis* maior nas áreas de livre acesso de caprinos, como um efeito indireto da herbivoria, pode ter sido consequência da maior atratividade floral. Assim, espécies de plantas com maior display tendem a receber maior número de visitas refletindo na formação de frutos (Bauer et al. 2017; Karron & Mitchell, 2011). Por outro lado, aumentos no número de grãos de pólen e a razão P/O de *C. microphyllum* e *P. moniliformis* resultantes da ausência de caprinos, podem ser explicados através da maior alocação de recursos para esses atributos reprodutivos pelas Leguminosae estudadas, ao invés de direcioná-los para produção de defesa ou compensação, uma vez que nenhum dano por herbivoria de caprinos foi causado aos indivíduos.

A respostas das plantas à herbivoria (i.e., consumo e pisoteio) depende de fatores como intensidade e duração da herbivoria, da parte da planta que foi danificada (Begon et al. 1996; Crawley 1997; Boege & Marquis 2005). Nesse sentido, a herbivoria de baixa intensidade, associada ao consumo de partes vegetativas, como as folhas, pode explicar o fato de não terem sido observadas alterações na altura, área basal e número de indivíduos de *C. microphyllum* e *P. moniliformis* na área de estudo. Os caprinos se comportam como herbívoros generalistas, podendo variar as espécies consumidas, partes da planta e quantidade consumida, conforme a disponibilidade na floresta (Orihuela & Solano, 1999; Leal et al. 2003; Jamelli et al. 2021), logo, a pressão de consumo de *C. microphyllum* e *P. moniliformis* pelas cabras pode ter ocorrido com baixa intensidade e duração, a ponto de não causar danos ao número de indivíduos (abundância) de ambas as espécies. No entanto, permanece incerto o desdobramento desse padrão a longo prazo.

Apesar de *C. microphyllum* e *P. moniliformis* serem consideradas espécies vencedoras com ampla distribuição e abundância na Caatinga, e também pioneiras de crescimento rápido (Leal et al. 2003; Azeredo et al. 2010), sendo ainda ambas autoincompatíveis (i.e., obrigatoriamente dependendo de polinização cruzada para a formação de frutos) e polinizadas majoritariamente por abelhas, responderam diferentemente à presença de caprinos na Caatinga. Nesse sentido, *Cenostigma microphyllum* demonstra uma possível sensibilidade à presença de caprinos, visto que, a maioria dos atributos analisados respondeu negativamente à presença de caprinos. Em contrapartida, *Pityrocarpa moniliformis* parece suportar perturbações antrópicas (e.g., herbivoria por caprinos), uma estratégia importante para a manutenção da população onde a criação de caprinos é amplamente difundida, como ocorre em grande parte das florestas secas do mundo, incluindo a Caatinga (e.g., Leal et al. 2003; Azeredo et al. 2010; Borrego & Skutsch 2014; Ribeiro et al. 2015; Ochoa et al. 2016; Rito et al. 2017; Albuquerque et al. 2017; Albuquerque & Melo 2018; Schröder et al. 2021). Embora nossos resultados façam acreditar que a polinização esteja ocorrendo, o próximo passo é investigar a interação planta-polinizador

em indivíduos com danos causados por caprinos, também quantificando a intensidade do dano, a fim de obter informações ainda mais precisas. Além disso, a longo prazo, é válido esperar que as respostas das plantas à presença de caprinos sejam intensificadas, uma vez que há uma tendência ao aumento do rebanho (sensu Melo 2017), elevando também a intensidade e frequência de herbivoria.

Em conclusão, nossos achados mostram que a presença de caprinos influencia de maneira complexa a resposta dos atributos florais e reprodutivos de espécies de Leguminosae na Caatinga. Apesar desses atributos responderem de forma negativa, positiva ou permanecerem neutros, de modo geral, o sucesso reprodutivo de *Cenostigma microphyllum* não foi alterado, por outro lado, *Pityrocarpa moniliformis* parece ser beneficiada com a presença de caprinos, uma vez que apresentou elevado número de flores e frutos. Estudos futuros devem levar em consideração os diferentes grupos de herbívoros (e.g., vertebrados e invertebrados), uma vez que, as respostas das plantas à herbivoria por caprinos pode ser diferente da resposta à herbivoria por insetos, utilizar espécies-modelo de plantas com diferentes estratégias de vida e status de conservação (i.e., rara, ameaçada e endêmica). Além disso, é necessário investigar os aspectos relacionados à interação planta-polinizador, como composição, riqueza e diversidade de polinizadores, comportamento e frequência de visitas, para que assim possamos avançar um pouco mais nos efeitos da interação com caprinos na capacidade de reprodução das plantas. É consenso que a presença dos caprinos pode ser danosa para o funcionamento das florestas secas, especialmente para a Caatinga, logo tomadores de decisões precisam priorizar o desenvolvimento de estratégias eficientes de manejo desses animais, tendo em vista a importância de ambos (floresta e caprinos) para a subsistência de inúmeras famílias de comunidades rurais.

Acknowledgements

The study was funded by the CNPq (Long-Term Ecological Research Program-PELD/CNPq, grant number: 403770/2012-2 awarded to MT; CNPq/Chamada Universal, grant number: 481755/2013-6 awarded to AVL; PQ/CNPq, grant numbers: 309505/2018-6 and 306286/2022-0 awarded to AVL); FACEPE (Programa de Apoio a Núcleos de Excelência – PRONEX, grant number: APQ-0138-2.05/14 awarded to MT; Pos-doc grant to JLSS, grant number: BFP-0075-2.03/20; Master's scholarship for MAC, scholarship number: IBPG - 1663-2.03/23); the Royal Society (Newton Mobility Grant NMG/R2/170081) award to IRL and the CAPES (grant code 001); CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Master's scholarship for KEFS, scholarship number: 88887.668791/2022-00; Master's scholarship for SSO, scholarship number: 88887.668860/2022-00 and grant 001 for all authors)

CrediT authorship contribution statement

SSO – Conceptualization, Investigation, Data Curation, Formal analysis, Writing – Original Draft, Writing – Review & Editing

KEFS - Methodology, Investigation, Data Curation.

MAC – Methodology, Investigation, Data Curation.

DJS – Methodology, Investigation, Data Curation.

JLSS - Investigation, Formal analysis, Writing – Review & Editing.

IRL – Funding Acquisition, Writing – Review & Editing.

MT – Funding Acquisition, Writing – Review & Editing.

AVL - Conceptualization, Funding Acquisition, Writing – Review & Editing, Supervision.

Declaration of Competing of Interest

The authors have declared that no competing interests exist.

Data availability

Referências

- Agrawal AA (2000) Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends in Plant Science* 5:309–313
- Aguiar BAS, Soares ESS, Masrua M LA, Oliveira MDCP, Lopes AVF, Sousa GM (2016) Biologia floral e reprodutiva de *Cenostigma macrophyllum* Tul. (Fabaceae) no Parque Zoobotânico de Teresina, Piauí. *Journal of Environmental Analysis and Progress* 1:84-95
- Aguirrebengoa M, Müller C, González-Megías A (2021) Pre-dispersal seed predators boost seed production in a short-lived plant. *Oecologia* 195:971-982
- Albuquerque UP, Araújo EL, Castro CC, Alves RRN (2017) People and natural resources in the Caatinga. Caatinga: The largest Tropical dry forest region in South America. In J. M. C. Silva, I. Leal, & M. Tabarelli (Eds.), *Caatinga: The largest Tropical dry forest region in South America* (pp. 303– 333). Cham, Switzerland: Springer International Publishing.
- Albuquerque UP, Melo FPL (2018) Socioecologia da Caatinga. *Ciência e Cultura* 70:40-44
- Almeida VS, Bandeira FPSF (2010) O significado cultural do uso de plantas da caatinga pelos quilombolas do Raso da Catarina, município de Jeremoabo, Bahia, Brasil. *Rodriguesia* 61:195–209
- Alves RRN, Feijó A, Barboza RRD, Souto WMS, Fernandes-Ferreira H, Cordeiro Estrela P, Langguth A (2016) Game mammals of the Caatinga biome. *Ethnobiology and Conservation* 5:1–51
- Alward RD, Joern A (1993) Plasticity and overcompensation in grass responses to herbivory. *Oecologia* 95:358–364
- Andrade-Lima D (1981) The Caatinga dominium. *Revista Brasileira de Botânica* 4:149–153

- Avila-Sakar G, Simmers SM, Stephenson AG (2003) The interrelationships among leaf damage, anther development, and pollen production in *Cucurbita pepo* subsp. *texana* (Cucurbitaceae). *International Journal of Plant Sciences* 164:395-404
- Azeredo GA, Paula RCD, Valeri SV, Moro FV (2010) Superação de dormência de sementes de *Piptadenia moniliformis* Benth. *Revista Brasileira de sementes* 32:49-58
- Baraza E, Valiente-Banuet A (2008) Seed dispersal by domestic goats in a semiarid thornscrub of Mexico. *Journal of Arid Environments* 72:1973-1976
- Baraza E, Valiente-Banuet A (2012) Efecto de la exclusión de ganado en dos especies palatables del matorral xerófilo del Valle de Tehuacán, México. *Revista mexicana de biodiversidad* 83:1145-1151
- Bashan D, Bar-Massada A (2017) Regeneration dynamics of woody vegetation in a Mediterranean landscape under different disturbance-based management treatments. *Applied Vegetation Science* 20:106-114
- Bauer AA, Clayton MK, Brunet J (2017) Floral traits influencing plant attractiveness to three bee species: consequences for plant reproductive success. *American journal of botany* 104:772-781
- Begon M, Mortimer M, Thompson DJ (1996) *Population Ecology: a unified study of animals and plants*. 3ed. Oxford: Blackwell.
- Boege K, Marquis RJ (2005) Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 20:441-448
- Borrego A, Skutsch M (2014) Estimating the opportunity costs of activities that cause degradation in tropical dry forest: Implications for REDD+. *Ecological Economics* 101:1–9
- Chynoweth MW, Litton CM, Lepczyk CA, Hess SC, Cordell S (2013) Biology and impacts of Pacific Island invasive species. 9. *Capra hircus*, the feral goat (Mammalia: Bovidae) 1. *Pacific Science* 67:141-156

- Costa MMMN, Távora FJAF, Pinho JLN, Melo FIO (1997) Produção, componentes de produção, crescimento e distribuição das raízes de caupi submetido à deficiência hídrica. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 32:43-50
- Côté SD, Rooney TP, Tremblay JP (2004) Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:113-147
- Crawley MJ (1997) Plant-Herbivores Dynamics. In: Crawley MJ (ed.). (1997). *Plant Ecology* 2 ed. Oxford: Blackwell Science 401-474
- Crawley MJ (1997) *Plant Ecology*, 2nd edition. Oxford: Blackwell Science
- Cruden RW (1977) Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31:32-46
- Cushman JH, Saunders LE, Refsland TK (2020). Long-term and interactive effects of different mammalian consumers on growth, survival, and recruitment of dominant tree species. *Ecology and Evolution* 10:8801-8814
- Cutter J, Hovick T, McGranahan D, Harmon J, Limb R, Spiess J, Geaumont B (2022) Cattle grazing results in greater floral resources and pollinators than sheep grazing in low-diversity grasslands. *Ecology and Evolution* 12:e8396
- Díaz S, Lavorel S, McIntyre SUE, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas DG, ... Campbell BD (2007) Plant trait responses to grazing—a global synthesis. *Global change biology* 13:313-341
- Eldridge DJ, Poore AG, Ruiz-Colmenero M, Letnic M, Soliveres S (2016) Ecosystem structure, function, and composition in rangelands are negatively affected by livestock grazing. *Ecological Applications* 26:1273-1283
- Ellis EC, Goldewijk KK, Siebert S, Lightman D, Ramankutty N (2010) Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global ecology and biogeography* 19:589-606

- Endress BA, Averett JP (2020) Ungulate herbivores reduce fruit production of shrubs in dry conifer forests of the interior Pacific Northwest, USA. *Food Webs* 25:e00172
- Erb KH, Fetzl T, Kastner T, Kroisleitner C, Lauk C, Mayer A, Niedertscheider M (2016) Livestock Grazing, the Neglected Land Use, in: *Social Ecology*. Springer International Publishing 295–313
- Fabricante JR, Araújo KCT, Manfio M, Siqueira-Filho JA (2017) Mortalidade de mudas de espécies nativas sob efeito do pastejo de caprinos, ovinos e emas: implicações para projetos de recuperação/restauração de áreas degradadas na caatinga. *Nativa* 5:410-413
- FAO, 2019. Trees, forests and land use in drylands: the first global assessment. FAO Forestry Paper 184. <http://www.fao.org/dryland-assessment/en/> Acesso em 02 de setembro de 2023.
- Ferreira MHS 2009 Polinização e Mirmecofilia em *Pityrocarpa moniliformis* (Benth.) Luckow & Jobson (Leguminosae: Mimosoideae). 2009 Dissertação (Mestrado em Botânica) Universidade Estadual de Feira de Santana
- Fritz H, Garine-Wichatitsky M, Letessier G (1996) Habitat use by sympatric wild and domestic herbivores in an african savanna woodland: the influence of cattle spatial behaviour. *Journal of Applied Ecology* 33:589
- Fürstenberg-Hägg J, Zagrobelny M, Bak S (2013) Plant defense against insect herbivores. *International journal of molecular sciences* 14:10242-10297
- Gaem PH *Cenostigma in Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB605752>>. (Acessado em 23 de agosto de 2023)
- Gagic V, Riggi LG, Ekbom B, Malsher G, Rusch A, Bommarco R (2016) Interactive effects of pests increase seed yield. *Ecology and Evolution* 6: 2149-2157
- Garcia LC, Eubanks MD (2019) Overcompensation for insect herbivory: a review and meta-analysis of the evidence. *Ecology* 100: e02585

- Gill RMA (1992) A review of damage by mammals in north temperate forests. 1. Deer. *Forestry* 65:145–69
- Hernández MP, Silva-Pando FJ (1996) Grazing effects of ungulates in a Galician oak forest (northwest Spain). *Forest Ecology and Management* 88: 65-70
- Hester AJ, Bergman M, Iason GR, Moen J (2006) Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. In: Danell K, Bergström R, Duncan P, Pastor J (Eds.), *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation* (Vol. 11). Cambridge University Press, New York 170-202, 2006
- Hickman KR, Hartnett DC (2002) Effects of grazing intensity on growth, reproduction, and abundance of three palatable forbs in Kansas tallgrass prairie. *Plant Ecology* 159: 23-33
- Huhta AP, Hellström K, Rautio P, Tuomi, J (2003) Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: why is tolerance highest at low damage levels?. *Plant Ecology* 166:49-61
- Huntly N (1991) Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477–503
- IBGE. Pesquisa da Pecuária Municipal. Principais resultados - 2021: Efetivo dos rebanhos, por tipo de rebanho - 2021. [Rio de Janeiro, 2021c]. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/estatisticas/economicas/agricultura-e-pecuaria/9107-producao-da-pecuaria-municipal.html?edicao=34981&t=destaques> Acessado em 31 agosto 2023
- IBGE. Território. Disponível em: <https://brasilemsintese.ibge.gov.br/territorio.html> Acessado em 05 de fevereiro de 2024
- Illius AW, O'Connor TG (1999) On the relevance of nonequilibrium concepts to arid and semiarid grazing systems. *Ecological applications* 9:798-813
- ImageJ: Image Processing and Analysis in Java. Versão 1.51. National Institutes of Health, 2018. Disponível em: <https://imagej.nih.gov/ij/index.html> (Acesso em 28 agosto 2023)

- Jamelli D, Bernard E, Melo FP (2021) Habitat use and feeding behavior of domestic free-ranging goats in a seasonal tropical dry forest. *Journal of Arid Environments* 190:104532
- Karron JD, Mitchell RJ (2012) Effects of floral display size on male and female reproductive success in *Mimulus ringens*. *Annals of Botany* 109:563-570
- Kempel A, Razanajatovo M, Stein C, Unsicker SB, Auge H, Weisser WW, ... Prati D (2015) Herbivore preference drives plant community composition. *Ecology* 96:2923–2934
- Köppen W (1948) *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Mexico: DF: Fondo de Cultura Económica.
- Kruska RL, Reid RS, Thornton PK, Henninger N, Kristjanson PM (2003) Mapping livestock-oriented agricultural production systems for the developing world. *Agricultural systems* 77: 39-63
- Leal IR, Lopes AV, Machado IC, Tabarelli M (2018) Interações planta-animal na Caatinga: visão geral e perspectivas futuras. *Ciência e Cultura* 70:35-40
- Leal IR, Vicente A, Tabarelli M (2003) Herbivoria por caprinos na Caatinga da região de Xingó: uma análise preliminar. *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Recife: Ed. Universitária da UFPE.
- Leal IR, Lopes AV, Machado IC, Tabarelli M (2017) Plant–Animal Interactions in the Caatinga: Overview and Perspectives. In: *Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America* (eds Silva JMC, Leal IR, Tabarelli M). Switzerland, Springer Nature.
- Lins L, Santos D, Lira R, Oliveira FM, Wirth R, Menezes T, Tabarelli M, Leal IR (2022) Exotic goats do not affect the seed bank but reduce seedling survival in a human-modified landscape of Caatinga dry forest. *Forest Ecology and Management* 522:120491
- Lucas PW, Turner IM, Dominy NJ, Yamashita N (2000) Mechanical defences to herbivory. *Annals of Botany* 86:913-920

- Machado IC, Lopes AV (2004) Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany* 94: 365-376
- Machado IC, Lopes AV, Sazima M (2006) Plant sexual systems and a review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany* 97: 277-287
- Magalhães KA, Holanda Filho ZF, Martins EC (2021) Pesquisa Pecuária Municipal 2020: rebanhos de caprinos e ovinos. Embrapa Caprinos e Ovinos-Nota Técnica/Nota Científica (ALICE), 2021
- Marquis RJ (1984) Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226:537-539
- McCall AC, Irwin RE (2006) Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters* 9:1351-1365
- McCall AC (2008) Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. *Oecologia* 155:729–737
- Medeiros LP, Girão RN, Girão ES, Leal JA (2000) Caprinos. EMBRAPA - CPAMN/SPI, Teresina
- Melo FPL (2017) The socio-ecology of the Caatinga: understanding how natural resource use shapes an ecosystem. In: *Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America* 369-382
- Menezes TGC, Carmo R, Wirth R, Leal IR, Tabarelli M, Laurênio A, Melo FP (2020) Introduced goats reduce diversity and biomass of herbs in Caatinga dry forest. *Land Degradation & Development* 32:79-90
- Milchunas DG, Lauenroth WK, Chapman PL (1992) Plant competition, abiotic, and long term and short term effects of large herbivores on demography of opportunistic species in a semi-arid grassland. *Oecologia* 92: 520–31

- Miles L, Newton AC, DeFries RS, Ravilious C, May I, Blyth S... Gordon JE (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33:491–505
- Millard P, Hester AJ, Wendler R, Baillie G (2001) Remobilization of nitrogen and the recovery of *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, and *Sorbus aucuparia* saplings after simulated browsing damage. *Functional Ecology* 15:535–43
- Mooney HA, Bullock SH, Medina E (1995) Introduction. In: Seasonally Dry Tropical Forests. Eds: Bullock SH, Mooney HA, Medina E Cambridge University Press
- Mothershead K, Marquis RJ (2000) Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant–pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81: 30–40
- Nascimento JPB, Dantas BF (2019) Angico-de-bezerro *Pityrocarpa moniliformis* (Benth.) Luckow & RW Jobson. *Informativo Abrates* 29: 39–41
- NEMA. “Espécie do mês: Catingueira-das-folhas-miúdas”, Núcleo de Ecologia e Monitoramento Ambiental 2020. https://nema.univasf.edu.br/site/index.php?page=newspaper&record_id=63# (Acesso em 15 de setembro de 2023)
- Nori M (2007) Mobile livelihoods, patchy resources & shifting rights: approaching pastoral territories. Rome: International Land Coalition, 2007.
- Ochoa MWS, Paul C, Castro LM, Valle L, Knoke T (2016) Banning goats could exacerbate deforestation of the Ecuadorian dry forest—How the effectiveness of conservation payments is influenced by productive use options. *Erdkunde*, 49–67
- Orihuela A, Solano JJ (1999) Grazing and browsing times of goats with three levels of herbage allowance. *Applied Animal Behaviour Science* 61:335–339
- Paige KN (1992) Overcompensation in response to mammalian herbivory: from mutualistic to antagonistic interactions *Ecology* 73: 2076–2085

- Paige KN, Whitham TG (1987) Overcompensation in response to mammalian herbivory: The advantage of being eaten. *American Naturalist* 129: 407–416
- Paige KN (1999) Regrowth following ungulate herbivory in *Ipomopsis aggregata*: geographic evidence for overcompensation. *Oecologia* 118:316–323
- Poveda K, Gomez Jimenez MI, Halitschke R, Kessler A (2012) Overcompensating plants: their expression of resistance traits and effects on herbivore preference and performance. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 143: 245–253.
- Queiroz LP *Pityrocarpa* in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB116640> (Acessado em 28 agosto de 2023)
- Queiroz LP, Cardoso D, Fernandes M, Moro M (2017) Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga domain. In: Silva JC, Leal I, Tabarelli M (Eds.), *Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America*. Cham: Springer 23–63
- R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria URL <https://www.R-project.org/>.
- Rautio P, Huhta AP, Piippo S, Tuomi J, Juenger T, Saari M, Aspi J (2005) Overcompensation and adaptive plasticity of apical dominance in *Erysimum strictum* (Brassicaceae) in response to simulated browsing and resource availability. *Oikos* 111:179–191
- Reimoser F, Armstrong H, Suchant R (1999) Measuring forest damage of ungulates: what should be considered. *Forest Ecology and Management* 120:47–58
- Ribeiro EMS, Arroyo-Rodríguez V, Santos BA, Tabarelli M, Leal IR (2015) Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology* 52:611–620
- Ripple WJ, Smith P, Haberl H, Montzka SA, McAlpine C, Boucher DH (2014) Ruminants, climate change and climate policy. *Nature climate change* 4:2–5

- Rito KF, Arroyo-Rodríguez V, Queiroz RT, Leal IR, Tabarelli M (2017) Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology* 105:828–838
- Rodal MJN, Andrade KVA, Sales MF, Gomes APS (1998) Fitossociologia do componente lenhoso de um refúgio vegetacional do município de Buíque, Pernambuco. *Revista Brasileira de Biologia* 58:517-526
- Rusch GM, Skarpe C, Halley DJ (2009) Plant traits link hypothesis about resource-use and response to herbivory. *Basic and Applied Ecology* 10: 466-474
- Salgado-Luarte C, Escobedo VM, Stotz GC, Rios RS, Arancio G, Gianoli E (2019) Goat grazing reduces diversity and leads to functional, taxonomic, and phylogenetic homogenization in an arid shrubland. *Land Degradation & Development* 30:178-189
- Santos DJ (2023) Efeito da herbivoria por caprinos na produtividade florestal da Caatinga. 2023. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Recife, 2023.
- Schröder JM, Rodríguez LPA, Günter S (2021) Research trends: Tropical dry forests: The neglected research agenda? *Forest Policy and Economics* 122:102333
- Schulz K, Guschal M, Kowarik I, Silva de Almeida-Cortez J, Sampaio, EVSB, Cierjacks A (2019) Grazing reduces plant species diversity of Caatinga dry forests in northeastern Brazil. *Applied Vegetation Science* 22:348-359
- Schulz K, Voigt K, Beusch C, Almeida-Cortez JS, Kowarik I, Walz A, Cierjacks A (2016) Grazing deteriorates the soil carbon stocks of Caatinga forest ecosystems in Brazil. *Forest Ecology and Management* 367:62–70
- Sfair JC, Bello F, França TQ, Baldauf C, Tabarelli M (2018) Chronic anthropo-genic disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environmental Research Letters* 13:025005

- Silanikove N (1997) Why goats raised on harsh environment perform better than other domesticated animals. *Options Mediterraneennes* 34:185-194
- Silva JMC, Barbosa LCF, Leal IR, Tabarelli M (2017) The Caatinga: understanding the challenges, in: *Caatinga*. Springer, pp. 3–19
- Souza DG, Sfair JC, Paula AS, Barros MF, Rito KF Tabarelli M (2019) Multiple drivers of aboveground biomass in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. *Forest Ecology and Management* 435:57–65
- Specht M J, Santos BA, Marshall N, Melo FPL, Leal, IR, Tabarelli M, Baldauf C (2019) Socioeconomic differences among resident, users and neighbour populations of a protected area in the Brazilian dry forest. *Journal of environmental management* 232:607-614
- Strauss SY, Agrawal AA (1999) The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & evolution* 14:179-185
- Strauss SY (1997) Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology* 78:1640-1645
- Taberlet P, Coissac E, Pansu J, Pompanon F (2011) Conservation genetics of cattle, sheep, and goats. *Comptes Rendus Biologies* 334:247-254
- Wang L, Jing Y, Xu C, Yu X (2022) Effect of Grazing Treatments on Phenotypic and Reproductive Plasticity of *Kobresia humilis* in Alpine Meadows of the Qinghai-Tibet Plateau. *Frontiers in Environmental Science* 10: 903763
- Warwick MC, Lewis GP (2009) A revision of *Cenostigma* (Leguminosae–Caesalpinioideae–Caesalpinieae), a genus endemic to Brazil. *Kew Bulletin* 64:135-146

Legend of the figures

Fig. 1. Paisagem de estudo e desenho experimental. Os mapas indicam a localização da região de estudo na floresta seca da Caatinga brasileira (A), do Parque Nacional do Catimbau inserido nos domínios da Caatinga, especificamente no estado de Pernambuco (B) e de todos os quatorze blocos experimentais dentro do Parque Nacional do Catimbau (C).

Fig. 2. Inflorescência (A), flor (B) e verticilos reprodutivos (ovário e antera) de *Cenostigma microphyllum* (Leguminosae) visualizados em microscópio estereoscópico com aumento de 10x (C); Inflorescência (D), flor e botão floral (E) e verticilos reprodutivos (ovário e antera) de *Pityrocarpa moniliformis* (Leguminosae) visualizados em microscópio estereoscópico com aumento de 30x (F).

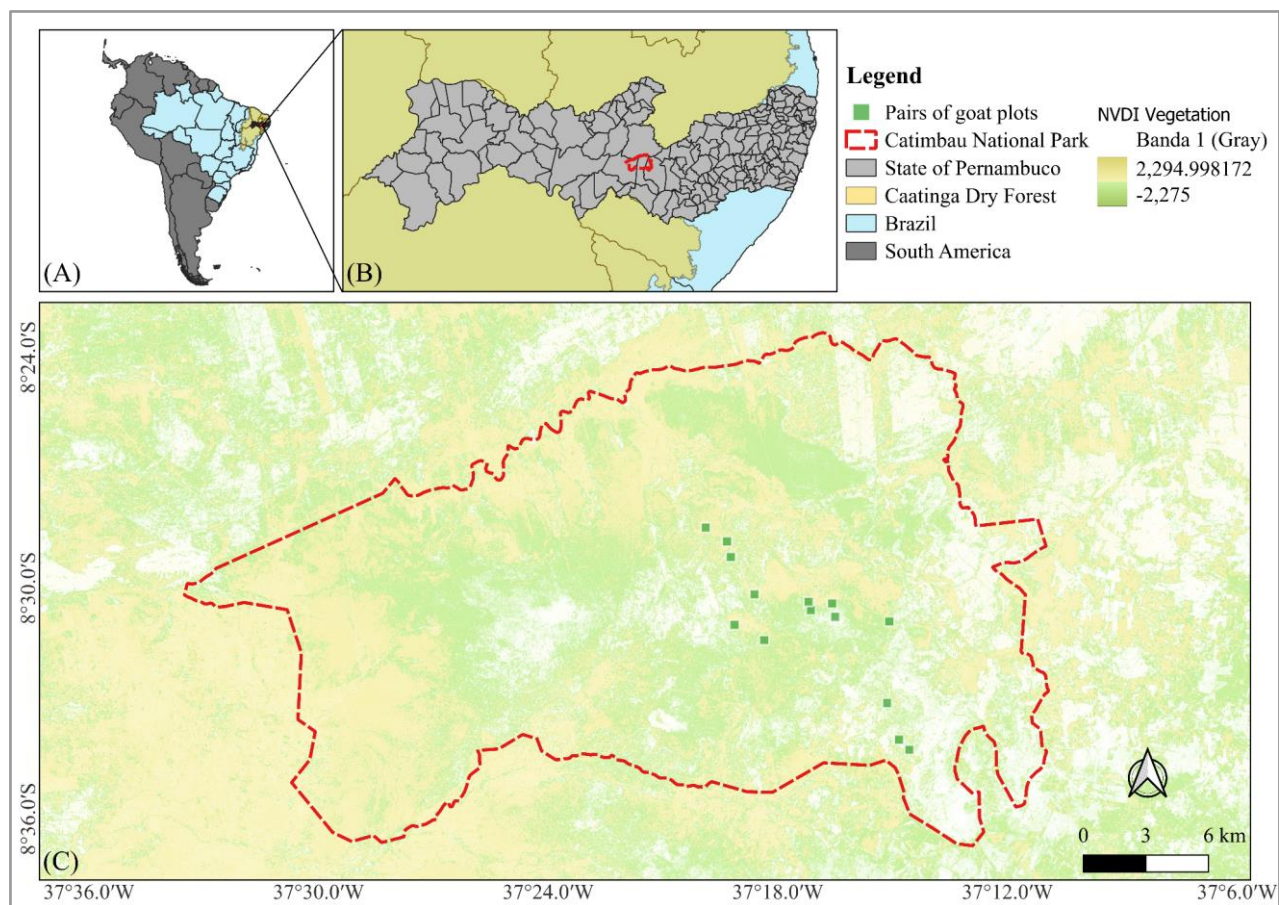
Fig. 3. Efeitos da presença de caprinos sobre área da corola (A), área da pétala estandarte (B), área das anteras (C), número de óvulos por flor (D) e razão pólen/óvulo (E) de *Cenostigma microphyllum* (Leguminosae) ocorrente em área de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Fig. 4. Resultados da análise de componentes principais (PCA) relacionados aos atributos florais e sucesso reprodutivo feminino entre os tratamentos de exclusão de caprinos e livre acesso de caprinos em *Cenostigma microphyllum* (Leguminosae) ocorrente em área de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil. A PCA está baseada nos seguintes atributos: número de flores por inflorescência (Flowers_Infl); área da corola (Area_Corolla); área da pétala estandarte (Area_Flag); área das anteras (Area_anthers); número de grãos de pólen por flor (Numb_Pollens); número de óvulos por flor (Numb_Ovules); razão

pólen/óvulo (Ration_PO); número de frutos por inflorescência (Fruit_Infl); razão fruto/flor (Ration_Fr_Fl).

Fig. 5. Efeitos da presença de caprinos sobre o número de flores por inflorescência (A), comprimento (B) e área da inflorescência (C), número de grãos de pólen por flor (D), razão pólen/óvulo (E) número de frutos por inflorescência (F) e razão fruto/flor (G) de indivíduos de *Pityrocarpa moniliformis* (Leguminosae) ocorrente em área de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Fig. 6. Resultados da análise de componentes principais (PCA) relacionados aos atributos florais e sucesso reprodutivo feminino entre os tratamentos de exclusão de caprinos e livre acesso de caprinos de *Pityrocarpa moniliformis* (Leguminosae) ocorrente em área de Caatinga no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil. A PCA está baseada nos seguintes atributos: número de flores por inflorescência (Flowers_Infl); comprimento da inflorescência (Comp_Infl); área da inflorescência (Area_Infl); número de grãos de pólen por flor (Numb_Pollens); número de óvulos por flor (Numb_Ovules); razão pólen/óvulo (Ratio_PO); número de frutos por inflorescência (Fruit_Infl); razão fruto/flor (Ratio_Fr_Fl).

**Fig. 1**

**Fig. 2**

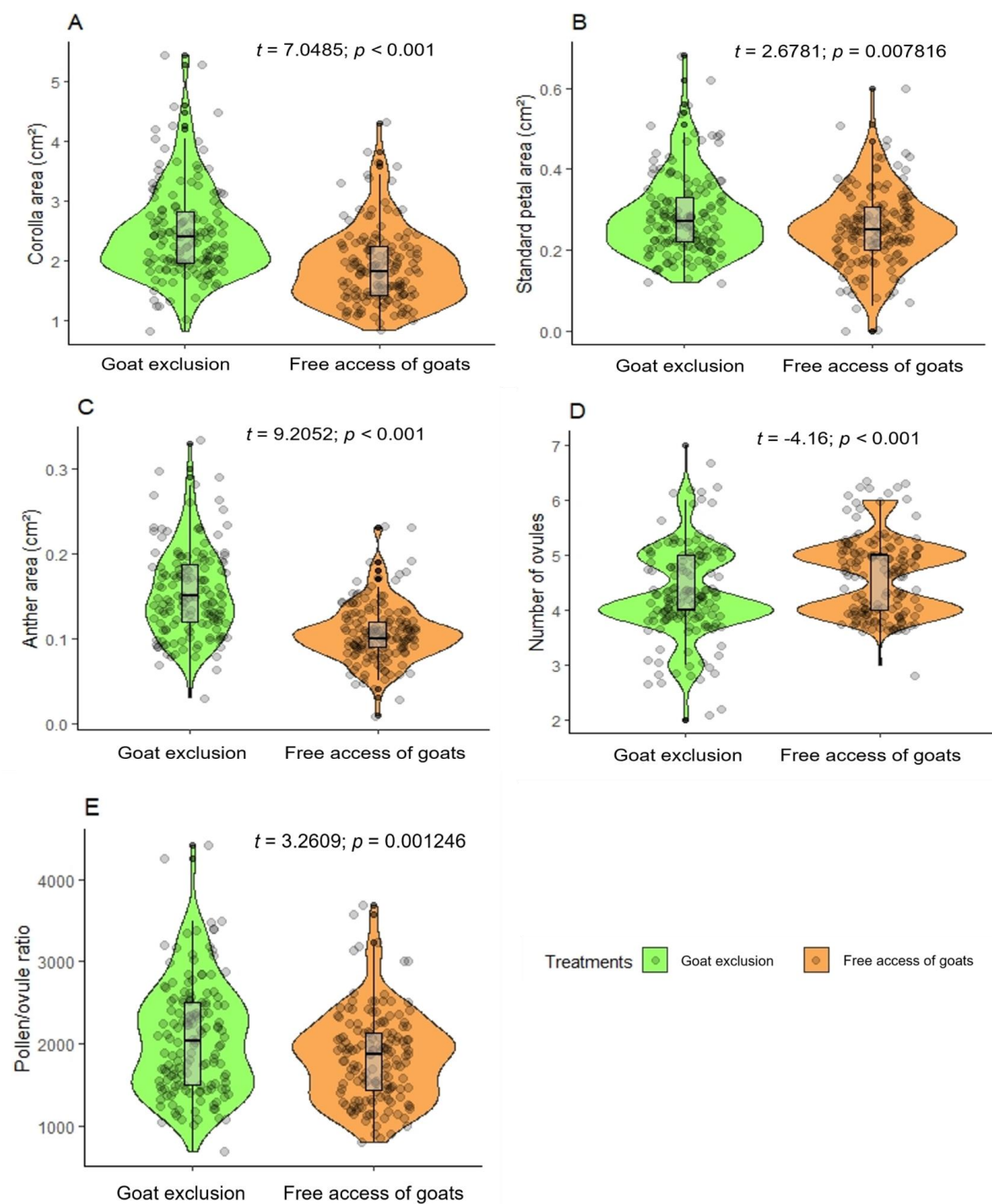


Fig. 3



Fig. 4

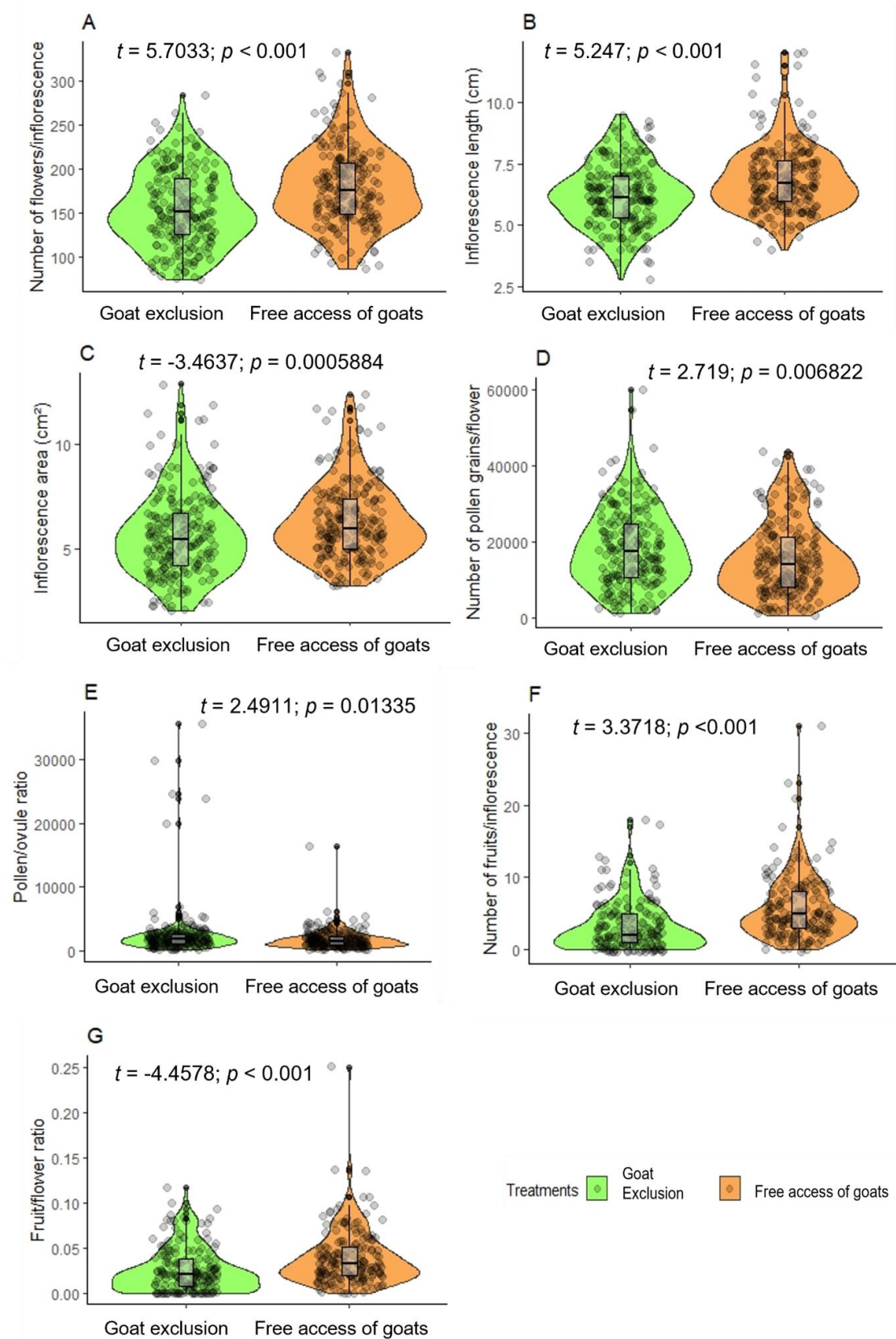


Fig. 5

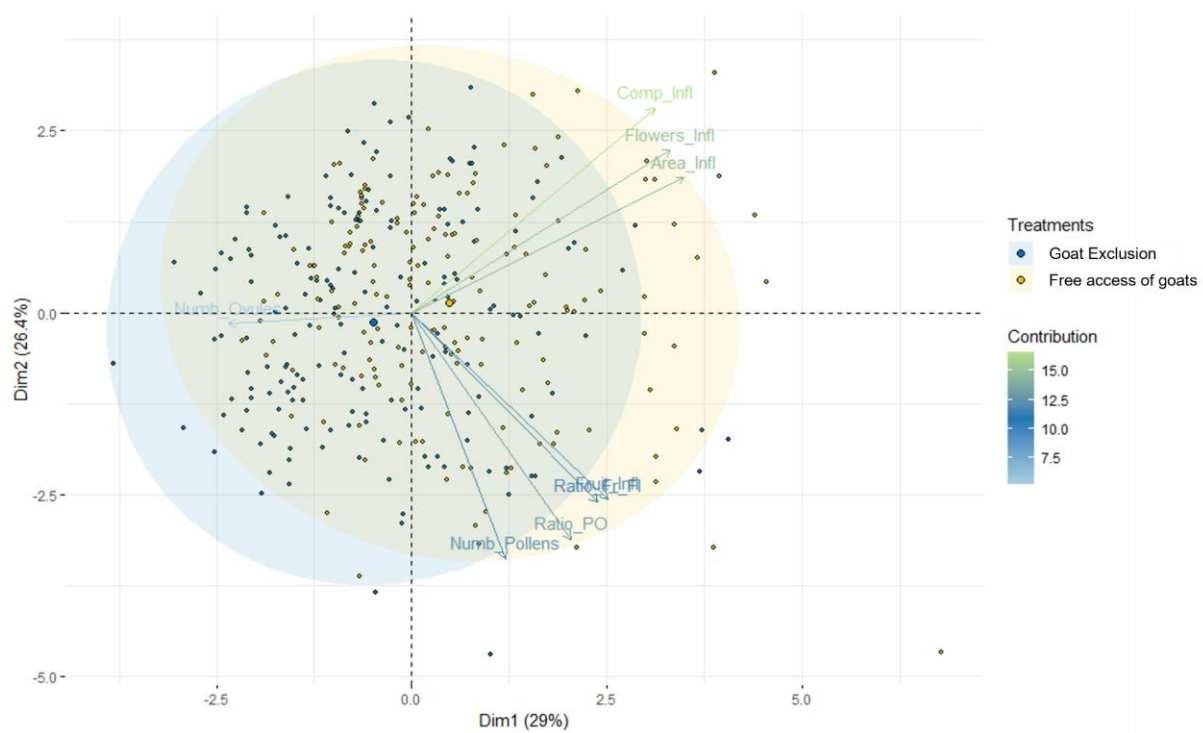
**Fig. 6**

Tabela 1. Atributos investigados de *Cenostigma microphyllum* (Leguminosae) ocorrente em parcelas de exclusão de caprinos e parcelas de livre acesso de caprinos na floresta seca da Caatinga do Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Atributos	Exclusão de caprinos			Livre acesso de caprinos			Teste	P
	Nº de amostras	Faixa de variação*	Média ± Desvio Padrão	Nº de amostras	Faixa de variação	Média ± Desvio Padrão		
Nº de indivíduos (abundância)	111 indiv.**	0 - 24	11.22 ± 7.97	103 indiv.	1 - 35	11.44 ± 8.37	t = -0.04520	0.9645
Altura dos indivíduos (cm)	10 indiv.	160 - 250	250 ± 58	10 indiv.	170 - 350	221 ± 30.8	t = -1.1963	0.2515
Área basal dos indivíduos (cm²)	10 indiv.	9,6 – 436,1	148.22 ± 112.04	10 indiv.	15,9 – 314,2	121.74 ± 105.84	t = -0.44948	0.6585
Nº de flores/inflorescência	150 infloresc.***	6 - 106	38.24 ± 15.01	150 infloresc.	12 - 98	40.56 ± 14.01	t = -1.098	0.2731
Área da corola(cm²)	150 flores	0,83 - 5,43	2.47 ± 0.58	150 flores	0,85 - 4,31	1.90 ± 0.48	t = 7.0485	<0.001
Área da pétala estandarte(cm²)	150 flores	0,12 - 0,68	0.28 ± 0.07	150 flores	0,06 - 0,6	0.25 ± 0.07	t = 2.6781	0.007816
Área das anteras (cm²)	150 flores	0,03 - 0,33	0.15 ± 0.04	150 flores	0,01 - 0,23	0.10 ± 0.02	t = 9.2052	<0.001
Nº de grãos de pólen/flor	150 botões	4600 - 14400	8591.0 ± 2104.89	150 botões	3210 - 14750	8382.0 ± 1905.81	t = 0.74959	0.4541
Nº de óvulos/flor	150 botões	2 - 7	4.28 ± 0.63	150 botões	3 - 6	4.64 ± 0.58	t = -4.16	<0.001
Razão Pólen/óvulo	150 botões	688,6 - 4425	2066.75 ± 558.24	150 botões	802,5 – 3687,5	1834.14 ± 430.63	t = 3.2609	0.001246
Nº de frutos/inflorescência	150 infloresc.	0 - 8	1.46 ± 1.43	150 infloresc.	0 - 9	1.65 ± 1.33	t = -0.97698	0.3294
Razão frutos/flores	150 infloresc.	0 - 0.30	0.048 ± 0.063	150 infloresc.	0 - 0.31	0.046 ± 0.050	t = 0.3338	0.7388

*Faixa de variação contém o menor e o maior valor encontrado para cada variável e covariável

**indiv. = abreviação de indivíduo

***infloresc. = abreviação de inflorescência

Tabela 2. Atributos investigados de *Pityrocarpa moniliformis* (Leguminosae) ocorrente em parcelas de exclusão de caprinos e parcelas de livre acesso de caprinos na floresta seca da Caatinga do Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil.

Atributos	Exclusão de caprinos			Livre acesso de caprinos			Teste	P
	Nº de amostras	Faixa de variação*	Média ± Desvio Padrão	Nº de amostras	Faixa de variação	Média ± Desvio Padrão		
Nº de indivíduos (abundância)	190 indiv.**	2 - 84	21.11 ± 17.28	125 indiv.	0 - 49	13.88 ± 12.96	t = 0.70585	0.4921
Altura dos indivíduos (cm)	22 indiv.	190 - 600	406.81 ± 139.90	22 indiv.	220 - 650	382.72 ± 124.83	t = 0.60265	0.55
Área basal dos indivíduos (cm²)	22 indiv.	9,6 - 257,2	67.85 ± 67,83	22 indiv.	22,9 - 541,4	161.41 ± 12.96	t = -1.9656	0.05908
Nº de flores/inflorescência	210 infloresc.***	74 - 284	115.46 ± 35.46	210 infloresc.	86 - 332	179.97 ± 35.68	t = 5.7033	<0.001
Comprimento da inflorescência (cm)	210 infloresc.	2,8 - 9,5	6.21 ± 1.03	210 infloresc.	4,0 - 12,0	6.90 ± 1.05	t = 5.247	<0.001
Área da inflorescência (cm²)	210 infloresc.	2,01 - 12,92	5.65 ± 1.57	210 infloresc.	3,19 - 12,43	6.31 ± 1.45	t = -3.4637	0.0005884
Nº de grãos de pólen/flor	210 botões	1040 - 60000	18198.48 ± 8204.45	210 botões	400 - 43760	1547.81 ± 7756.99	t = 2.719	0.006822
Nº de óvulos/flor	210 botões	0 - 12	9.5 ± 1.30	210 botões	0 - 14	9.34 ± 1.09	t = 0.86881	0.3855
Razão Pólen/óvulo	210 botões	115,6 - 35600,0	2488.5 ± 1622.61	210 botões	50 - 16400	1745.8 ± 917.48	t = 2.4911	0.01335
Nº de frutos/inflorescência	180 infloresc.	0 - 18	3.26 ± 2.54	180 infloresc.	0 - 31	5.69 ± 3.26	t = 3.3718	<0.001
Razão frutos/flores	180 infloresc.	0 - 0.116	0.026 ± 0.025	180 infloresc.	0 - 0.25	0.039 ± 0.031	t = -4.4578	<0.001

*Faixa de variação contém o menor e o maior valor encontrado para cada variável e covariável

**indiv. = abreviação de indivíduo

***infloresc. = abreviação de inflorescência

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esta dissertação apresenta contribuições teóricas importantes a respeito dos efeitos da presença de rebanhos de caprinos de vida livre em atributos reprodutivos das plantas no contexto de florestas tropicais secas, com ênfase na Caatinga. Em resumo, investigamos os impactos destes animais no investimento das plantas em área basal, altura, inflorescências, flores, grãos de pólen, óvulos e frutos. O conjunto de resultados obtidos neste estudo destaca a complexidade das interações entre plantas e grandes herbívoros e como diferentes atributos reprodutivos podem ser influenciados de maneira variada. Mas, de modo geral, demonstramos que os caprinos afetaram de maneira divergente as espécies investigadas, de modo que, a presença de caprinos afetou negativamente parte dos atributos reprodutivos de *C. microphyllum*, enquanto *P. moniliformis* parece ser afetada positivamente pela presença de caprinos. Em resumo, nossos resultados sugerem que as espécies de plantas de florestas tropicais secas, mesmo apresentando estratégias de vida semelhantes (ou seja, vencedoras, pioneiras de crescimento rápido, autoincompatíveis e polinizadas majoritariamente por abelhas), como é o caso de *C. microphyllum* e *P. moniliformis*, podem responder de maneira diferente à presença de caprinos. Diante das constantes ameaças que a Caatinga sofre com as perturbações antrópicas crônicas, como a pecuária extensiva, ainda são necessárias mais investigações sobre o papel dos caprinos neste ecossistema frente à importância da floresta e destes animais para a subsistência de inúmeras famílias de comunidades menos favorecidas espalhadas pelas florestas tropicais secas do mundo.

5. REFERÊNCIAS

- ABRAHAM, E. M. et al. The effect of combined herbivory by wild boar and small ruminants on the regeneration of a deciduous oak forest. **Forests**, v. 9, n. 9, p. 580, 2018.
- AGOSTINI, K.; LOPES, A. V.; MACHADO, I. C. "**Recursos florais**". In: *Biologia da polinização* 1 (2014): 130-150.
- ALVES, R. R. N. et al. Game mammals of the Caatinga biome. **Ethnobiology and Conservation**, v. 5, n. 5, p. 1–51, 2016.
- BARAZA, E.; VALIENTE-BANUET, A. Efecto de la exclusión de ganado en dos especies palatables del matorral xerófilo del Valle de Tehuacán, México. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, v. 83, n. 4, p. 1145-1151, 2012.
- BAUER, A. A.; CLAYTON, M. K.; BRUNET, J. Floral traits influencing plant attractiveness to three bee species: consequences for plant reproductive success. *American journal of botany*, v. 104, n. 5, p. 772-781, 2017.
- BAWA, K. S. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual review of Ecology and Systematics**, v. 21, n. 1, p. 399-422, 1990.
- CASCANTE, A. et al. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. **Conservation biology**, v. 16, n. 1, p. 137-147, 2002.
- CHITTKA, L.; RAINE, N. E. Recognition of flowers by pollinators. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 9, n. 4, p. 428-435, 2006.
- CHRISTENHUSZ, M. J. M.; BYNG, J. W. The number of known plants species in the world and its annual increase. **Phytotaxa**, v. 261, n. 3, p. 201–217, 2016.
- CHYNOWETH, M. W. et al. **Biology and impacts of Pacific Island invasive species**. 9. *Capra hircus*, the feral goat (Mammalia: Bovidae) 1. *Pacific Science*, v. 67, n. 2, p. 141-156, 2013.
- CÔTÉ, S. D.; ROONEY, T. P.; TREMBLAY, J. P. Ecological Impacts of Deer Overabundance. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**. (35), p.113-147, 2004.
- CRAWLEY, M. J. **Plant–herbivore dynamics**. In: CRAWLEY, M. J, editor. *Plant ecology*. Blackwell Science; Oxford, UK, pp. 401–474. 1997.
- DOMINGOS-MELO, A, NADIA T.L, MACHADO I.C. Complex flowers and rare pollinators: does ant pollination in *Ditassa* show a stable system in Asclepiadoideae (Apocynaceae)? **Arthropod-Plant Interactions**, v. 11, p. 339-349, 2017.
- FAO. **El papel de los animales domésticos en el control de la desertificación**. PNUD/FAO, Oficina Regional de la Fao para América Latina y El Caribe, Santiago, 1993.
- FAO. **Global Forest Resources Assessment 2000**. Main report. In: *FAO Forestry Paper 140*, Rome. 2001.

FAO. **Trees, forests and land use in drylands: the first global assessment**. FAO Forestry Paper 184. <http://www.fao.org/dryland-assessment/en/>> Acessado em 02 de setembro de 2023. 2019b.

FAO. **Trees, forests and land use in drylands: the first global assessment**. In: FAO Forestry Paper 184. <http://www.fao.org/dryland-assessment/en/>. 2019a

FARRÉ-ARMENGOL, G. et al. Floral volatile organic compounds: Between attraction and deterrence of visitors under global change. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 15, n. 1, p. 56-67, 2013.

FLEMING, P. A. et al. Are giraffes pollinators or flower predators of *Acacia nigrescens* in Kruger National Park, South Africa?. **Journal of tropical ecology**, v. 22, n. 3, p. 247-253, 2006.

FREITAS, B. M. et al. Diversity, threats and conservation of native bees in the Neotropics. **Apidologie**, v. 40, n. 3, p. 332-346, 2009.

GILL, R. **The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics**, in: DANELL, K., BERGSTRÖM, R., DUNCAN, P., PASTOR, J. (Eds.), Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation (Vol. 11). Cambridge University Press, New York, pp. 170-202, 2006.

GOMES, V. G. N.; QUIRINO, Z. G. M.; ARAUJO, H. F. P. Frugivory and seed dispersal by birds in *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) in the Caatinga of Northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 74, p. 32-40, 2014a.

GOMES, V. G. N.; QUIRINO, Z. G. M.; MACHADO, I. C. Pollination and seed dispersal of *Melocactus ernestii* Vaupel subsp. *ernestii* (Cactaceae) by lizards: an example of double mutualism. **Plant Biology**, v. 16, n. 2, p. 315-322, 2014b.

GRÜN WALDT, E. G.; PEDRANI, A. R.; VICH, A. I. Goat grazing in the arid piedmont of Argentina. **Small Ruminant Research**, v. 13, n. 3, p. 211-216, 1994.

HARPER, J. L. **Population Biology of Plants**. London: Academic Press. 1977.

HAYNES, R.J.; WILLIAMS, P.H. Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem. **Advances in Agronomy**, v. 49, p. 119–99, 1993.

HERMANSEN, T. D.; MINCHINTON, T. E.; AYRE, D. J. Habitat fragmentation leads to reduced pollinator visitation, fruit production and recruitment in urban mangrove forests. **Oecologia**, v. 185, p. 221-231, 2017.

HESTER, A. J.; BERGMAN, M.; IASON, G. R.; MOEN, J. **Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics**. in: DANELL, K., BERGSTRÖM, R., DUNCAN, P., PASTOR, J. (Eds.), Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation (Vol. 11). Cambridge University Press, New York, pp. 170-202, 2006.

HICKMAN, K. R.; HARTNETT, D. C. Effects of grazing intensity on growth, reproduction, and abundance of three palatable forbs in Kansas tallgrass prairie. **Plant Ecology**, v. 159, n. 1, p. 23-33, 2002.

HONKANEN, T.; HAUKIOJA, E.; KITUNEN, V. Responses of *Pinus sylvestris* branches to simulated herbivory are modified by tree sink/source dynamics and by external resources. **Functional Ecology**, v. 13, p. 126–40, 1999.

HUNTLY, N. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 22, 477–503. 1991.

IBGE. **Pesquisa da Pecuária Municipal. Principais resultados - 2021**: Efetivo dos rebanhos, por tipo de rebanho - 2021. [Rio de Janeiro, 2021]. Disponível em: <https://www.ibge.gov.br/estatisticas/economicas/agricultura-e-pecuaria> Acesso em: 31 agosto 2023.

JACA, J.; NOGALES, M.; TRAVESET, A. Reproductive success of the Canarian *Echium simplex* (Boraginaceae) mediated by vertebrates and insects. **Plant Biology**, v. 21, n. 2, p. 216–226, 2019.

JUNKER, R. R.; PARACHNOWITSCH, A.L. Working towards a holistic view on flower traits-how floral scents mediate plant-animal interactions in concert with other floral characters. **Journal of the Indian Institute of Science**, v. 95, p. 43-67, 2015.

KARBASSIOON, A. et al. Responses in honeybee and bumblebee activity to changes in weather conditions. **Oecologia**, v. 201, n. 3, p. 689-701, 2023.

KARRON, J. D.; MITCHELL, R. J. Effects of floral display size on male and female reproductive success in *Mimulus ringens*. **Annals of botany**, v. 109, n. 3, p. 563-570, 2012.

KEMPEL, A. et al. Herbivore preference drives plant community composition. **Ecology**, 96, 2923–2934, 2015.

KNAUER, A. C.; SCHIESTL, F. P. Bees use honest floral signals as indicators of reward when visiting flowers. **Ecology letters**, v. 18, n. 2, p. 135-143, 2015.

KOCHARE, T.; TAMIR, B.; KECHERO, Y. Palatability and animal preferences of plants in small and fragmented land holdings: The case of Wolayta Zone, Southern Ethiopia. **Agricultural Research & Technology**. v. 14, p. 55-59, 2018.

LARSEN, T. H.; WILLIAMS, N. M.; KREMEN, C. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. **Ecology letters**, v. 8, n. 5, p. 538-547, 2005.

LAWRENCE, D. et al. Ecological feedbacks following deforestation create the potential for a catastrophic ecosystem shift in tropical dry forest. **Proceedings of the National 55 Academy of Sciences of the United States of America**, v. 104, n. 52, p. 20696–701. 2007.

LAWSON, D. A.; RANDS, S. A. The effects of rainfall on plant–pollinator interactions. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 13, n. 4, p. 561-569, 2019.

LEAL, I. R.; LOPES, A. V.; MACHADO, I. C.; TABARELLI, M. **Plant-animal interactions in the Caatinga: overview and perspectives**. In: Silva, J. M. C.; Leal, I. R.; Tabarelli, M. (eds.) *Caatinga. The largest tropical dry forest region in South America*. Cham: Springer International Publishing. 2017, p. 255-278.

LEAL, I. R.; VICENTE, A.; TABARELLI, M. **Herbivoria por caprinos na Caatinga da região de Xingó: uma análise preliminar**. *Ecologia e conservação da caatinga*. Recife: Ed. Universitária da UFPE, 2003.

LINS, L. et al. Exotic goats do not affect the seed bank but reduce seedling survival in a human-modified landscape of Caatinga dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. 522, p. 120491, 2022.

MAKINO, T. T.; SAKAI, S. Experience changes pollinator responses to floral display size: from size-based to reward-based foraging. **Functional Ecology**, v. 21, n. 5, p. 854-863, 2007.

MANINCOR, N.; FISOGNI, A.; RAFFERTY, N. E. Warming of experimental plant–pollinator communities advances phenologies, alters traits, reduces interactions and depresses reproduction. **Ecology Letters**, v. 26, n. 2, p. 323-334, 2023.

MANZANO, M. G.; NÁVAR, J. Processes of desertification by goats overgrazing in the Tamaulipan thornscrub (matorral) in north-eastern Mexico. **Journal of Arid Environments**, v. 44, n. 1, p. 1-17, 2000.

MEDEIROS, L. P.; GIRÃO, R. N.; GIRÃO, E. S.; LEAL J. A. **Caprinos**. EMBRAPA - CPAMN/SPI, Teresina. 2000.

MELO, F.P.L. 2017. The socio-ecology of the Caatinga: understanding how natural resource use shapes an ecosystem. In: *Caatinga: The largest tropical dry forest region in South America*, 369-382. DOI:10.1007/978-3-319-68339-3_14.

MENEZES, T. G. C et al. Introduced goats reduce diversity and biomass of herbs in Caatinga dry forest. **Land Degradation & Development**, v. 32, n. 1, p. 79-90, 2020.

MENEZES, T. G. C. **Effects of introduced herbivores on the structure and dynamics of a seasonally dry forest**. 2018. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Recife, 2018.

MILES, L. et al. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, v. 33, p. 491–505, 2006.

MILLARD, P.; HESTER, A.J.; WENDLER, R.; BAILLIE, G. Remobilization of nitrogen and the recovery of *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, and *Sorbus aucuparia* saplings after simulated browsing damage. **Functional Ecology**, v. 15, p. 535–43, 2001.

MILNE, J.A., BIRCH, C.P.D., HESTER, A.J., ARMSTRONG, H. ROBERTSON, A. The impact of vertebrate herbivores on the natural heritage of the Scottish Uplands – a review. **Scottish Natural Heritage Reviews**, (SNH, Edinburgh) v. 95,1–127. 1998.

MOOLMAN, H. J.; COWLING, R. M. The impact of elephant and goat grazing on the endemic flora of South African succulent thicket. **Biological Conservation**, v. 68, n. 1, p. 53-61, 1994.

NORI, M. **Mobile livelihoods, patchy resources & shifting rights: approaching pastoral territories**. Rome: International Land Coalition, 2007.

OCÓN, J. P. et al. Global tropical dry forest extent and cover: A comparative study of bioclimatic definitions using two climatic data sets. **PloS one**, v. 16, n. 5, p. 0252063, 2021.

OHASHI, K.; YAHARA, T. **Behavioral responses of pollinators to variation in floral display size and their influences on the evolution of floral traits.** p. 274-296. In: Chittka L. & Thomson, J.D. (eds.) *Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution.* Cambridge, Cambridge University Press, 344pp.2001

OLIVEIRA, J.A. et al. **Mamíferos da Caatinga.** In: *Ecologia e conservação da Caatinga.* LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J.M. C. Recife: Ed. Universitária da UFPE. 2003.

OLLERTON, J. et al. The diversity and evolution of pollination systems in large plant clades: Apocynaceae as a case study. **Annals of Botany**, v. 123, n. 2, p. 311-325, 2019.

OLLERTON, J. Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, v. 48, p. 353-376, 2017.

OLLERTON, J.; WINFREE, R.; TARRANT, S. How many flowering plants are pollinated by animals?. **Oikos**, v. 120, n. 3, p. 321-326, 2011.

OOM, S. P. **Spatial pattern and process in the fragmentation of heather moorland. Tese de Doutorado.** University of Edinburgh. 2003.

OOM, S.; HESTER, A.J. Heather utilization along paths by red deer and sheep in a natural heather/grass mosaic. **Botanical Journal of Scotland**, v. 51, p. 23–38, 1999.

ORIHUELA, A.; SOLANO, J. J. Grazing and browsing times of goats with three levels of herbage allowance. **Applied Animal Behaviour Science**, v. 61, n. 4, p. 335-339, 1999.

PRINGLE, R. M. et al. Impacts of large herbivores on terrestrial ecosystems. **Current Biology**, v. 33, n. 11, 2023.

QUEIROZ, J. A. et al. Vertebrate mixed pollination system in *Encholirium spectabile*: a bromeliad pollinated by bats, opossum and hummingbirds in a tropical dry forest. **Journal of Arid Environments**, v. 125, p. 21-30, 2016.

REID, R. S.; GALVIN, K. A.; KRUSKA, R. S. **Global significance of extensive grazing lands and pastoral societies: an introduction.** In: GALVIN, K. A. et al. (Eds.). *Fragmentation in Semi-Arid and Arid Landscapes -Consequences for Human and Natural Systems.* 1. ed. Dordrecht: Springer. p. 1 –24. 2008.

REIMOSER, F.; ARMSTRONG, H.; SUCHANT, R. Measuring Forest damage of ungulates: what should be considered. **Forest Ecology and Management**, v. 120, p. 47–58, 1999.

RITO, K. F. et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 3, p. 828–838, 2017.

ROSENTHAL, J. P.; KOTANEN, P. M. Terrestrial plant tolerance to herbivory. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 9, p. 145–8, 1994.

RUDEL, T. K. The dynamics of deforestation in the wet and dry tropics: a comparison with policy implications. **Forests**, v. 8, n. 4, p. 108, 2017.

RUTTER, S. M. **Behaviour of Sheep and Goats.** In: JENSEN, P. (Ed.). *The Ethology of Domestic Animals: An introductory text.* 1th. ed. CABI, p. 145 –158. 2002.

SAGAR, R.; SINGH, J. S. Local plant species depletion in a tropical dry deciduous forest of northern India. **Environmental Conservation**, v. 31, n. 1, p. 55–62, 2004.

SCHRÖDER, J. M.; RODRÍGUEZ, L. P. A.; GÜNTER, S. Research trends: Tropical dry forests: The neglected research agenda? **Forest Policy and Economics**, v. 122, p. 102333, 2021.

SCHULZ, K et al. Grazing deteriorates the soil carbon stocks of Caatinga forest ecosystems in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 367, p. 62-70, 2016.

SCHULZ, K. et al. Grazing reduces plant species diversity of Caatinga dry forests in northeastern Brazil. **Applied Vegetation Science**, v. 22, n. 2, p. 348-359, 2019.

SEVERSON, K. E.; DEBANO, L. F. Influence of Spanish goats on vegetation and soils in Arizona chaparral.. **Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives**, v. 2, pág. 111-117, 1991.

SILANIKOVE, N. Why goats raised on harsh environment perform better than other domesticated animals. **Options Méditerranéennes**, v. 34, p. 185-194, 1997.

SILVA, J. L. S. et al. Divergent responses of plant reproductive strategies to chronic anthropogenic disturbance and aridity in the Caatinga dry forest. **Science of the total environment**, v. 704, p. 135240, 2020.

SILVA, J. L. S. et al. Reproductive functional organization of woody plant assemblages along regeneration in a Caatinga dry forest. **Forest Ecology and Management**, v. p. 533, 120852, 2023.

SILVA, J. M. C.; BARBOSA, L. C. F.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. "The Caatinga: understanding the challenges" In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (eds.) Caatinga. The largest tropical dry forest region in South America. Cham: Springer International Publishing, 2017b, p. 3-19.

SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. **Caatinga. The largest tropical dry forest region in South America**. Cahm: Springer International Publishing, 2017a.

SILVA, J. M. C; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (Ed.). **Caatinga: a maior região de floresta tropical seca da América do Sul**. Springer, 2018.

SOBRINHO, M. S.; TABARELLI, M.; MACHADO I. C.; SFAIR J. C.; LOPES, B. E. M. Land use, fallow period and the recovery of a Caatinga forest. **Biotropica**, v. 48, n. 5, p. 586-597, 2016.

SPECHT, M. J. et al. Socioeconomic differences among resident, users and neighbour populations of a protected area in the Brazilian dry forest. **Journal of Environmental Management**, v. 232, p. 607-614, 2019.

STOUT, J. C.; MORALES, C. L. Ecological impacts of invasive alien species on bees. **Apidologie**, v. 40, n. 3, p. 388-409, 2009.

TABARELLI, M. et al. Caatinga: legado, trajetória e desafios rumo à sustentabilidade. *Ciência e cultura*, v. 70, n. 4, p. 25-29, 2018.

TABARELLI, M.; FILGUEIRAS, B. K. C.; RIBEIRO, E. M. S.; LOPES, A. V.; LEAL, I. R. 2024. **Tropical Dry Forests**. In: Scheiner Samuel M. (eds.) Encyclopedia of Biodiversity 3rd edition, vol. 1, pp. 294–312. Oxford: Elsevier

TABARELLI, M.; LEAL, I. R.; SCARANO, F. R.; SILVA, J. M. C. **The future of the Caatinga**. In: Silva, J. M. C.; Leal, I. R.; Tabarelli, M. (eds.) Caatinga. The largest tropical dry forest region in South America. Cham: Springer International Publishing, 2017, p. 461-474.

VAN DER NIET, T.; PEAKALL, R.; JOHNSON, S. D. Pollinator-driven ecological speciation in plants: new evidence and future perspectives. **Annals of Botany**, v. 113, n. 2, p. 199-212, 2014.

VANBERGEN, A. J.; ESPÍNDOLA, A.; AIZEN, M. A. Riscos aos polinizadores e polinização por espécies exóticas invasoras. **Ecologia da natureza e evolução**, v. 1, pág. 16-25, 2018.

VARASSIN, I. G.; AMARAL-NETO, L. P. **Atrativos**. In: Biologia da polinização, p. 151-168, 2014.

WANG, L. et al. Effect of grazing treatments on phenotypic and reproductive plasticity of *Kobresia humilis* in Alpine Meadows of the Qinghai-Tibet Plateau. **Frontiers In Environmental Science**, v. 10, 2022.

WANG, R. Effect of grazing on reproduction in *Leymus chinensis* population. **The Journal of Applied Ecology**, v. 11, n. 3, p. 399-402, 2000.

WARDHAUGH, C. W. How many species of arthropods visit flowers? **Arthropod-Plant Interactions**, v. 9, n. 6, p. 547-565, 2015.

WORLD WIDE FUND FOR NATURE (WWF). **Tropical and subtropical broadleaf dry forests**. <https://www.worldwildlife.org/biomes/tropical-and-subtropical-dry-broadleaf-forests>. 2020

XIE, L. et al. Reproductive effort of *Caragana microphylla* under long-term grazing exclusion in a semi-arid grassland. **Grassland Science**, v. 67, n. 4, p. 328-336, 2021.