

Universidade Federal de São João del-Rei

Departamento de Ciências Naturais

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Fenologia, herbivoria e dinâmica de redes em Malpighiaceae

Cássio Cardoso Pereira

São João del-Rei

2018

Fenologia, herbivoria e dinâmica de redes em Malpighiaceae

Orientadora: Dra. Gislene Carvalho de Castro

Coorientadora: Dra. Tatiana Garabini Cornelissen

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal de São João del-Rei, como requisito parcial à obtenção do título de mestre.

São João del-Rei

2018

Ficha catalográfica elaborada pela Divisão de Biblioteca (DIBIB)
e Núcleo de Tecnologia da Informação (NTINF) da UFSJ,
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

P436f Pereira, Cássio Cardoso.
Fenologia, herbivoria e dinâmica de redes em
Malpighiaceae / Cássio Cardoso Pereira ; orientadora
Gislene Carvalho Castro; coorientadora Tatiana
Cornelissen. -- São João del-Rei, 2018.
72 p.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em
Ecologia) -- Universidade Federal de São João del
Rei, 2018.

1. Fenologia. 2. Herbivoria. 3. Nectários
extraflorais. 4. Formigas. 5. Dinâmica de redes. I.
Castro, Gislene Carvalho, orient. II. Cornelissen,
Tatiana, co-orient. III. Título.

Nome: Cássio Cardoso Pereira

Título: Fenologia, herbivoria e dinâmica de redes em Malpighiaceae

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal de São João del-Rei, como requisito parcial à obtenção do título de mestre.

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dra. Gislene Carvalho de Castro (orientadora)

Universidade Federal de São João del-Rei

(Assinatura)

Dr. Sérvio Pontes Ribeiro (membro titular)

Universidade Federal de Ouro Preto

(Assinatura)

Dr. Warley Augusto Caldas Carvalho (membro titular)

Universidade Federal de São João del-Rei

(Assinatura)

Financiamento:



Universidade Federal
de São João del-Rei

Apoio e colaboradores:



Universidade Federal
de São João del-Rei



Agradecimentos

Primeiramente eu agradeço a Deus por essa conquista, por sempre me guiar.

Eu agradeço aos meus pais, Raul e Dulce, e ao meu irmão, Gustavo, por todo o carinho, suporte e respeito aos meus sonhos, sem a ajuda de vocês eu não alcançaria minhas metas, gratidão eterna!

Agradeço à minha falecida avó, Rosa de Freitas, essa vitória também é pra você!

À minha orientadora, Dra. Gislene Carvalho de Castro, por toda a ajuda, conselhos, pelas aulas e por todo o apoio e flexibilidade que deu ao meu projeto, pelos momentos e pela irreverência de sempre.

À minha coorientadora, Dra. Tatiana Cornelissen, por todo o suporte, ensinamentos, exemplo e por ser mãe nos momentos difíceis! Você ajudou demais!

À Msc. Nathália Henriques, um agradecimento especial, por todo o carinho que teve comigo ao longo desse mestrado, parceria acadêmica que criamos e momentos especiais. Obrigado por todas as ajudas e melhoras na minha vida! Melhor *et al.*! Te desejo todo o sucesso do mundo!

À Dra. Fernanda Costa, pelas dicas e ajudas nas análises estatísticas.

À Maria Gabriela, por toda a ajuda nas coletas e pela amizade.

Ao Álvaro Naves por toda a amizade.

Ao LEVIN e afiliados, que ajudaram nos campos e que contribuíram com grandes momentos e amadurecimento, em especial ao Vinícius Sperandei, por toda a parceria.

Ao amigo Tony, se não fosse você eu não estaria aqui, simples assim, muito obrigado amigo!

Ao amigo Dr. Aloísio, por todas as inúmeras conversas sobre pós-graduação e artigos que tivemos e por todo o companheirismo, sucesso a você!

Ao meu vizinho e amigo Bartolomeu, obrigado por todo o suporte e companheirismo!

À UFSJ pela concessão da bolsa e ao PGE, por toda o suporte, disciplinas e pelos ensinamentos ao longo dessa etapa da minha vida.

Muito obrigado a todos!

Sumário

Resumo Geral	1
Abstract	3
Introdução Geral	5
Referências Bibliográficas	8

Capítulo I: Influência da sazonalidade climática em espécies simpátricas de Malpighiaceae Juss. em uma savana tropical

Resumo	10
Abstract	11
Introdução	12
Materiais e Métodos	14
<i>Área de Estudo</i>	14
<i>Sistema de Estudo</i>	15
<i>Amostragem</i>	19
<i>Análise de Dados</i>	20
Resultados	21
Discussão	35
Referências Bibliográficas	40

Capítulo II: Nectários extraflorais: efeitos nos níveis de herbivoria e na estrutura das redes em espécies simpátricas de Malpighiaceae Juss.

Resumo	44
Abstract	46

Introdução	48
Materiais e Métodos	51
<i>Área de Estudo</i>	51
<i>Sistema de Estudo</i>	51
<i>Amostragem</i>	51
<i>Análise de Dados</i>	52
Resultados	54
Discussão	62
Referências Bibliográficas	68
Conclusão Geral	72

Resumo Geral

Estudos que comparam a fenologia de espécies de uma mesma família simultaneamente, embora possam ser muito importantes para a ecologia e preservação das comunidades, são ainda escassos no neotrópico e em especial no Cerrado. Além disso, pouco se sabe sobre a influência das variáveis climáticas sobre os padrões fenológicos das espécies do Cerrado. A família Malpighiaceae é a segunda mais importante do Cerrado em termos de riqueza, e estudos envolvendo suas espécies se apresentam como excelentes modelos para descrever a organização, a estrutura e a dinâmica das comunidades. Este estudo foi dividido em dois capítulos e descreveu a fenologia, a herbivoria e a dinâmica de redes de *Banisteriopsis campestris*, *Byrsonima verbascifolia*, *Heteropterys umbellata* e *Peixotoa tomentosa* em uma área de cerrado *sensu stricto* da Área de Proteção Ambiental (APA) São José, Tiradentes, MG. O primeiro capítulo teve como objetivo descrever o comportamento fenológico vegetativo e reprodutivo dessas espécies simpátricas, avaliar se as fenofases apresentam distribuição sazonal e se diferentes variáveis climáticas influenciam nas fenofases das espécies. O segundo capítulo teve como objetivos determinar o nível de herbivoria e avaliar a comunidade de artrópodes associados à essas espécies através de análises de redes ecológicas. Foram amostrados 15 indivíduos de cada espécie, totalizando 60 plantas. Para o acompanhamento fenológico, as plantas foram monitoradas quinzenalmente, pelo período de um ano, entre fevereiro de 2017 e janeiro de 2018. Foram observadas as fenofases vegetativas: brotamento, folhas maduras e caducifolia; e reprodutivas: botões florais, floração e frutificação. Para avaliar quando uma determinada fenofase ocorreu de modo mais intenso na população foi utilizado o índice de intensidade de Fournier e a sincronia dos indivíduos da amostra em determinado evento fenológico foi estimada utilizando-se o índice de atividade. Foi utilizado o teste de Rayleigh (Z) de uniformidade circular para determinar se os eventos fenológicos tem distribuição sazonal e os valores médios de temperatura, umidade relativa e fotoperíodo, assim como os valores acumulados da precipitação, encontrados no período de estudo, foram usados para construir uma regressão múltipla com os valores de intensidade das fenofases das espécies por meio de modelos lineares generalizados. Para herbivoria, foram coletadas até 20 folhas com sinais verdadeiros de danos por consumidor herbívoro para quantificar as porcentagens de herbivoria em cada indivíduo estudado. Foram coletados artrópodes para avaliação da composição de comunidades associadas às plantas e para a dinâmica de redes. Para o cálculo da herbivoria média, as folhas de cada indivíduo foram usadas como réplicas e os indivíduos usados como réplicas de cada espécie. Diferenças entre os níveis de herbivoria entre as espécies de Malpighiaceae e entre plantas com nectários (*B. campestris* e *P. tomentosa*) e sem nectários (*B. verbascifolia* e *H. umbellata*) foram testadas usando-se modelos lineares generalizados, onde a variável resposta foi o nível médio de herbivoria e a variável explicativa foi cada espécie de planta e a presença de nectários, respectivamente. Para avaliar a estrutura das redes, utilizou-se as seguintes métricas: 1) modularidade, 2) especialização complementar, 3) sobreposição de nicho e 4) diversidade de interações (Shannon). Determinamos quais são as espécies centrais avaliando-se aquelas que apresentaram frequência de interações acima da média da rede. As folhas foram produzidas ao longo do ano, com queda foliar na estação seca, as floradas não se sobrepuseram, apresentando um padrão de floração sequencial. As fenofases das espécies estudadas foram influenciadas pela sazonalidade, apresentando ritmos sazonais na produção de folhas, flores e frutos ($P < 0.001$), excetuando-se o brotamento de *P. tomentosa*, que teve uniformidade de distribuição ($Z = 0.647$, $P = 0.524$), e, apresentaram correlação significativa ($P < 0.05$) com várias variáveis climáticas. Observou-se variação significativa nos níveis de herbivoria em Malpighiaceae

($F_{3,967} = 21.93$, $P < 0.0001$) e plantas com nectários extraflorais apresentaram níveis significativamente menores de herbivoria ($5.20\% \pm 0.35$ SE) que plantas sem nectários ($10.08\% \pm 0.50$ SE) ($F_{1,969} = 61.122$, $P < 0.0001$). A especialização complementar entre as plantas e os artrópodes foi baixa ($H^2 = 0.09$) e as redes bipartidas por espécie apresentaram modularidade mediana, não significativa e baixa sobreposição de nichos. A rede de *B. verbascifolia* foi a mais diversa, apresentando maior heterogeneidade entre os *links* de interações na rede ($H' = 3.39$), seguida de *P. tomentosa* ($H' = 3.35$), *B. campestris* ($H' = 3.13$) e *H. umbellata* ($H' = 2.70$). Por fim, as espécies centrais das plantas estudadas foram compostas exclusivamente ou em sua maioria por formigas. Este estudo fornece dados relevantes para o entendimento dos ciclos vegetativos e reprodutivos dessas plantas e da organização espaço-temporal de seus recursos, mostra a importância das variáveis climáticas na fenologia e revela a composição generalista das guildas que interagem com as plantas, com destaque para as formigas, que são elementos-chave na estrutura e organização dessas redes. Tais espécies podem ter influenciado os níveis de herbivoria das plantas, desempenhando um importante papel ecológico na diversidade de funções do ecossistema.

Abstract

Studies comparing phenology of plant species belonging to the same family and simultaneously are still scarce in the neotropics and especially in the Cerrado. In addition, little is known about the influence of climatic variables on the phenological patterns of Cerrado plant species. The Malpighiaceae family is the second most important of the Cerrado in terms of richness, and studies involving its species are excellent models to describe the organization, structure and dynamics of the communities, and are promising for ecological research on trophic interactions. This study was divided into two chapters and described the phenology, herbivory and network dynamics of *Banisteriopsis campestris*, *Byrsonima verbascifolia*, *Heteropterys umbellata* and *Peixotoa tomentosa* in an area of cerrado *sensu strictu* of the Area de proteção Ambiental (APA) São José, Tiradentes, MG. The first chapter aimed to describe the vegetative and reproductive phenological behavior of these sympatric species, to evaluate whether the phenophases exhibit a seasonal distribution and if different climatic variables influence the phenophases. The second chapter aimed to determine levels of herbivory, to evaluate the community of arthropods associated to these species using ecological network analyses and to determine the relative importance of the associated arthropod communities. Fifteen individuals of each species were selected, totaling 60 plants. For the phenological evaluation, plants were monitored biweekly, for a period of one year, between February 2017 and January 2018. Vegetative phenophases observed were: leaf flushing, mature leaves and leaf falling; and reproductive were: flower buds, flowering and fruiting. In order to evaluate when a given phenophasis occurred more intensively in the population, the Fournier intensity index was used and the synchrony of the individuals of the sample in a certain phenological event was estimated using the activity index. The Rayleigh (Z) test of circular uniformity was used to determine if the phenological events have a seasonal distribution and the average values of temperature, relative humidity and photoperiod, as well as the accumulated values of precipitation, found in the study period, were used to construct a multiple regression with the intensity values of the phenophases of the species by means of generalized linear models. For herbivory, up to 20 leaves with true signs of damage were sampled per plant to quantify herbivory percentages in each individual studied. Arthropods were collected to evaluate the composition of communities associated with plants and the dynamics of networks. For the calculation of mean herbivory, the leaves of each individual were used as replicates and the individuals used as replicates for each species. Differences between herbivory levels between the species of Malpighiaceae and between plants with nectaries (*B. campestris* and *P. tomentosa*) and without nectaries (*B. verbascifolia* and *H. umbellata*) were tested using generalized linear models, where the response variable was the mean level of herbivory and the explanatory variable was each species of plant and the presence of nectary, respectively. In order to evaluate the structure of the networks, the following metrics were calculated: 1) modularity, 2) complementary specialization, 3) niche overlap and 4) diversity of interactions (Shannon). We determined which are the central species, evaluating those that exhibited frequency of interactions above the average of the network. Leaf production occurred throughout the year, with leaf fall concentrated in the dry season. Flowering period did not overlap, exhibiting a sequential flowering pattern. The phenotypes of the species studied were influenced by seasonality, showing seasonal rhythms in the production of leaves, flowers and fruits ($P < 0.001$), except for budding of *P. tomentosa*, which had distribution uniformity ($Z = 0.647$, $P = 0.524$), and had a significant correlation ($P < 0.05$) with several climatic variables. There was significant variation in herbivory levels in Malpighiaceae ($F_{3,967} = 21.93$, $P < 0.0001$) and plants with

extrafloral nectaries exhibited significantly lower levels of herbivory ($5.20\% \pm 0.35$ SE) than plants without nectaries ($10.08\% \pm 0.50$ SE) ($F_{1,969} = 61.122$, $P < 0.0001$). The complementary specialization between the plants and the arthropods was low ($H_2 = 0.09$) and the bipartite networks by species showed medium modularity (but not significant) and low niche overlap. The *B. verbascifolia* network was the most diverse, with higher heterogeneity amongst the links of interactions in the network ($H' = 3.39$), followed by *P. tomentosa* ($H' = 3.35$), *B. campestris* ($H' = 3.13$) and *H. umbellata* ($H' = 2.70$). Finally, the central species of the studied plants were composed exclusively or mainly by ants. This study provides relevant data to the understanding of the vegetative and reproductive cycles of these plants and the spatio-temporal organization of their resources. It also shows the importance of the climatic variables in phenology and reveals the generalist composition of the guilds that interact with the plants, with emphasis on ants, which are key elements in the structure and organization of these networks. These species may influence the herbivory levels of plants, playing an important ecological role in the diversity of ecosystem functions.

Introdução Geral

No Cerrado, a fenologia vem sendo utilizada no estudo das comunidades, revelando padrões de sazonalidade em espécies vegetais, que são influenciadas pela alternância das estações seca e chuvosa (Williams et al. 1997; Pirani et al. 2009; Lacerda et al. 2018), e, auxiliando na compreensão das interações das famílias vegetais com as guildas de animais que utilizam seus recursos (Torezan-Silingardi 2007; Gadelha 2017).

Nas savanas tropicais, a sazonalidade climática, com oscilação típica de temperatura associada, é um fator conhecido pela capacidade de desencadear as fenofases vegetativas e reprodutivas (Frankie et al. 1974; Opler et al. 1976; Borchert 1999; Torezan-Silingardi e Oliveira 2004; Lacerda et al. 2018). A queda foliar é concentrada geralmente na estação seca, com a rebrota ocorrendo posteriormente com o início das chuvas (Williams et al. 1997; Pirani et al. 2009; Lacerda et al. 2018). Nesses ambientes, a maioria das plantas floresce na estação seca, época em que as plantas são mais visíveis aos animais devido à queda foliar (Frankie et al. 1974), ou no início da estação chuvosa, antes das chuvas mais fortes, que possivelmente danificariam as flores (Frankie et al. 1974; Janzen 1980). Os frutos, quando zoocóricos, geralmente são produzidos nas duas estações, permitindo uma maior oferta de recursos para os frugívoros, e os anemocóricos ou autocóricos, durante a seca, estando mais relacionados às condições ambientais favoráveis para a dispersão dos diásporos (Frankie et al. 1974; Levin et al. 2003; Kuhlmann e Ribeiro 2016).

O estudo das interações inseto-planta desempenha um papel fundamental na compreensão dos processos ecológicos que envolvem as espécies, sendo importantes na descrição da estrutura, da organização e da dinâmica das comunidades (Blüthgen et al. 2008; Costa et al. 2016; Dáttilo et al. 2016; Dáttilo e Rico-Gray 2018). A herbivoria é uma interação antagônica em que os insetos diminuem o *fitness* das plantas, seja

reduzindo a área fotossinteticamente ativa ou a quantidade de seiva presente nos vasos condutores, causando prejuízos para a diferenciação, crescimento e desenvolvimento (Ribeiro e Fernandes 2000; Price et al. 2012; Gorden e Adler 2016).

Os estudos de redes ecológicas envolvendo insetos e plantas têm crescido exponencialmente nos últimos anos (Dáttilo e Rico-Gray 2018), apesar do foco principal ser em interações mutualistas como a polinização e as interações com formigas que funcionam como defesas bióticas. Entretanto, redes antagonistas como as que envolvem insetos herbívoros, são menos estudadas, apesar da documentada importância da herbivoria para o *fitness* e performance de plantas (Kozlov e Zvereva 2017). As redes antagonistas compostas por insetos desfolhadores são menos especializadas e com menor diferenciação de nicho, uma vez que esses insetos são mais eficazes no rompimento das barreiras defensivas das plantas (Cagnolo et al. 2011; Wardhaugh et al. 2014; Welti et al. 2017; Dáttilo e Rico-Gray 2018). Redes mutualistas, como planta-formiga, geralmente apresentam um núcleo formado por espécies centrais, ou seja, espécies dominantes, territorialistas e com altas taxas de recrutamento, que influenciam a estrutura de toda a rede de interações (Costa et al. 2016; Del-Claro et al. 2016; Fagundes et al. 2017; Alves-Silva et al. 2018; Dáttilo e Rico-Gray 2018).

Estudos que comparam a fenologia de espécies de uma mesma família simultaneamente, embora possam ser muito importantes para o entendimento da ecologia e conservação das espécies, são ainda escassos nos Neotrópicos e em especial no Cerrado. Além disso, pouco se sabe sobre a influência das variáveis climáticas sobre os padrões fenológicos das espécies do Cerrado. A família Malpighiaceae é a segunda mais importante do Cerrado em termos de riqueza (Furley 1999), e estudos envolvendo suas espécies se apresentam como excelentes modelos para descrever a organização, a estrutura e a dinâmica das comunidades, sendo promissores para pesquisas ecológicas

sobre interações tróficas (Alves-Silva et al. 2014; Vilela et al. 2014; Del-Claro et al. 2016; Fagundes et al. 2017; Alves-Silva et al. 2018).

Este estudo foi dividido em dois capítulos e descreveu a fenologia, a herbivoria e a dinâmica de redes de *Banisteriopsis campestris* (A.Juss.) Little, *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC., *Heteropterys umbellata* A.Juss. e *Peixotoa tomentosa* A.Juss. em uma área de cerrado *sensu stricto* da Área de Proteção Ambiental (APA) São José, Tiradentes, MG. O primeiro capítulo teve como objetivo descrever o comportamento fenológico vegetativo e reprodutivo dessas espécies simpátricas, avaliar se as fenofases apresentam distribuição sazonal e se diferentes variáveis climáticas influenciam nas fenofases das espécies. O segundo capítulo teve como objetivos determinar a área foliar perdida, avaliar a comunidade de artrópodes associados à essas espécies através de diferentes métricas e determinar a importância relativa das comunidades de artrópodes associados.

Referências Bibliográficas

- Alves-Silva E, Bächtold A, Barônio GJ, Torezan-Silingardi HM, Del-Claro K (2014) Ant-herbivore interactions in an extrafloral nectaried plant: are ants good plant guards against curculionid beetles?. *Journal of Natural History* 3: 1-11
- Alves-Silva E, Bächtold A, Del-Claro K (2018) Florivorous myrmecophilous caterpillars exploit an ant-plant mutualism and distract ants from extrafloral nectaries. *Austral Ecology*. <https://doi.org/10.1111/aec.12609>
- Blüthgen N, Fründ J, Vázquez DP, Menzel F, Vazquez DP, Menzel F (2008) What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits?. *Ecology* 89: 3387-99
- Borchert R (1999) Climatic periodicity, phenology and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal* 20: 239-247
- Cagnolo L, Salvo A, Valladares G (2011) Network topology: patterns and mechanisms in plant-herbivore and host-parasitoid food webs. *Journal of Animal Ecology* 80: 342-351
- Costa FV, Mello MA, Bronstein JL, Guerra TJ, Muylaert RL, Leite AC, Neves FS (2016) Few ant species play a central role linking different plant resources in a network in rupestrian grasslands. *PLoS One*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167161>
- Dáttilo W, Lara-Rodríguez N, Jordano P et al. (2016) Unraveling Darwin's entangled bank: architecture and robustness of mutualistic networks with multiple interaction types. *Proceedings of the Royal Society B*. <https://dx.doi.org/10.6084/m9.figshare.c.3575735>
- Dáttilo W, Rico-Gray V (2018) *Ecological networks in the Tropics: An Integrative Overview of Species Interactions from Some of the Most Species-Rich Habitats on Earth*. 1st. Springer international publishing, Gewerbestrasse
- Del-Claro K, Rico-Gray V, Torezan-Silingardi, HM, et al. (2016) Loss and gains in ant-plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. *Insectes Sociaux* 63: 207-221
- Fagundes R, Dáttilo W, Ribeiro SP, Rico-Gray V, Jordano P, Del-Claro K (2017) Differences among ant species in plant protection are related to production of extrafloral nectar and degree of leaf herbivory. *Biological Journal of the Linnean Society* 122: 71-83
- Frankie GW, Baker H, Opler PA (1974) Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919
- Furley PA (1999) The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography* 8: 223-241
- Gadelha YE, Lange D, Dattilo W, Lopes BC (2017) Phenological phases of the host plant shape plant–treehopper interaction networks. *Ecological Entomology* 42: 827-837

- Gorden NLS, Adler LS (2016) Florivory shapes both leaf and floral interactions. *Ecosphere*. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1326>
- Janzen DH (1980) *Ecologia vegetal nos trópicos*. 1st. ed. São Paulo, EPU/EDUSP
- Kozlov MV and Zvereva EL (2017) *Background Insect Herbivory: Impacts, Patterns and Methodology*. Progress in Botany, New York
- Kuhlmann M, Ribeiro JF (2016) Fruits and frugivores of the Brazilian Cerrado: ecological and phylogenetic considerations. *Acta Botanica Brasilica* 30: 495-507
- Lacerda DMA, Rossatto DR, Ribeiro-Novaes EKMD, Almeida Jr EBD (2018) Reproductive phenology differs between evergreen and deciduous species in a Northeast Brazilian savanna. *Acta Botanica Brasilica*. <http://dx.doi.org/10.1590/0102-33062017abb0343>
- Levin SA, Muller-Landau HC, Nathan R, Chave J (2003) The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 575-604
- Opler PA, Frankie GW, Baker HG (1976) Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3: 231-236
- Pirani FR, Sanchez M, Pedroni F (2009) Fenologia de uma comunidade arbórea em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 23: 1096-1109
- Price PW, Denno R, Eubanks M, Finke DI, Kaplan I (2012) *Insect Ecology – Behavior, Populations and Communities*. Cambridge University Press, Cambridge
- Ribeiro SP, Fernandes GW (2000) Interações entre insetos e plantas no Cerrado: teoria e hipóteses de trabalho. In: Martins RP, Lewinshon TM, Barbeitos MS (ed) *Ecologia e comportamento de insetos*. Oecologia Brasiliensis, Rio de Janeiro, pp 299-320
- Torezan-Silingardi HM, Oliveira PEAM (2004) Phenology and reproductive ecology of *Myrcia rostrata* and *M. tomentosa* (Myrtaceae) in central Brazil. *Phyton* 44: 23-43
- Torezan-Silingardi HM (2007) A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais. Phd Thesis, Universidade de São Paulo, Brasil
- Vilela AA, Torezan-Silingardi HM, Del-Claro K (2014) Conditional outcomes in ant-plant-herbivore interactions influenced by sequential flowering. *Flora (Jena)* 209: 359-366
- Wardhaugh CW, Edwards W, Stork NE (2014) The specialization and structure of antagonistic and mutualistic networks of beetles on rainforest canopy trees. *Biological journal of the Linnean Society* 114: 287-295
- Welti E, Helzer C, Joern A (2017) Impacts of plant diversity on arthropod communities and plant-herbivore network architecture. *Ecosphere*. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1983>
- Williams RJ, Myers BA, Muller WJ, Duff GA, Eamus D (1997) Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. *Ecology* 78: 2542-2558

Capítulo I: Influência da sazonalidade climática em espécies simpátricas de Malpighiaceae Juss. em uma savana tropical

Cássio Cardoso Pereira^{1*}, Gislene Carvalho de Castro¹ e Tatiana Garabini Cornelissen¹

¹*Universidade Federal de São João del-Rei. [*cassio.cardozo@hotmail.com](mailto:cassio.cardozo@hotmail.com)*

Resumo - Nas savanas tropicais, a sazonalidade climática, com oscilação típica de temperatura associada, são fatores conhecidos pela capacidade de desencadear as fenofases vegetativas e reprodutivas. Estudos que comparam a fenologia de espécies de uma mesma família simultaneamente, embora possam ser muito importantes para o entendimento da ecologia e preservação das comunidades, são ainda escassos no neotrópico e em especial no Cerrado. Além disso, pouco se sabe sobre a influência das variáveis climáticas sobre os padrões fenológicos de espécies desse ambiente. Neste sentido, acompanhamos quatro espécies simpátricas da família Malpighiaceae em uma área de cerrado *sensu stricto* para descrever o comportamento fenológico vegetativo e reprodutivo das espécies, avaliar se as fenofases apresentam distribuição sazonal e testar se diferentes variáveis climáticas influenciam nas fenofases das espécies. Para a análise dos eventos fenológicos foram escolhidos quinze indivíduos de cada espécie, totalizando 60 plantas. As plantas foram acompanhadas quinzenalmente, pelo período de um ano, entre fevereiro de 2017 e janeiro de 2018. Foram observadas as fenofases vegetativas: brotamento, folhas maduras e caducifolia; e reprodutivas: botões florais, floração e frutificação. Para mostrar quando uma determinada fenofase ocorreu de modo mais intenso na população foi utilizado o índice de intensidade de Fournier e a sincronia dos indivíduos da amostra em determinado evento fenológico foi estimada utilizando-se o índice de atividade. Foi utilizado o teste de Rayleigh (Z) de uniformidade circular para determinar se os eventos fenológicos tem distribuição sazonal e os valores médios de temperatura, umidade relativa e fotoperíodo, assim como os valores acumulados da precipitação, encontrados no período de estudo, foram usados para construir uma regressão múltipla com os valores de intensidade das fenofases das espécies por meio de modelos lineares generalizados. As espécies produziram folhas novas ao longo das duas estações, com redução intensa de folhas na estação seca e suas floradas não se sobrepuseram, apresentando um padrão de floração sequencial. Os eventos fenológicos variaram ao longo do ano quanto à sincronia dos indivíduos. As fenofases das espécies estudadas apresentaram ritmos sazonais ($P < 0.001$), excetuando-se o brotamento de *Peixotoa tomentosa*, que teve uniformidade de distribuição ($Z = 0.647$, $P = 0.524$). As variáveis climáticas interferiram no desencadeamento vegetativo e reprodutivo das espécies, apresentando relações significativas ($P < 0.05$) com várias fenofases das diferentes espécies. Este estudo fornece dados relevantes para uma melhor compreensão da fenologia dessas espécies simpátricas de Malpighiaceae e de plantas do Cerrado, sendo de grande importância para o entendimento dos ciclos vegetativos e reprodutivos dessas plantas e da organização espaço-temporal de seus recursos, sugerindo a forte importância do clima na fenologia.

Palavras-chave: cerrado *sensu stricto*, fenofases, floração sequencial, índice de intensidade, queda foliar

Chapter I: Influence of climatic seasonality on sympatric species of Malpighiaceae

Juss. on a tropical savanna

Cássio Cardoso Pereira^{1*}, Gislene Carvalho de Castro¹ and Tatiana Garabini Cornelissen¹

¹Universidade Federal de São João del-Rei. *cassio.cardozo@hotmail.com

Abstract - In the tropical savannas, climatic seasonality, with typical temperature associated oscillation, are known factors for the ability to trigger vegetative and reproductive phenophases. Studies that compare the phenology of species of the same family simultaneously, although they may be very important for the understanding of the ecology and preservation of the communities, are still scarce in the neotropic and especially in the Cerrado. In addition, little is known about the influence of climatic variables on the phenological patterns of species of this environment. In this context, we accompany four sympatric species of the family Malpighiaceae in an area of cerrado *sensu stricto* to describe the vegetative and reproductive phenological behavior of the species, to evaluate if the phenophases present a seasonal distribution and to test if different climatic variables influence in the phenophases of the species. For the analysis of the phenological events fifteen individuals of each species were chosen, totaling 60 plants. The plants were monitored biweekly, for a period of one year, between February 2017 and January 2018. The vegetative phenophases were observed: leaf flushing, mature leaves and leaf falling; and reproductive: flower buds, flowering and fruiting. In order to show when a given phenophasis occurred more intensively in the population, the Fournier intensity index was used and the synchrony of the individuals of the sample in a certain phenological event was estimated using the activity index. The Rayleigh (Z) test of circular uniformity was used to determine if the phenological events have seasonal distribution and the average values of temperature, relative humidity and photoperiod, as well as the accumulated values of precipitation, found in the study period, were used to construct a multiple regression with the intensity values of the phenophases of the species by means of generalized linear models. The species produced new leaves along the two seasons, with intense leaf reduction in the dry season and their flowering did not overlap, presenting a sequential flowering pattern. The phenological events varied throughout the year regarding the synchrony of the individuals. The phenophases of the species studied presented seasonal rhythms ($P < 0.001$), except for leaf flushing of *Peixotoa tomentosa*, which had distribution uniformity ($Z = 0.647$, $P = 0.524$). The climatic variables interfered in the vegetative and reproductive trigger of the species, presenting significant relationships ($P < 0.05$) with several phenophases of the different species. This study provides relevant data for a better understanding of the phenology of these sympatric species of Malpighiaceae and Cerrado plants, being of great importance for the understanding of the vegetative and reproductive cycles of these plants and the spatio-temporal organization of their resources, suggesting the strong importance of the climate in the phenology.

Key words: cerrado *sensu stricto*, intensity index, leaf falling, phenophases, sequential flowering

Introdução

As fenofases de plantas em ambientes sazonais são influenciadas pela alternância das estações seca e chuvosa, geralmente apresentando uma maior sazonalidade na produção de folhas, flores e frutos (Williams *et al.* 1997; Pirani *et al.* 2009; Lacerda *et al.* 2018). Nas savanas tropicais, a queda foliar é concentrada geralmente na estação seca (Williams *et al.* 1997; Lacerda *et al.* 2018) e o brotamento pode ocorrer de maneira menos sazonal, nas duas estações (Williams *et al.* 1997; Pirani *et al.* 2009; Lacerda *et al.* 2018). Nesses ambientes, a maioria das plantas floresce na estação seca, época em que as plantas são mais visíveis aos animais devido à queda foliar (Frankie *et al.* 1974), ou no início da estação chuvosa, antes das chuvas mais fortes, que possivelmente danificariam as flores (Frankie *et al.* 1974; Janzen 1980). Os frutos, quando zoocóricos, geralmente são produzidos nas duas estações, permitindo uma maior oferta de recursos para os frugívoros, e os anemocóricos ou autocóricos, durante a seca, estando mais relacionados às condições ambientais favoráveis para a dispersão dos diásporos (Frankie *et al.* 1974; Levin *et al.* 2003; Kuhlmann & Ribeiro 2016).

As variáveis meteorológicas (fotoperíodo, temperatura, precipitação e umidade relativa) estão sujeitas a oscilações durante o ano, ou num período de tempo, e têm uma ligação estreita com os ciclos vegetativos e reprodutivos das espécies (Frankie *et al.* 1974; Opler *et al.* 1976; van Schaik *et al.* 1993; Borchert 1994; Williams *et al.* 1997; Borchert 1999; Way *et al.* 2015; Schwabe & Wimble 2016; Prevéy *et al.* 2017; Singh *et al.* 2017). Plantas de dias curtos são induzidas a florescer na estação seca, com o encurtamento do fotoperíodo, e plantas de dias longos geralmente florescem na chuvosa, com o alongamento do fotoperíodo (Schwabe & Wimble 2016). Temperaturas mais altas geralmente aceleram o desenvolvimento das fenofases, enquanto que temperaturas mais

baixas podem prolongar o ciclo (Prevéy *et al.* 2017). A temperatura e o fotoperíodo podem promover ou bloquear a produção de metabólitos a partir de alguns genes, cuja ação está diretamente ligada ao controle da floração (Singh *et al.* 2017). A sazonalidade das chuvas, com oscilação típica de temperatura associada, são fatores conhecidos pela capacidade de desencadear as fenofases vegetativas e reprodutivas (Frankie *et al.* 1974; Opler *et al.* 1976; Borchert 1999; Torezan-Silingardi & Oliveira 2004; Lacerda *et al.* 2018). Na estação chuvosa a maior precipitação pode aumentar a produção de folhas, flores e frutos (Borchert 1999). Em contrapartida, estiagens podem reduzir o crescimento das plantas e provocam queda de folhas, flores e frutos, podendo até mesmo impedir o término do ciclo das plantas quando prolongadas (Opler *et al.* 1976; Borchert 1999). Todavia, o florescimento pode ser antecipado por estresses leves e de curta duração, reduzindo assim o ciclo das plantas (Opler *et al.* 1976; Lacerda *et al.* 2018).

A família Malpighiaceae é a segunda mais importante do Cerrado em termos de riqueza (Furley 1999), com aproximadamente 234 espécies (Mamede *et al.* 2015). Entre os gêneros mais comuns estão *Byrsonima* Rich. ex Kunth, *Banisteriopsis* C.B.Rob. ex Small, *Peixotoa* A.Juss. e *Heteropterys* Kunth (Torezan-Silingardi 2007), que apresentam óleos e pólen como recursos a seus polinizadores. Estudos que comparam a fenologia de espécies de uma mesma família simultaneamente, embora possam ser muito importantes para o entendimento da ecologia e preservação das comunidades, são ainda escassos no Neotrópico e em especial no Cerrado. Além disso, pouco se sabe sobre a influência das variáveis climáticas sobre os padrões fenológicos de espécies desse ambiente (Torezan-Silingardi 2007; Pirani *et al.* 2009; Lacerda *et al.* 2018).

Este estudo teve como objetivo geral descrever o comportamento fenológico vegetativo e reprodutivo de *Banisteriopsis campestris* (A.Juss.) Little, *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC., *Heteropterys umbellata* A.Juss. e *Peixotoa tomentosa* A.Juss. em

uma área de cerrado *sensu stricto* da Área de Proteção Ambiental (APA) São José, Tiradentes, MG. Objetivou-se: (1) descrever os períodos de duração de cada fenofase; (2) indicar o período de maior intensidade das fenofases; (3) verificar a sincronia dos indivíduos das populações para cada fenofase; (4) avaliar se as fenofases das populações apresentam ritmos sazonais e (5) analisar se as variáveis meteorológicas têm o potencial para desencadear as diferentes fenofases nestas espécies.

Como a fitofisionomia de cerrado *sensu stricto* apresenta uma forte sazonalidade e com estações bem definidas, foram testadas as seguintes hipóteses: (1) Nas espécies estudadas há maior renovação de folhas na estação chuvosa e perda de folhas na estação seca; (2) Como as espécies são simpátricas e os recursos das flores são muito similares, elas apresentam um padrão de floração sequencial, que diminui a competição por polinizadores; (3) Como na vegetação há forte sazonalidade climática, as fenofases são mais concentradas em determinadas épocas do ano e (4) No cerrado *sensu stricto*, o crescimento vegetativo e reprodutivo dessas espécies está ligado à sazonalidade climática, e as fenofases são influenciadas por diferentes variáveis meteorológicas.

Material e métodos

Área de Estudo

A APA São José possui 4.758 hectares, dos quais 3.717 formam o Refúgio de Vida Silvestre Libélulas da Serra de São José (IEF 2012). Está localizada na mesorregião do Campo das Vertentes, tendo cerca de 12 Km de extensão dentro dos municípios de Coronel Xavier Chaves, Prados, Santa Cruz de Minas, São João del-Rei e Tiradentes. Situa-se entre as coordenadas de 21° 03'- 7'' S e 44° 06'- 13'' W, fazendo parte do sistema da Serra da Mantiqueira (Oliveira-Filho & Machado 1993; Alves & Kolbek 2009). Apresenta relevo bastante acidentado, sendo os afloramentos de arenito quartzítico

marcantes na paisagem, com altitude variando de 800 a 1400 m (Bedê 2015). O clima da região é subtropical de altitude (Cwb) segundo a classificação de Köppen, apresentando inverno seco e verão ameno, com precipitações médias anuais de 1.435 milímetros e uma temperatura média anual em torno de 19°C (Bedê 2015). A vegetação é diversificada, apresentando vários ecótipos em um raio de apenas 1 km (obs. pessoal). A floresta estacional semidecidual é a vegetação dominante ao sul, no *talus* da escarpa. Ao norte e ao leste ocorrem as fitofisionomias de Cerrado, com ocorrência da formação de cerrado *sensu stricto*. Nas partes mais altas, no maciço metarenítico, predominam as vegetações de cerrado *sensu stricto* rupestre e campo rupestre (Alves & Kolbek 2009; Silva *et al.* 2016).

Sistema de estudo

Banisteriopsis campestris (A.Juss.) Little é uma espécie subarborescente, geralmente medindo de 20 a 60 cm de altura. Seus ramos apresentam poucas subdivisões. As folhas são verde-claro, membranáceas, com nervura bem marcada, apresentando pelos nas duas faces e possuindo um par de nectários extraflorais na base da nervura principal. A flor é completa, de simetria bilateral, de cor rosa. O cálice possui cinco sépalas com oito elaióforos. A corola é dialipétala, composta por cinco pétalas unguiculadas e franjadas, sendo a pétala estandarte mais elevada que as outras. Os frutos são secos do tipo sâmara, anemocóricos, com um a quatro unidades de dispersão por fruto (Torezan-Silingardi 2007; Souto & Oliveira 2008). Endêmica do Brasil, ocorre nos domínios fitogeográficos da Caatinga e do Cerrado (*latu sensu*) (Mamede *et al.* 2015).

Byrsonima verbascifolia (L.) DC. é uma espécie arbustiva-arbórea, possui troncos de até 37 cm de diâmetro, podendo chegar a 4 m de altura. Os ramos e gemas são pilosos e acinzentados. As folhas são coriáceas, discoloras, pilosas e acinzentadas na face abaxial.

Possui estípulas axilares. As inflorescências possuem racemos terminais pendentes. As flores são bissexuais e o cálice possui cinco sépalas com um par de elaióforos em cada sépala. A corola apresenta cinco pétalas unguiculadas, franjadas, com quatro delas curvas e uma menor ereta. As pétalas apresentam cor amarela ou alaranjada após a polinização. Os frutos são drupas de até 2,5 cm de diâmetro, zoocóricos, globóides, amarelados e com cálice persistente. As sementes são ósseas com até 1 cm de diâmetro, globóides, uma a três por pirênio (Silva-Júnior 2012). Ocorre no Cerrado (*lato sensu*), restinga, savana amazônica e campinarana (Mamede *et al.* 2015).

Heteropterys umbellata A.Juss. é uma espécie subarbustiva, ereta, com geralmente 40 a 80 cm de altura. Apresenta folhas membranáceas, limbo com dois nectários extraflorais na base, próximas ao pecíolo. Possui umbelas simples, com 10 a 15 flores e pedicelos pedunculados. Cálice com 4 pares de elaióforos e corola com pétalas amarelas, ficando alvas a vermelhas quando velhas, glabras. Possui sâmaras com ala dorsal característica, com 1,5 cm de comprimento, ascendente e com um núcleo seminífero (Mamede 1987). Endêmica do Brasil, ocorre em Cerrado (*lato sensu*) e vegetação sobre afloramentos rochosos (Mamede *et al.* 2015).

Peixotoa tomentosa A.Juss. é uma espécie subarbustiva-arbustiva, apresenta um ou dois ramos que podem chegar a três metros de altura, tem poucas folhas, sendo estas tomentosas nas duas faces. Possui um par de nectários extraflorais na base do limbo foliar na face abaxial (Del-Claro *et al.* 1998). Suas flores são amarelas e possuem oito elaióforos na base de quatro sépalas, distribuídos aos pares. As pétalas são unguiculadas e fimbriadas. A pétala estandarte é mais elevada. As flores produzem até quatro sementes aladas do tipo sâmara (Torezan-Silingardi 2007). Endêmica do Brasil, ocorre no Cerrado (*lato sensu*) (Mamede *et al.* 2015).

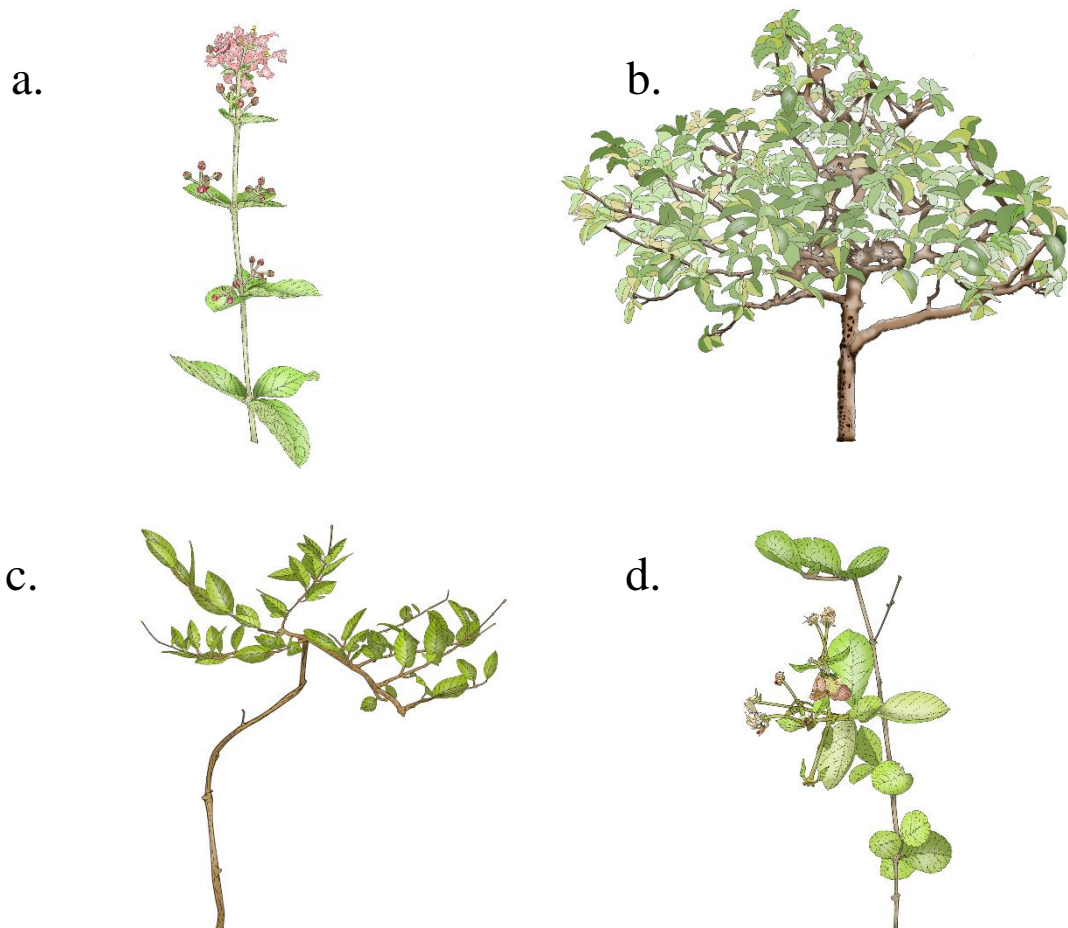


Figura 1. Ilustrações dos hábitos das espécies estudadas no cerrado *sensu stricto* da APA Serra de São José, Tiradentes, MG. **a.** *Banisteriopsis campestris*. **b.** *Byrsonima verbascifolia*. **c.** *Heteropterys umbellata*. **d.** *Peixotoa tomentosa*.

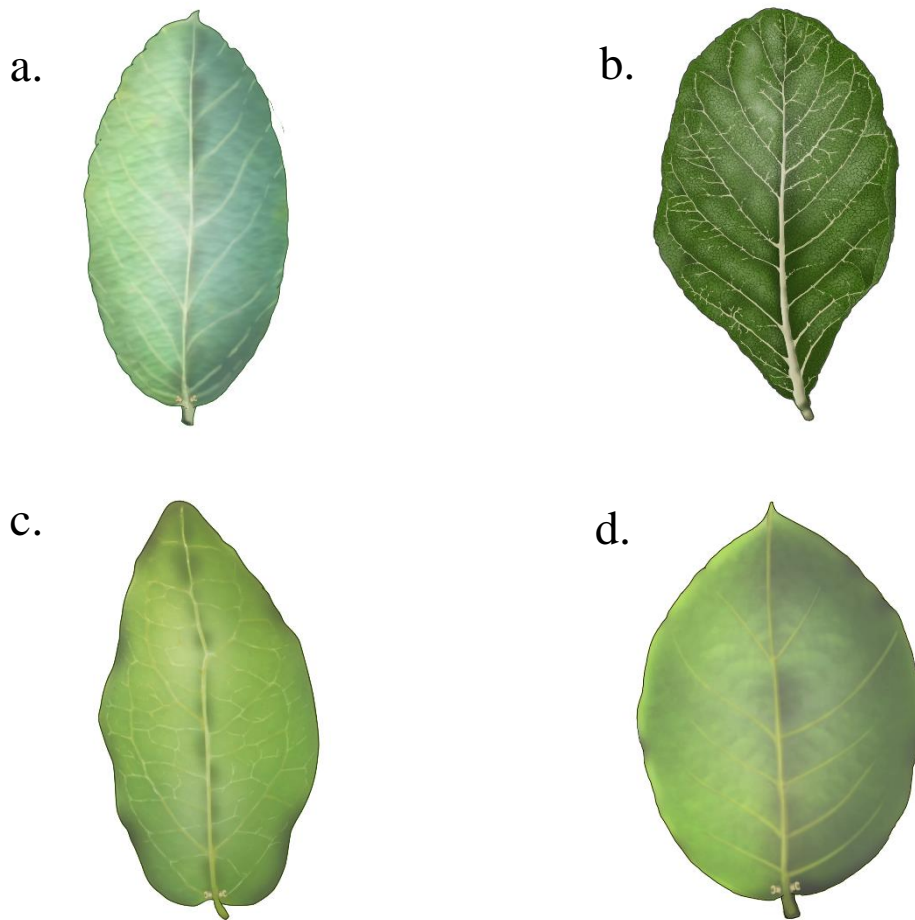


Figura 2. Ilustrações das folhas das espécies estudadas no cerrado *sensu stricto* da APA Serra de São José, Tiradentes, MG. **a.**, **c.** e **d.** Face abaxial das folhas de *Banisteriopsis campestris*, *Heteropterys umbellata* e *Peixotoa tomentosa*, respectivamente, mostrando o par de nectários extraflorais na base do limbo. **b.** Face adaxial de *Byrsonima verbascifolia*.

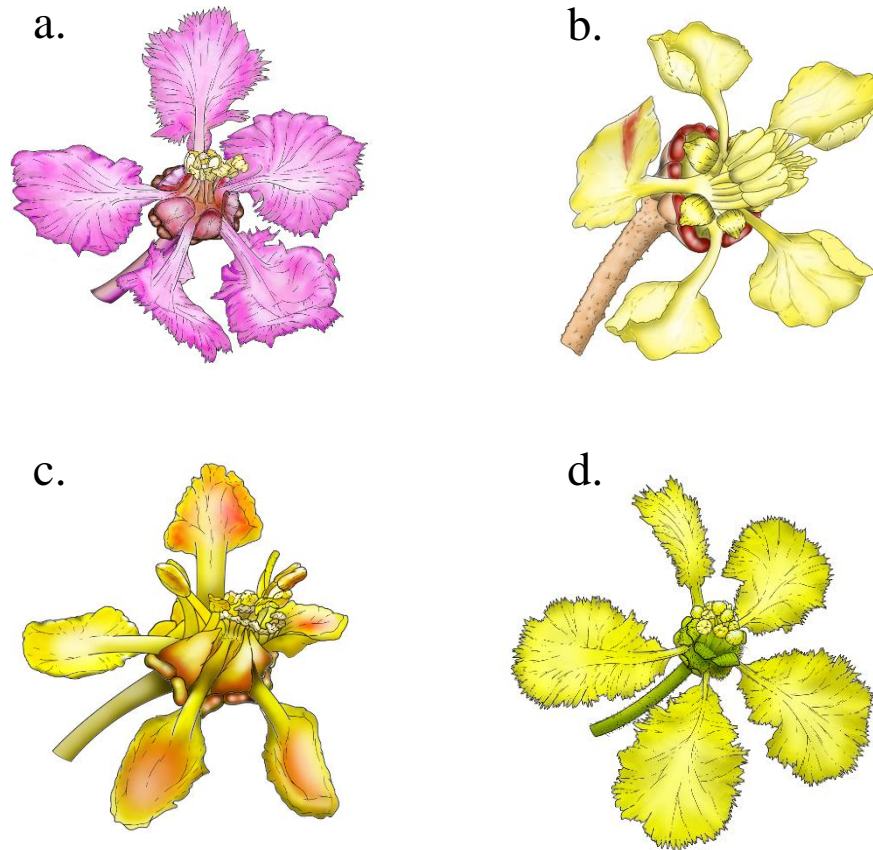


Figura 3. Ilustrações das flores das espécies estudadas no cerrado *sensu stricto* da APA Serra de São José, Tiradentes, MG. **a.** *Banisteriopsis campestris*. **b.** *Byrsonima verbascifolia*. **c.** *Heteropterys umbellata*. **d.** *Peixotoa tomentosa*.

Amostragem

Para a análise dos eventos fenológicos foram marcados 15 indivíduos de cada espécie, totalizando 60 plantas. Para cada espécie foram selecionados apenas indivíduos adultos e que estivessem a pelo menos 5,0 metros de distância uns dos outros para garantir a independência (Eisenlohr *et al.* 2015). Os espécimes avaliados estão situados em uma área de aproximadamente 3 ha, em 21° 06' 15'' S e 44° 12' 06'' W, composta pela fitofisionomia de cerrado *sensu stricto*, ocorrendo nas variantes típico e rupestre (sobre rochas). As plantas foram acompanhadas quinzenalmente, pelo período de um ano, entre fevereiro de 2017 e janeiro de 2018. Foram observadas as seguintes fenofases vegetativas:

brotamento, folhas maduras e caducifolia; e as fases reprodutivas: botões florais, floração e frutificação (adaptado de Torezan-Silingardi 2007).

Para avaliar quando uma determinada fenofase ocorreu de modo mais intenso na população foi utilizado o índice de intensidade de Fournier (1974), por meio de uma escala de cinco categorias de intensidade (0 a 4), em que 0 indica ausência da fenofase no indivíduo; 1: 1 a 25%; 2: 26 a 50%; 3: 51 a 75%; e 4: 76 a 100% da fenofase. A intensidade das fenofases foi calculada pela equação: [% Fournier = $(\sum \text{Fournier} / 4 N) \times 100$], onde $\sum \text{Fournier}$ = somatório das categorias para cada indivíduo e N = número de indivíduos presentes na amostra da população (Fournier 1974).

A sincronia dos indivíduos da amostra em determinado evento fenológico foi estimada utilizando-se o índice de atividade proposto por Bencke e Morellato (2002), em que eventos fenológicos assíncronos apresentam menos de 20% dos indivíduos na fenofase, pouco síncronos de 20% a 60% dos indivíduos na fenofase e de alta sincronia aqueles com mais de 60% dos indivíduos na fenofase.

Análise de Dados

Os valores obtidos pelo índice de intensidade para cada quinzena do acompanhamento fenológico foram utilizados para construção de histogramas circulares no software ORIANA (Kovach 2011). As 24 quinzenas do período de estudo foram convertidas em ângulos, para se obter o ângulo médio (μ) e sua conversão para data média do evento. O vetor r representa a medida da concentração dos indivíduos em torno do ângulo médio (Kovach 2011). Foi utilizado o teste de Rayleigh (Z) (Zar 1999) de uniformidade circular para determinar se os eventos fenológicos têm distribuição sazonal.

Foram coletados dados abióticos referentes ao período de estudo (fevereiro de 2017 a janeiro de 2018) no INMET (Instituto Nacional de Meteorologia), na base de

dados da estação automática de São João del-Rei, situada a 5 km da área de estudo (INMET, 2018). Os valores médios de temperatura, umidade relativa e fotoperíodo e os valores acumulados da precipitação das 24 quinzenas do estudo foram usados para construir uma regressão múltipla com os valores de intensidade das fenofases das espécies por meio de modelos lineares generalizados (GLMs), utilizando-se o processo stepwise, pelo software SYSTAT 12 (Wilkinson 1992). Em todas as análises estatísticas foi adotado o nível de significância de 5% de probabilidade (Zar 1999).

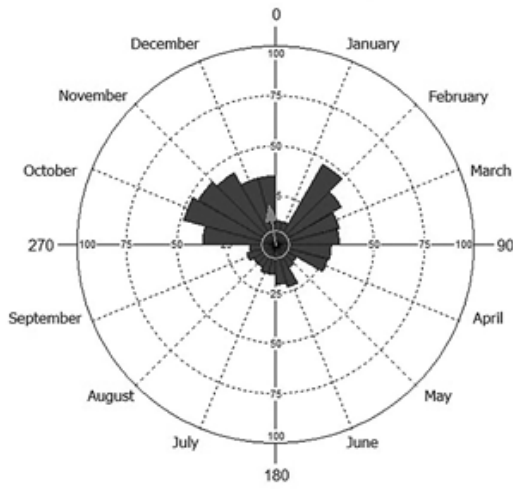
Resultados

Banisteriopsis campestris apresentou brotamento foliar e folhas maduras o ano inteiro. O brotamento foliar da espécie apresentou pico de intensidade na estação chuvosa (48% em outubro) e, na estação seca, houve uma grande diminuição de folhas jovens nos arbustos. As folhas maduras apresentaram pico de intensidade em maio (97%), porém reduziram bastante no final da estação seca, voltando a aumentar com o início das chuvas e o conseqüente desenvolvimento das folhas jovens. A cadufifolia ocorreu continuamente, sendo mais intensa no final da estação seca, com pico de intensidade de 75%. As fenofases reprodutivas ocorreram na estação chuvosa, de janeiro a abril. A produção de botões florais teve intensidade máxima de 60% e a floração de 48% na primeira quinzena de fevereiro. A maior produção de frutos (28%) ocorreu logo após o pico de intensidade das flores, na segunda quinzena de fevereiro (Fig. 4).

Banisteriopsis campestris

a.

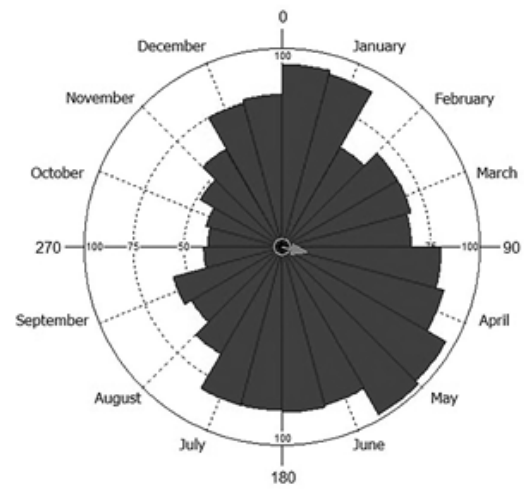
Leaf flushing



($Z = 25.157$, $p < 0.0001$)
Photoperiod ($p = 0.004$)

b.

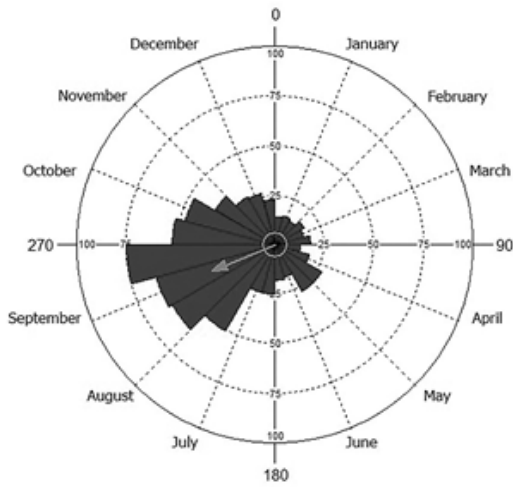
Mature leaves



($Z = 25.184$, $p < 0.0001$)
Photoperiod ($p = 0.005$)
Relative humidity ($p = 0.011$)

c.

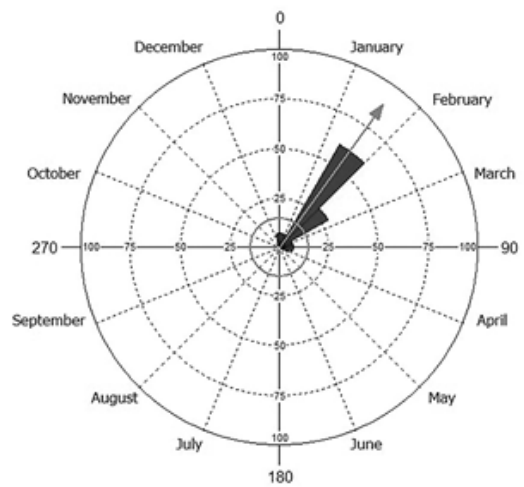
Leaf falling



($Z = 84.253$, $p < 0.0001$)
Photoperiod ($p = 0.001$)
Relative humidity ($p = 0.000$)
Temperature ($p = 0.002$)

d.

Flower buds



($Z = 108.484$, $p < 0.0001$)

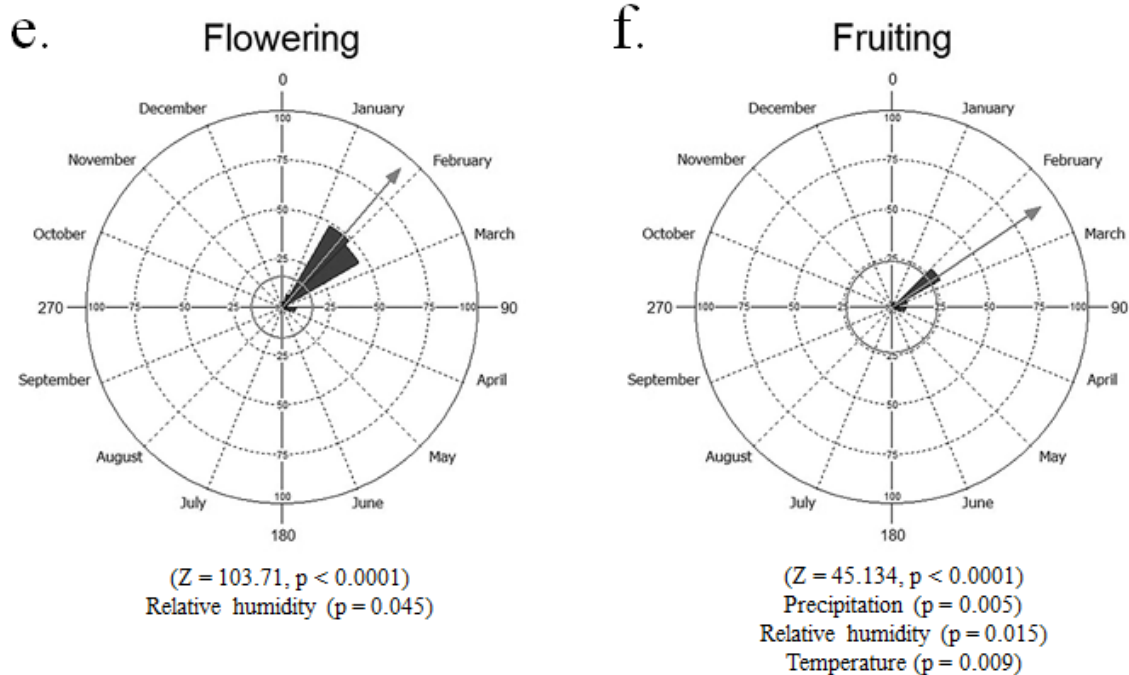
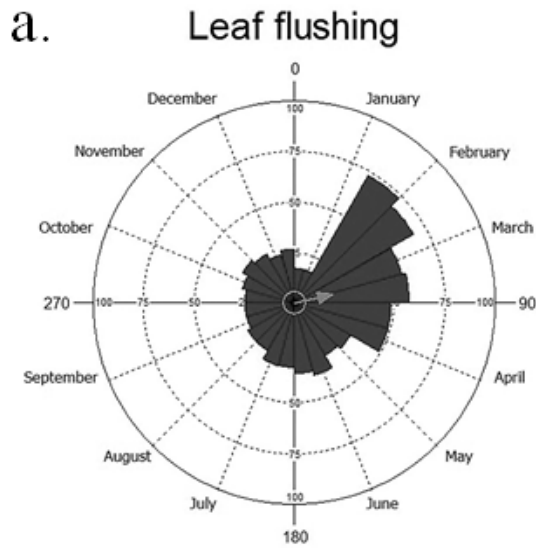


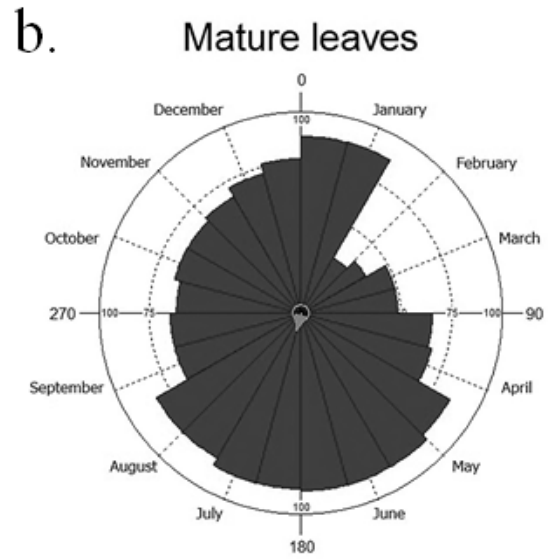
Figura 4. Histogramas circulares mostrando a intensidade de indivíduos de *B. campestris* em cada evento fenológico, entre fevereiro de 2017 e janeiro de 2018, no cerrado *sensu stricto* típico da APA São José, Tiradentes, MG. a - brotamento, b - folhas maduras, c - caducifolia, d - botões florais, e - floração, f - frutificação. As setas apontam para a data média esperada do evento e representam o comprimento do vetor médio (r), que indica o grau de sazonalidade. Abaixo de cada figura está o resultado do teste de Rayleigh (Z) para uniformidade circular, assim como as variáveis meteorológicas que interferiram na intensidade das fenofases.

Byrsonima verbascifolia apresentou uma maior produção de folhas novas e maduras na estação chuvosa, com 73% em fevereiro e 88% em janeiro, respectivamente. Consequentemente, a queda foliar foi muito baixa nessa estação, aumentando na estação seca, chegando a 60% de caducifolia. As fenofases reprodutivas ocorreram ao longo do ano com baixa intensidade. A espécie apresentou botões florais entre fevereiro e dezembro, com pico de intensidade de 33% em junho. A fenologia de floração, apresentou um padrão contínuo, com pico de intensidade na estação chuvosa de 38% na primeira quinzena de dezembro. Na segunda quinzena de dezembro houve o pico de intensidade de frutificação (35%) (Fig. 5).

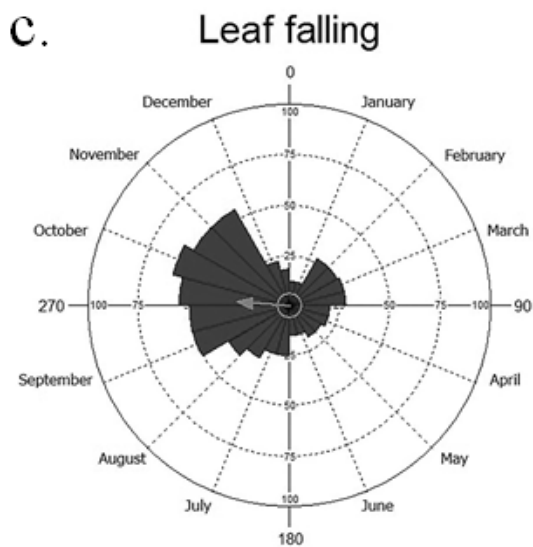
Byrsonima verbascifolia



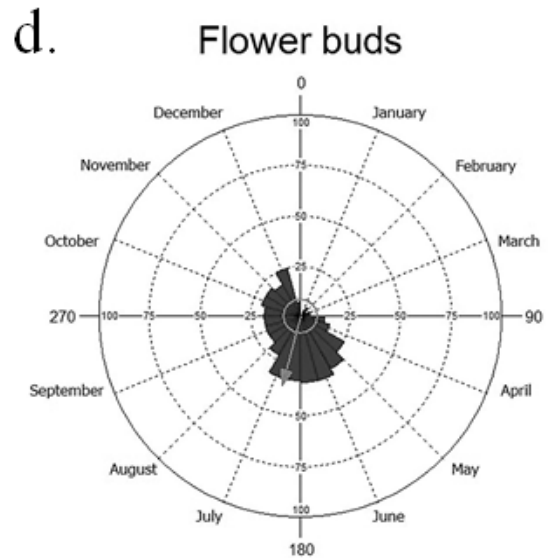
($Z = 31.622$, $p < 0.0001$)
Precipitation ($p = 0.031$)
Relative humidity ($p = 0.012$)



($Z = 12.105$, $p < 0.0001$)
Temperature ($p = 0.027$)



($Z = 49.016$, $p < 0.0001$)
Photoperiod ($p = 0.004$)
Relative humidity ($p = 0.002$)



($Z = 50.811$, $p < 0.0001$)

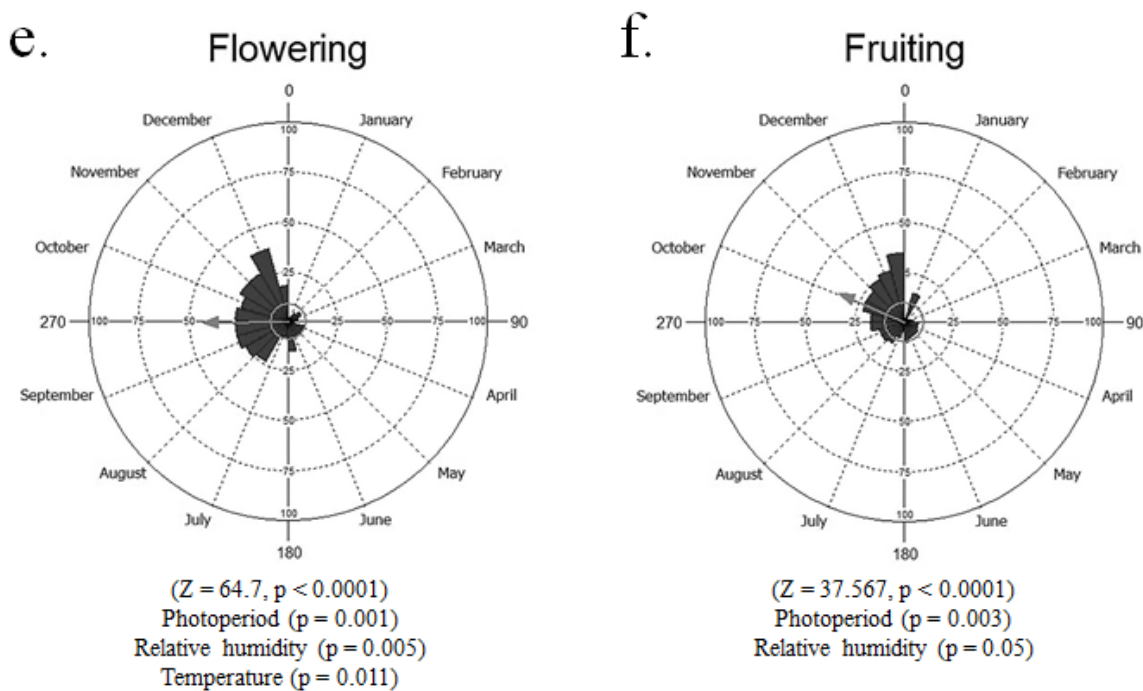
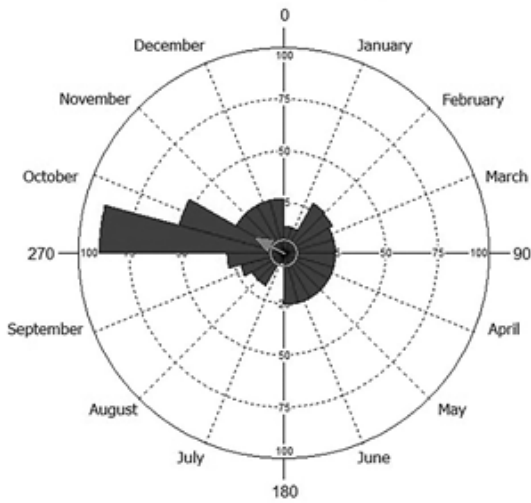


Figura 5. Histogramas circulares mostrando a intensidade de indivíduos de *B. verbascifolia* em cada evento fenológico, entre fevereiro de 2017 e janeiro de 2018, no cerrado *sensu stricto* típico da APA São José, Tiradentes, MG. a - brotamento, b - folhas maduras, c - caducifolia, d - botões florais, e - floração, f - frutificação. As setas apontam para a data média esperada do evento e representam o comprimento do vetor médio (r), que indica o grau de sazonalidade. Abaixo de cada figura está o resultado do teste de Rayleigh (Z) para uniformidade circular, assim como as variáveis meteorológicas que interferiram na intensidade das fenofases.

Em *Heteropterys umbellata*, o brotamento e as folhas maduras ocorreram nas duas estações, com pico de intensidade na estação chuvosa (90% em outubro e 98% em janeiro, respectivamente). A caducifolia ocorreu continuamente de janeiro a setembro, apresentando pico de intensidade de 100% em setembro. A fenofase botões florais apresentou um padrão subanual, com eventos isolados com intensidade mínima de 2% em maio, agosto e setembro, e regularidade durante grande parte da estação chuvosa, apresentando um pico de 75% em outubro. A floração e frutificação ocorreram somente na estação chuvosa, com picos de 97% em novembro e 95% em dezembro, respectivamente (Fig. 6).

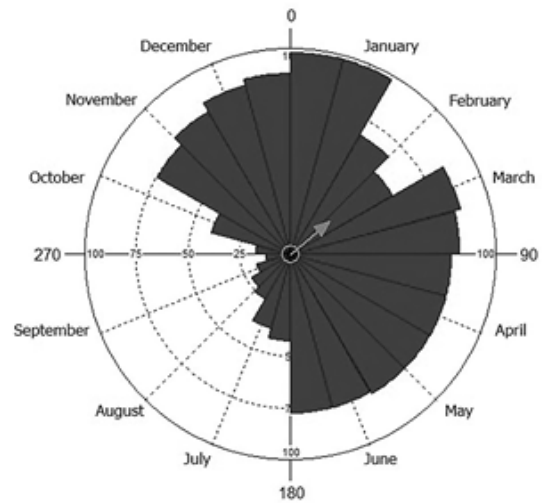
Heteropterys umbellata

a. Leaf flushing



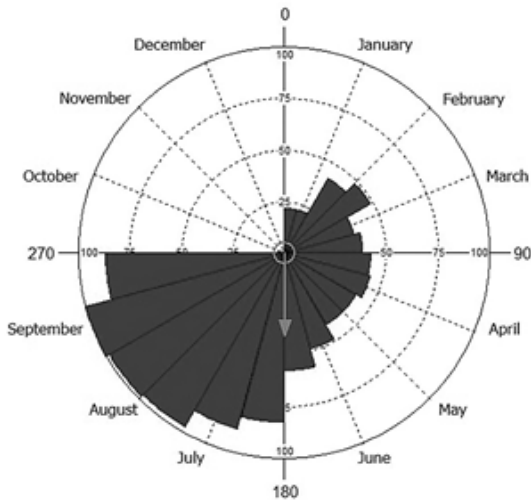
($Z = 14.318$, $p < 0.0001$)
Temperature ($p = 0.036$)

b. Mature leaves



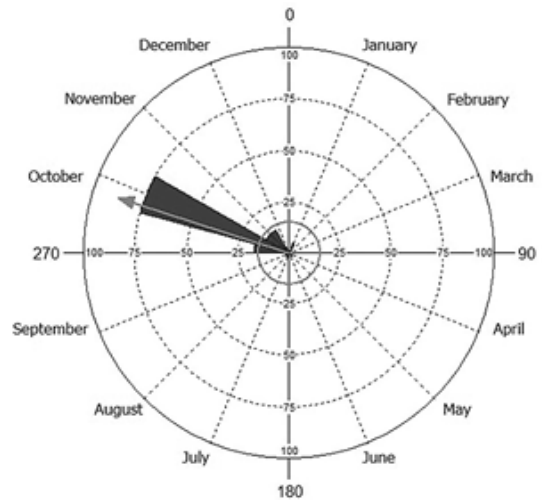
($Z = 89.782$, $p < 0.0001$)
Relative humidity ($p = 0.000$)
Temperature ($p = 0.003$)

c. Leaf falling



($Z = 161.273$, $p < 0.0001$)
Relative humidity ($p = 0.043$)
Temperature ($p = 0.000$)

d. Flower buds



($Z = 98.584$, $p < 0.0001$)

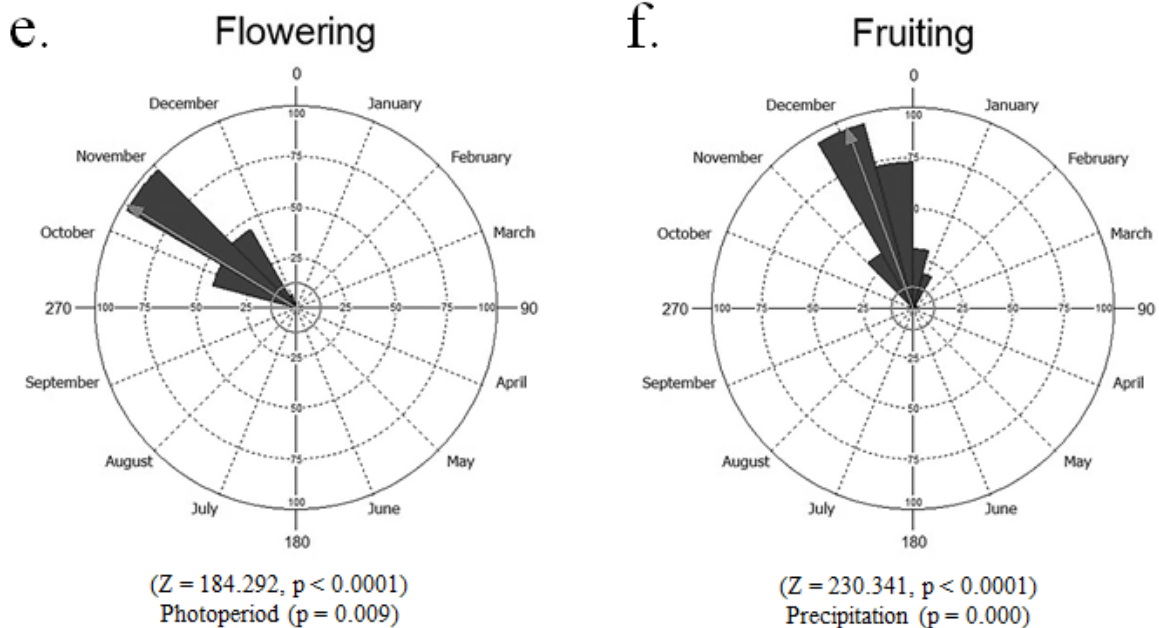
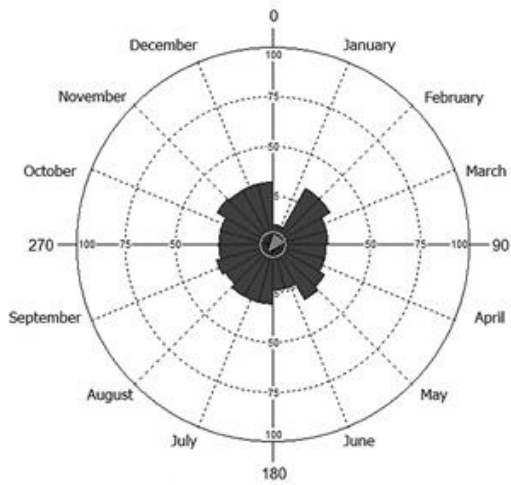


Figura 6. Histogramas circulares mostrando a intensidade de indivíduos de *H. umbellata* em cada evento fenológico, entre fevereiro de 2017 e janeiro de 2018, no cerrado *sensu stricto* rupestre da APA São José, Tiradentes, MG. a - brotamento, b - folhas maduras, c - caducifolia, d - botões florais, e - floração, f - frutificação. As setas apontam para a data média esperada do evento e representam o comprimento do vetor médio (r), que indica o grau de sazonalidade. Abaixo de cada figura está o resultado do teste de Rayleigh (Z) para uniformidade circular, assim como as variáveis meteorológicas que interferiram na intensidade das fenofases.

Peixotoa tomentosa produziu folhas novas e folhas maduras ao longo das duas estações, com pico de intensidade na estação chuvosa, de 33% em novembro para brotamento e, de 90% em janeiro, respectivamente. Com a chegada da estação seca, as folhas começaram a senescer e cair, diminuindo drasticamente, período em que a caducifolia chegou a 98% em setembro, final da estação seca. As fenofases reprodutivas ocorreram ao longo do ano, porém com pouca intensidade. Os botões florais tiveram pico de intensidade de 37% em fevereiro, a floração 45% em novembro e a frutificação, 37% em dezembro (Fig. 8).

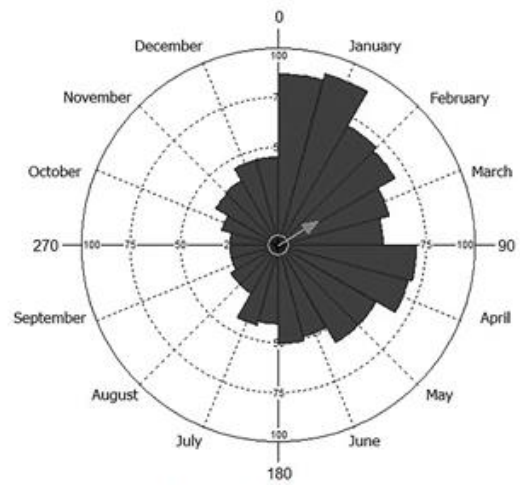
Peixotoa tomentosa

a. Leaf flushing



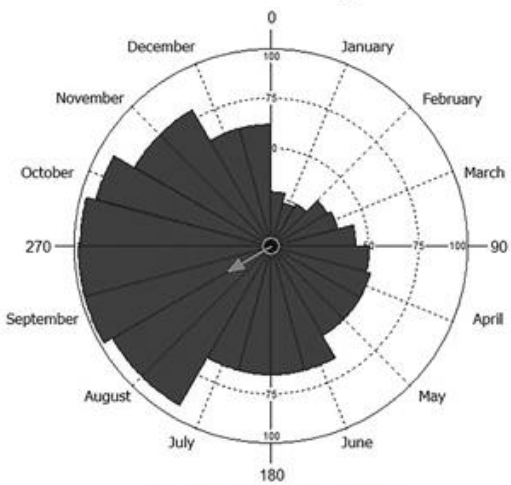
($Z = 0.647$, $p = 0.524$)

b. Mature leaves



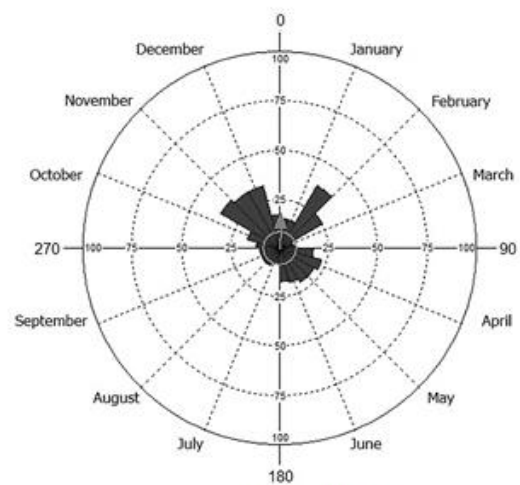
($Z = 62.498$, $p < 0.0001$)
 Photoperiod ($p = 0.033$)
 Relative humidity ($p = 0.001$)
 Temperature ($p = 0.003$)

c. Leaf falling



($Z = 91.856$, $p < 0.0001$)
 Photoperiod ($p = 0.014$)
 Relative humidity ($p = 0.000$)
 Temperature ($p = 0.002$)

d. Flower buds



($Z = 12.963$, $p < 0.0001$)
 Precipitation ($p = 0.004$)

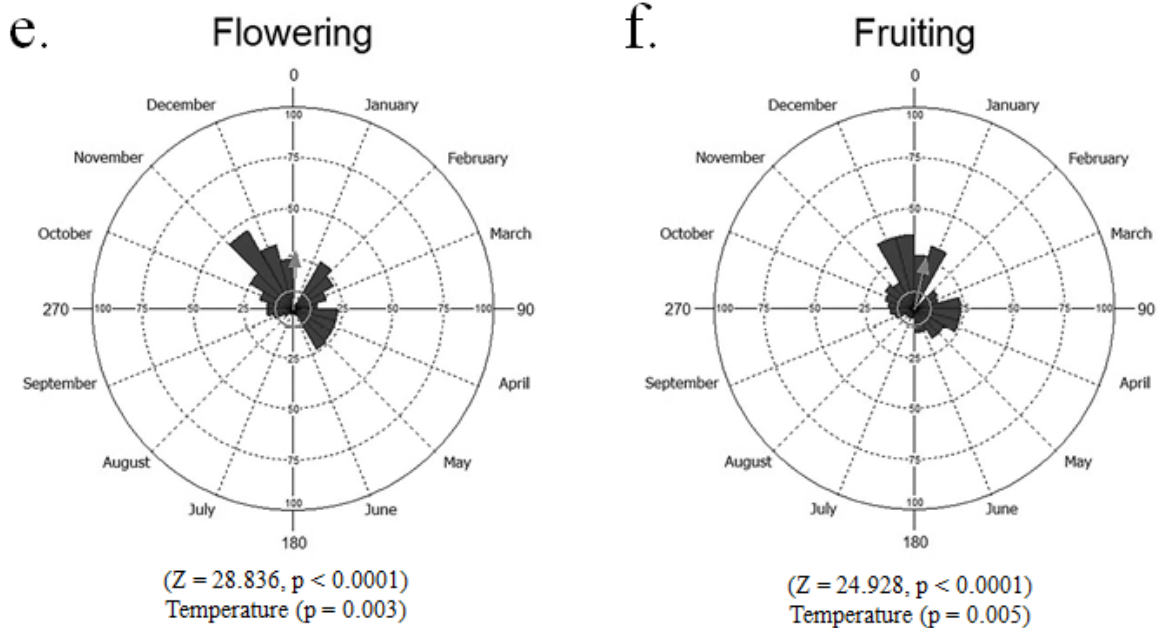


Figura 7. Histogramas circulares mostrando a intensidade de indivíduos de *P. tomentosa* em cada evento fenológico, entre fevereiro de 2017 e janeiro de 2018, no cerrado *sensu stricto* típico da APA São José, Tiradentes, MG. a - brotamento, b - folhas maduras, c - caducifolia, d - botões florais, e - floração, f - frutificação. As setas apontam para a data média esperada do evento e representam o comprimento do vetor médio (r), que indica o grau de sazonalidade. Abaixo de cada figura está o resultado do teste de Rayleigh (Z) para uniformidade circular, assim como as variáveis meteorológicas que interferiram na intensidade das fenofases.

Quanto ao índice de atividade, os eventos fenológicos variaram ao longo do ano de acordo com a sincronia dos indivíduos. Os indivíduos de *Banisteriopsis campestris* alternaram de pouco síncronos para altamente síncronos para brotamento, apresentando um pico de atividade de 93,3% em janeiro e de setembro a novembro. Para folhas maduras, foram altamente síncronos em todo o ano, com pico de atividade de 100% de janeiro a junho e de setembro a novembro. A caducifolia variou de pouco síncrona para altamente síncrona entre os indivíduos, com pico de atividade de 100% entre julho e setembro. Para botões florais e floração, os indivíduos apresentaram períodos de assincronia, pouca sincronia e alta sincronia, com pico de atividade de 73,3% e 80% em janeiro, respectivamente. Com relação à frutificação, variaram de assíncronos para pouco síncronos, com pico de atividade de 40% em janeiro (Fig. 8).

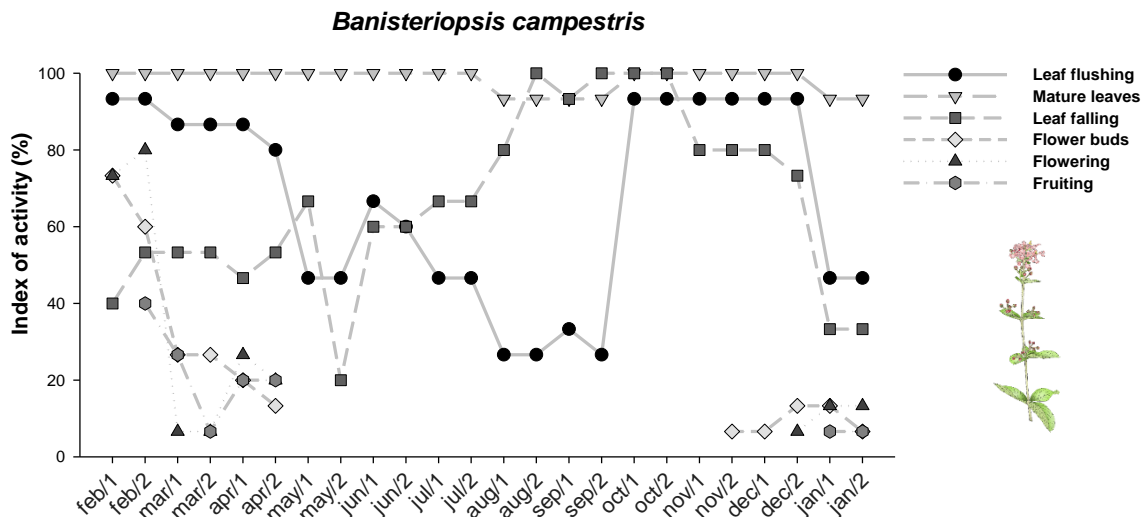


Figura 8. Porcentagem de indivíduos (atividade) nos eventos fenológicos de *Banisteriopsis campestris* do período de fevereiro de 2017 a janeiro de 2018 no cerrado *sensu stricto* típico da APA São José, Tiradentes, MG. Leaf flushing - brotamento, mature leaves - folhas maduras, leaf falling - caducifolia, flower buds - botões florais, flowering - floração, frutiting - frutificação.

Os indivíduos de *Byrsonima verbascifolia* apresentaram alta sincronia ao longo do ano para a fenofase de brotamento, com exceção do mês de dezembro, onde foram pouco síncronos. Tiveram pico de atividade de 100% de janeiro a abril. Apresentaram alta sincronia para folhas maduras ao longo de todo o período, com pico de atividade de 100% de abril a dezembro. Para queda foliar, variaram períodos de pouca sincronia com alta sincronia, com atividade máxima entre agosto e outubro. Com relação às fenofases reprodutivas, foram assíncronos e pouco síncronos ao longo do ano, com pico de atividade de 53,3% em novembro para botões florais e 60% em novembro para produção de flores e frutos (Fig. 9).

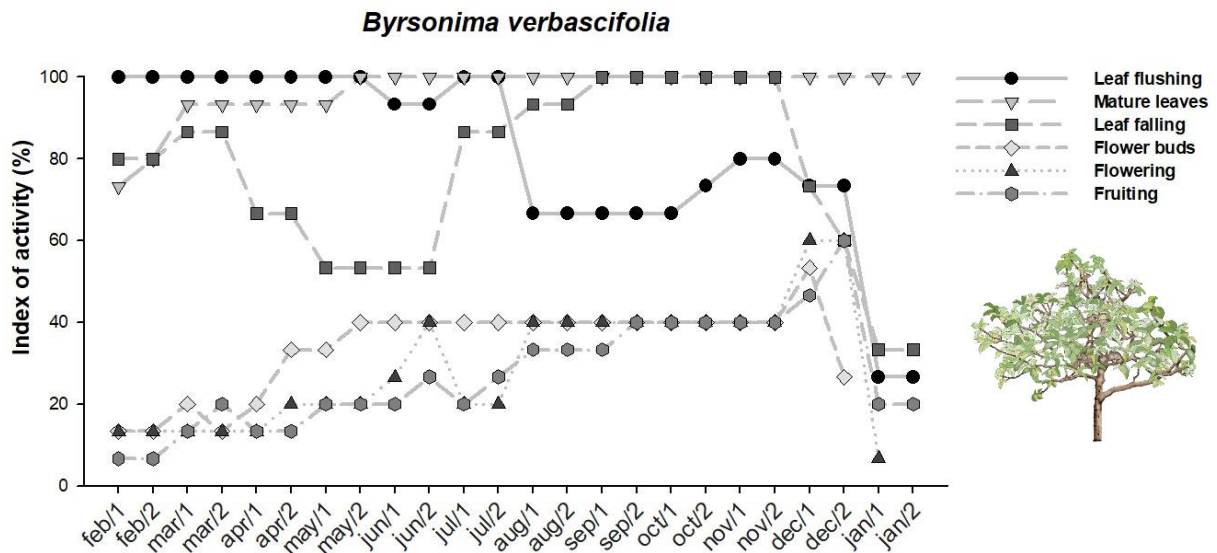


Figura 9. Porcentagem de indivíduos (atividade) nos eventos fenológicos de *Byrsonima verbascifolia* do período de fevereiro de 2017 a janeiro de 2018 no cerrado *sensu stricto* típico da APA São José, Tiradentes, MG. Leaf flushing - brotamento, mature leaves - folhas maduras, leaf falling - caducifolia, flower buds - botões florais, flowering - floração, fruiting - frutificação.

Heteropterys umbellata apresentou pouca e alta sincronia para brotamento foliar e para presença de folhas maduras, com pico de atividade de 100%, de fevereiro a maio e de agosto a novembro para brotamento e de janeiro a junho e de setembro a dezembro para folhas maduras. A caducifolia foi altamente síncrona entre os indivíduos, com atividade máxima entre janeiro e agosto, com exceção da primeira quinzena de setembro, em que apresentou assincronia. As fenofases reprodutivas ocorreram em poucas quinzenas do ano, com percentuais de sincronia variando bastante, com pico de atividade de 100% em setembro para botões florais, setembro e outubro para flores e outubro e novembro para frutos (Fig. 10).

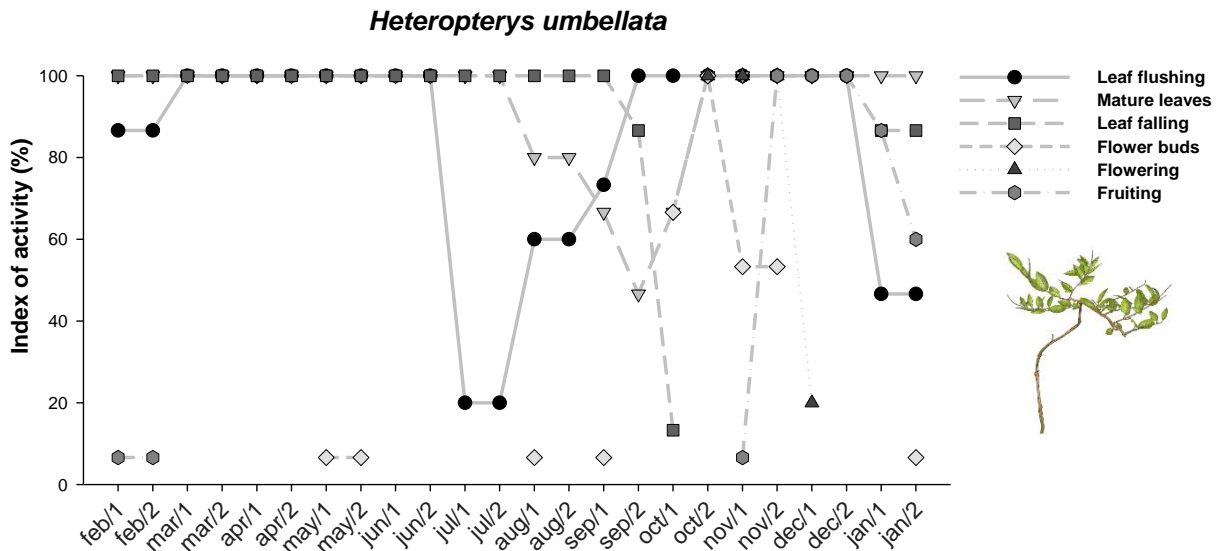


Figura 10. Porcentagem de indivíduos (atividade) nos eventos fenológicos de *Heteropterys umbellata* do período de fevereiro de 2017 a janeiro de 2018 no cerrado *sensu stricto* rupestre da APA São José, Tiradentes, MG. Leaf flushing - brotamento, mature leaves - folhas maduras, leaf falling - caducifolia, flower buds - botões florais, flowering - floração, frutiting - frutificação.

Os indivíduos de *Peixotoa tomentosa* foram altamente síncronos ao longo do ano para a fenofase de brotamento, com exceção do mês de dezembro, onde foram pouco síncronos. O pico de atividade foi de 100% de janeiro a março e de julho a novembro. Para folhas maduras, apresentaram alta sincronia, com atividade máxima de janeiro a junho e de setembro a dezembro. A caducifolia variou de pouco síncrona para altamente síncrona ao longo do ano. Os indivíduos tiveram pico de atividade de 100% nas primeiras quinzenas de fevereiro a julho, e entre os meses de agosto e novembro, variando de pouco síncrona a altamente síncrona ao longo do ano. As fenofases reprodutivas foram assíncronas, pouco síncronas e altamente síncronas ao longo do ano, com pico de atividade de 93,3% entre outubro e novembro para botões florais, 100% na segunda quinzena de outubro para floração e na primeira quinzena de novembro para frutificação (Fig. 11).

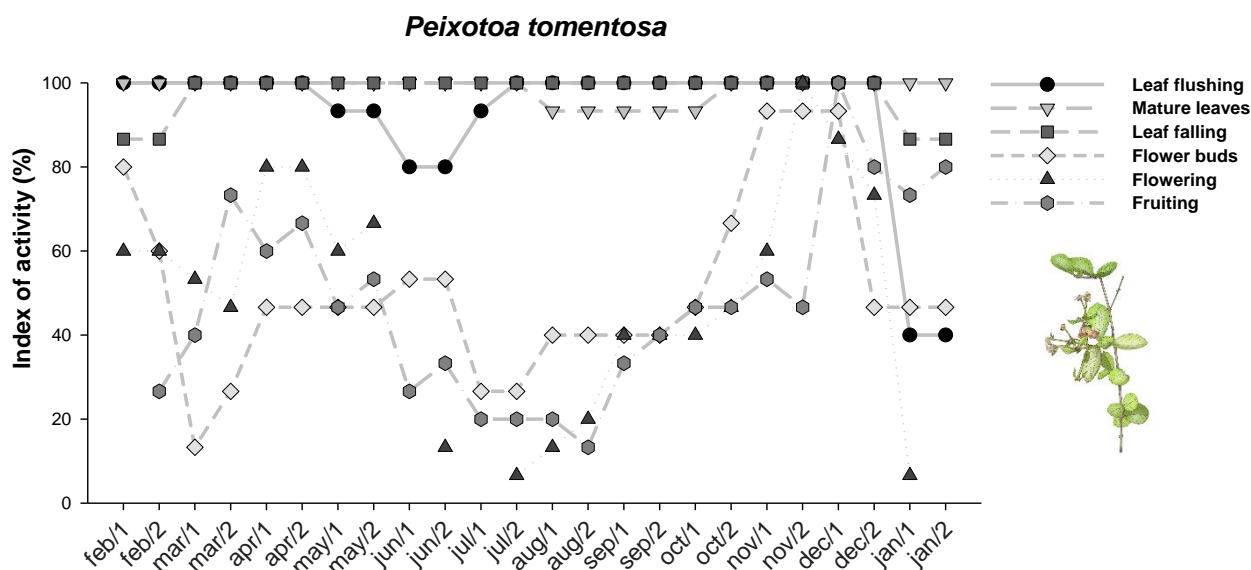


Figura 11. Porcentagem de indivíduos (atividade) nos eventos fenológicos de *Peixotoa tomentosa* do período de fevereiro de 2017 a janeiro de 2018 no cerrado *sensu stricto* típico da APA São José, Tiradentes, MG. Leaf flushing - brotamento, mature leaves - folhas maduras, leaf falling - caducifolia, flower buds - botões florais, flowering - floração, frutiting - frutificação.

As fenofases das espécies apresentaram padrão de distribuição sazonal ($P < 0.001$), excetuando-se o brotamento de *P. tomentosa*, que teve uniformidade de distribuição ($Z = 0.647$, $P = 0.524$) (Figuras 4 a 7).

A umidade relativa do ar foi a variável que explicou mais frequentemente as fenofases das espécies estudadas (12 fenofases no total), seguida da temperatura (11 fenofases), do fotoperíodo (9 fenofases) e da precipitação (4 fenofases). *Banisteriopsis campestris* e *Byrsonima verbascifolia* sofreram uma maior influência da umidade relativa, que explicou 4 de suas fenofases. Já *Heteropterys umbellata* e *Peixotoa tomentosa* sofreram uma maior influência da temperatura, que explicou 3 e 4 das suas fenofases, respectivamente. O coeficiente de determinação que explica a relação das variáveis explicativas com as fenofases das espécies variou de 17,1% na relação entre a umidade relativa e a produção de flores ($R^2 = 0.171$) até 76,7% na relação do fotoperíodo, da temperatura e da umidade relativa com a caducifolia ($R^2 = 0.767$) de *B. campestris*.

Em *Banisteriopsis campestris*, o fotoperíodo influenciou positivamente a produção de folhas novas, explicando 32,6% da variação ($R^2 = 0.326$, $P = 0.004$). A fenofase folhas maduras foi relacionada negativamente com o fotoperíodo ($P = 0.005$) e positivamente com a umidade relativa ($R^2 = 0.392$, $P = 0.011$). A caducifolia foi relacionada positivamente com o fotoperíodo ($P = 0.001$) e negativamente com a temperatura ($P = 0.002$) e a umidade relativa ($P < 0.0001$), que explicaram 76,7% da variação. A fenofase de botões florais não teve relação significativa com nenhuma variável meteorológica (todas $P > 0.05$). A umidade relativa explicou 17,1% da produção das flores, em uma relação positiva ($R^2 = 0.171$, $P = 0.045$). A frutificação foi explicada negativamente pela precipitação ($P = 0.005$) e positivamente pela temperatura ($P = 0.009$) e umidade relativa ($P = 0.015$), que explicaram 40,3% da produção de frutos (Fig. 4).

Para *Byrsonima verbascifolia*, a produção de folhas novas foi explicada negativamente pela precipitação ($P = 0.031$), e positivamente pela umidade ($P = 0.012$), que explicaram 32,3% da variação na fenofase. A temperatura apresentou relação negativa com as folhas maduras, explicando 20,4% da variação ($P = 0.027$). A caducifolia foi predita positivamente pelo fotoperíodo ($P = 0.004$) e negativamente pela umidade relativa ($P = 0.002$), que explicaram 46,8% da variação na fenofase. Nenhuma das variáveis meteorológicas estudadas explicaram a produção de botões florais ($P > 0.05$). A floração foi predita positivamente pelo fotoperíodo ($P = 0.001$) e negativamente pela temperatura ($P = 0.011$) e pela umidade relativa ($P = 0,005$), que explicaram 47% da variação. O fotoperíodo e a umidade relativa explicaram 40,9% da produção de frutos, em uma relação positiva ($P = 0.003$) e negativa ($P = 0.05$) com a fenofase, respectivamente (Fig. 5).

A temperatura explicou 23,8% da produção de folhas em *Heteropterys umbellata* ($R^2 = 0.238$, $P = 0.036$), tendo uma relação positiva com a fenofase. A temperatura ($P =$

0.003) e a umidade relativa ($P < 0.0001$) influenciaram positivamente a fenofase de folhas maduras, explicando 62,5% da variação. Essas mesmas variáveis explicativas explicaram 60% da queda foliar, ambas com relação negativa com a fenofase ($P < 0.0001$ e $P = 0.043$, respectivamente). As variáveis meteorológicas testadas não explicaram a produção de botões florais ($P > 0.05$). O fotoperíodo apresentou relação positiva com a floração, explicando 28,2% da produção de flores ($R^2 = 0.282$, $P = 0.009$). Por fim, a produção de frutos foi predita pela precipitação em 44,1%, em uma relação positiva ($R^2 = 0.441$, $P < 0.0001$) (Fig. 6).

Peixotoa tomentosa não teve relação significativa com as variáveis meteorológicas para sua fenofase de brotamento ($P > 0.05$). A fenofase de folhas maduras foi predita negativamente pelo fotoperíodo ($P = 0.033$) e positivamente pela temperatura ($P = 0.003$) e umidade relativa ($P = 0.001$), que explicaram 53,8% da produção ($R^2 = 0.538$). A caducifolia foi predita positivamente pelo fotoperíodo ($P = 0.014$) e negativamente pela temperatura ($P = 0.002$) e umidade relativa ($P < 0.0001$), que explicaram 62,4% da queda foliar. A precipitação apresentou relação positiva com a produção de botões florais, explicando 31,5% da sua variação ($P = 0.004$). A temperatura apresentou relação positiva com a produção de flores e de frutos, explicando 33,5% ($P = 0.003$) e 31,1% ($P = 0.005$) dessas fenofases, respectivamente (Fig. 7).

Discussão

A mais notável característica fenológica observada nas espécies estudadas foi a forte relação das fenofases com a sazonalidade, revelada através dos valores significativos para o teste de Rayleigh, evidenciando a influência das estações nos ciclos vegetativos e reprodutivos das espécies. A distribuição uniforme do brotamento de *P. tomentosa* pode ser explicada por fatores como a profundidade e extensão do sistema radicular desta

espécie, que consegue absorver a água do solo o suficiente, de maneira que déficits hídricos moderados não interfiram na produção de folhas na estação seca (O'Brien *et al.* 2008).

O desajuste temporal observado entre os picos de atividade e de intensidade das espécies foi gerado porque o pico de atividade ocorreu no momento em que o número máximo de indivíduos apresentou a fenofase, já o pico de intensidade ocorreu no período em que os níveis de intensidade foram mais elevados, não necessariamente se manifestando em todos os indivíduos (Bencke & Morellato 2002). Como o pico de intensidade mostra a abundância do recurso, ele pode estar mais relacionado com a atividade de polinizadores e dispersores. Já a diferença de sincronia entre os indivíduos das espécies estudadas encontrada ao longo do período de estudo pode ser explicada por características endógenas e ambientais que atuam na fisiologia das plantas, o que pode gerar limitações e particularidades no ciclo dos indivíduos (Bencke & Morellato 2002).

O índice de intensidade revelou que a produção de folhas ocorreu ao longo das duas estações para todas as espécies estudadas. O brotamento foliar das espécies apresentou pico de intensidade na estação chuvosa e, na estação seca, houve uma grande diminuição de folhas jovens. Segundo Borchert (1999), esse padrão é comumente observado em ambientes sazonais. Além disso, a diminuição na produção de folhas nas espécies coincidiu com a maturação dos frutos, sugerindo uma realocação de recursos desviadas do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo (Munhoz & Felfili 2005; Lacerda *et al.* 2018).

A caducifolia foi mais intensa para todas as espécies no final da estação seca, com poucas folhas caindo no resto do ano, o que está de acordo com o esperado para um ambiente com restrições hídricas sazonais (Kikusawa 1991; Munhoz & Felfili 2005), além de ilustrar o mecanismo de escape ao estresse hídrico (O'Brien *et al.* 2008). Quanto

à deciduidade das plantas, *H. umbellata* e *P. tomentosa* apresentaram comportamento brevidécido na área estudada, perdendo todas as suas folhas em um período inferior que 21 dias (Lenza & Klink 2006; Araújo & Haridasan 2007; Pirani *et al.* 2009).

As fenofase de botões florais e flores ocorreram ao longo de todo o ano para *P. tomentosa* e *B. verbascifolia*, apresentando um padrão contínuo (Newstron *et al.* 1994), com picos de intensidade na estação chuvosa. *B. campestris* apresentou botões florais e flores ao longo de toda a estação chuvosa, evidenciando um padrão anual de floração (Newstron *et al.* 1994). *H. umbellata* apresentou uma produção mínima de botões florais na estação seca, não chegando a gerar flores e frutos, mas isso evidencia um possível padrão sub-anual para as fenofases reprodutivas.

Segundo Gentry (1974), *B. campestris* e *H. umbellata* apresentaram padrão de floração do tipo “cornucópia”, com muitas flores produzidas, atraindo polinizadores constantemente, que poderão assim utilizar esses recursos por todo o período de oferta (Barros 2001; Cesário & Gaglianone 2008). Já *B. verbascifolia* e *P. tomentosa* apresentaram floração do tipo “multiple bang” (Gentry 1974), característico de espécies com flores conspícuas de ambientes tropicais, com pequenos períodos de flores abertas ao longo de um intervalo de tempo maior, favorecendo os polinizadores oportunistas e proporcionando uma maior taxa de polinização cruzada. Torezan-Silingardi (2007), descreveu esses padrões para *B. campestris* e *P. tomentosa*, em um cerrado *sensu stricto* no município de Uberlândia, Minas Gerais.

Apesar de *B. verbascifolia* e *P. tomentosa* apresentarem floração contínua, os meses em que produziram uma maior quantidade de flores não se sobrepuseram, tampouco com as outras duas espécies estudadas - que apresentaram floração anual - evidenciando um padrão de floração sequencial na área estudada (Gentry 1974; Vilela *et al.* 2014). A floração sequencial de espécies simpátricas gera as condições necessárias

para a manutenção dos polinizadores e maximiza a transferência de pólen intra-específica (Newstrom & Frankie 1994; Vilela *et al.* 2014), tendo sido descrita para a família Malpighiaceae em estudos anteriores (veja Sigrist & Sazima 2004; Costa *et al.* 2006; Torezan-Silingardi 2007; Vilela *et al.* 2014). O florescimento em sequência pode ser desencadeado por fatores climáticos, como temperatura, fotoperíodo e precipitação (Gentry 1974; Rathcke & Lacey 1985; Vilela *et al.* 2014), e, segundo Gentry (1974), pode ser resultado da pressão seletiva exercida pela competição por polinizadores em espécies simpátricas de uma mesma família.

Apesar de anemocóricas, *B. campestris* e *H. umbellata* não frutificaram na estação seca, e *P. tomentosa*, que produziu frutos ao longo do ano, não teve pico de intensidade nessa época. Os picos de frutificação dessas espécies devem estar ligados à sincronização da germinação com o início da estação chuvosa, o que aumentaria as chances de sobrevivência das plântulas (Frankie *et al.* 1974). A frutificação de *B. verbascifolia*, com poucos frutos oferecidos ao longo do ano, pode ser resultado de uma estratégia evolutiva para aumentar sua dispersão. A produção subanual poderia compensar o baixo investimento na produção de frutos, atraindo frugívoros generalistas, que consumiriam seus frutos em períodos que outras espécies não estão frutificando (Galetti & Pedroni 1994; Develey & Peres 2000; Kuhlmann & Ribeiro 2016).

Os altos coeficientes de determinação entre as variáveis climáticas e as fenofases demonstram que as variáveis meteorológicas têm uma influência considerável no desencadeamento das fenofases, corroborando a hipótese de que nas savanas tropicais, o desenvolvimento das plantas está ligado à sazonalidade climática (Williams *et al.* 1997; Borchert 1999; Lacerda *et al.* 2018). No Cerrado, a estação chuvosa é o período de maior fotoperíodo, precipitação, temperatura e umidade relativa. Nessa época, a maioria das plantas apresentam maior crescimento, estando livres de condições estressantes nesse

ambiente, como stress hídrico e baixas temperaturas (Borchert 1999; O'Brien *et al.* 2008; Lacerda *et al.* 2018). Consequentemente, a maioria das fenofases se relacionaram positivamente com estas variáveis meteorológicas nessa época do ano. Entretanto, a caducifolia das espécies, em geral, apresentou relação negativa com as variáveis meteorológicas. Temperaturas mais baixas foram associadas com a queda foliar de *B. campestris*, *H. umbellata* e *P. tomentosa* e a diminuição da umidade relativa na estação seca influenciou a caducifolia de todas as espécies, corroborando com o padrão previsto para este ambiente sazonal (Borchert 1999; Lacerda *et al.* 2018).

Os ciclos fenológicos das espécies estudadas corroboram a hipótese de influência da sazonalidade na ocorrência e intensidade das fenofases. As espécies produziram folhas novas ao longo das duas estações, com redução intensa de folhas na estação seca e suas floradas não se sobrepuseram, apresentando um padrão de floração sequencial. As fenofases das Malpighiaceae estudadas apresentaram ritmos sazonais e as variáveis climáticas demonstraram importância na fenologia dessas espécies, interferindo no desencadeamento vegetativo e reprodutivo.

Este estudo fornece dados relevantes para uma melhor compreensão da fenologia dessas espécies simpátricas de Malpighiaceae e de plantas do Cerrado, sendo de grande importância para o entendimento dos ciclos vegetativos e reprodutivos dessas plantas, da organização espaço-temporal de seus recursos e mostra a importância das variáveis climáticas na fenologia das espécies.

Referências Bibliográficas (nas normas da revista *Acta Botanica Brasilica*)

- Alves RJV, Kolbek J. 2009. Summit vascular flora of Serra de São José, Minas Gerais, Brazil. Check list 5: 35-073.
- Araújo JF, Haridasan M. 2007. Relação entre deciduidade e concentração foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 533-542.
- Barros MG. 2001. Pollination ecology of *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. & Hook. and *T. ochracea* (Cham.) Standl. (Bignoniaceae) in Central Brazil cerrado vegetation. *Brazilian Journal of Botany* 24: 255-261.
- Bedê LC, Machado ABM, Piper W, Souza MM. 2015. Odonata of the Serra de São José - Brazil's first Wildlife Reserve aimed at the conservation of dragonflies. *Notulae odonatologicae* 8: 117-155.
- Bencke CSC, Morellato LP. 2002. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 269-275.
- Borchert R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437-1449.
- Borchert R. 1999. Climatic periodicity, phenology and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal* 20: 239-247.
- Cesário LF, Gaglianone MC. 2008. Biologia floral e fenologia reprodutiva de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) em Restinga do Norte Fluminense. *Acta Botanica Brasilica* 22: 828-833.
- Costa CBN, Costa JAS, Ramaho M. 2006. Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 103-114.
- Del-Claro K. 1998. A importância do comportamento de formigas em interações: formigas e tripes em *Peixotoa tomentosa* (Malpighiaceae) no cerrado. *Revista de Etologia* 1: 3-10.
- Develey PF, Peres CA. 2000. Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a coastal Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16: 33-53.
- Eisenlohr PV, Felfili JM, Melo MMRF, Andrade LA, Meira-Neto JAA. 2015. *Fitossociologia no Brasil - Volume 2: Métodos e estudos de casos*. 1st. ed. Viçosa, Editora UFV.
- Fournier LA. 1974. Un metodo cuantitativo para la medición de características fenológicas em arboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Frankie GW, Baker H, Opler PA. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- Furley PA. 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography* 8: 223-241.

- Galetti M, Pedroni F. 1994. Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10: 27-39.
- Gentry AH. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 6468.
- IEF - Instituto Estadual de Florestas. 2012. Áreas de Proteção Ambiental, Minas Gerais. <http://www.ief.mg.gov.br/images/stories/quadrosUCs/2012/apa-estadual.pdf>. 05 Apr. 2018.
- INMET - Instituto Nacional de Meteorologia. 2018. Banco de dados meteorológicos para ensino e Pesquisa, BDMEP. <http://www.inmet.gov.br/portal>. 04 Apr. 2018.
- Janzen DH. 1980. *Ecologia vegetal nos trópicos*. 1st. ed. São Paulo, EPU/EDUSP.
- Kikuzawa K. 1991. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *The American Naturalist* 138: 1250-1263.
- Kovach WL. 2011. *Oriana—circular statistics for windows*. Ver. 4. Pentraeth, Kovach Computing Services.
- Kuhlmann M, Ribeiro JF. 2016. Fruits and frugivores of the Brazilian Cerrado: ecological and phylogenetic considerations. *Acta Botanica Brasilica* 30: 495-507.
- Lacerda DMA, Rossatto DR, Ribeiro-Novaes EKMD, Almeida Jr EBD. 2018. Reproductive phenology differs between evergreen and deciduous species in a Northeast Brazilian savanna. *Acta Botanica Brasilica* (in press). doi: 10.1590/0102-33062017abb0343.
- Lenza E, Klink CA. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 627-638.
- Levin SA, Muller-Landau HC, Nathan R, Chave J. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 575-604.
- Mamede MCH. 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Malpighiaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 9: 157-198.
- Mamede MCH, Sebastiani R, Almeida RF, Francener A, Amorim AMA. 2015. Malpighiaceae: lista de Espécies da Flora do Brasil. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br>. 20 Abr. 2018.
- Munhoz CBR, Felfili JM. 2005. Fenologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma comunidade de campo sujo, Fazenda Água Limpa, Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19: 979-988.
- Newstrom LE, Frankie GW, Baker HG. 1994. A new classification for plant phenology based on flower patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* 26:141-159.
- O'Brien JJ, Oberbauer SF, Clark DB, Clark DA. 2008. Phenology and stem diameter increment seasonality in a Costa Rican wet tropical forest. *Biotropica* 40: 151-159.
- Oliveira-Filho ATD, Machado JDM. 1993. Composição florística de uma floresta semidecídua montana, na Serra de São José, Tiradentes, Minas Gerais. *Acta Botanica Brasilica* 7: 71-88.

- Opler PA, Frankie GW, Baker HG. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3: 231-236.
- Pirani FR, Sanchez M, Pedroni F. 2009. Fenologia de uma comunidade arbórea em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 23: 1096-1109.
- Prevéy J, Vellend M, Rüger N, *et al.* 2017. Greater temperature sensitivity of plant phenology at colder sites: implications for convergence across northern latitudes. *Global change biology* 23: 2660-2671.
- Rathcke B, Lacey EP. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 179-214.
- Schwabe WW, Wimble RH. 2016. Control of flower initiation in long-and short-day plants - a common model approach. *Perspectives in experimental biology* 2: 41-57.
- Sigrist MR, Sazima M. 2004. Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding system. *Annals of Botany* 94: 33-41.
- Silva-Júnior MC. 2012. 100 árvores do cerrado sentido restrito: guia de campo. 1st. ed. Brasília, Rede de Sementes do Cerrado.
- Silva NG, Alves RJV, Pereira JF, Rivadavia F. 2016. Lentibulariaceae, Serra de São José, Minas Gerais, Brazil. *Check List* 7: 120-127.
- Singh RK, Svystun T, Aldahmash B, Jönsson AM, Bhalerao RP. 2017. Photoperiod- and temperature-mediated control of phenology in trees—a molecular perspective. *New Phytologist* 213: 511-524.
- Souto LS, Oliveira DMT. 2008. Morfoanatomia e ontogênese das sementes de espécies de *Banisteriopsis* C.B. Robinson e *Diplopterys* A. Juss. (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 22: 733-740.
- Torezan-Silingardi HM, Oliveira PEAM. 2004. Phenology and reproductive ecology of *Myrcia rostrata* and *M. tomentosa* (Myrtaceae) in central Brazil. *Phyton* 44: 23-43.
- Torezan-Silingardi HM. 2007. A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais. Phd Thesis, Universidade de São Paulo, Brasil.
- van Schaik CP, Terborgh JW, Wright SJ. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Vilela AA, Torezan-Silingardi HM, Del-Claro K. 2014. Conditional outcomes in ant-plant-herbivore interactions influenced by sequential flowering. *Flora (Jena)* 209: 359-366.
- Way DA, Montgomery RA. 2015. Photoperiod constraints on tree phenology, performance and migration in a warming world. *Plant, Cell & Environment* 38: 1725-1736.

- Wilkinson L. 1992. SYSTAT for Windows: statistics, graphics, data, getting started. Evanston, Systat.
- Williams RJ, Myers BA, Muller WJ, Duff GA, Eamus D. 1997. Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. *Ecology* 78: 2542-2558.
- Zar JH. 1999. Biostatistical analysis. 4th. ed. New Jersey, Prentice-Hall.

Capítulo II: Nectários extraflorais e formigas: efeitos nos níveis de herbivoria e na estrutura das redes em espécies simpátricas de Malpighiaceae Juss.

Cássio Cardoso Pereira^{1*}, Tatiana Garabini Cornelissen¹ e Gislene Carvalho de Castro¹

¹Universidade Federal de São João del-Rei. *cassio.cardozo@hotmail.com

Resumo - O estudo das interações inseto-planta desempenha um papel fundamental na compreensão dos processos ecológicos que envolvem as espécies. Neste contexto, interações ecológicas, como aquelas estabelecidas entre plantas com nectários extraflorais e os artrópodes associados, se apresentam como excelentes modelos para descrever o papel das espécies na organização, estrutura e dinâmica das comunidades. Este estudo teve como objetivos determinar a área foliar perdida de quatro espécies simpátricas de Malpighiaceae, avaliar a comunidade de artrópodes associados às plantas através de diferentes métricas e determinar a importância relativa das comunidades de artrópodes associados às plantas. Foram escolhidos quinze indivíduos de cada espécie e coletadas até 20 folhas com sinais verdadeiros de danos por consumidor herbívoro para quantificar as porcentagens de herbivoria em cada indivíduo estudado, e foram coletados artrópodes para avaliação da composição de comunidades associadas às plantas e para a dinâmica de redes. Para o cálculo da herbivoria média, as folhas de cada indivíduo foram usadas como réplicas e os indivíduos usados como réplicas de cada espécie. Diferenças entre os níveis de herbivoria entre as espécies de Malpighiaceae e entre plantas com nectários (*Banisteriopsis campestris* e *Peixotoa tomentosa*) e sem nectários (*Byrsonima verbascifolia* e *Heteropterys umbellata*) foram testadas usando-se modelos lineares generalizados, onde a variável resposta foi o nível médio de herbivoria e a variável explicativa foi cada espécie de planta e a presença de nectários, respectivamente. Para avaliar a estrutura das redes, utilizou-se as seguintes métricas: 1) modularidade, 2) especialização complementar, 3) sobreposição de nicho e 4) diversidade de interações (Shannon). Determinamos quais são as espécies centrais avaliando-se aquelas que apresentaram frequência de interações acima da média da rede. Observou-se variação significativa nos níveis de herbivoria em Malpighiaceae ($F_{3,967} = 21.93$, $P < 0.0001$), sendo *H. umbellata* a espécie com maior nível de perda de tecido foliar (10,74%), seguida de *B. verbascifolia* (9,10%), *B. campestris* (5,73%) e *P. tomentosa* (4,79%). Plantas com nectário extrafloral apresentaram nível de herbivoria significativamente menor ($5.20\% \pm 0.35$ SE) que plantas sem nectário extrafloral ($10.08\% \pm 0.50$ SE) ($F_{1,969} = 61.122$, $P < 0.0001$). A especialização complementar entre as plantas e os artrópodes foi baixa ($H_2 = 0.09$) e as redes bipartidas por espécie apresentaram modularidade mediana, não significativa e baixa sobreposição de nichos. A rede de *B. verbascifolia* foi a mais diversa, apresentando maior heterogeneidade entre os links de interações na rede ($H' = 3.39$), seguida de *P. tomentosa* ($H' = 3.35$), *B. campestris* ($H' = 3.13$) e *H. umbellata* ($H' = 2.70$). Plantas com nectários extraflorais apresentaram níveis significativamente menores de herbivoria que plantas sem nectários, mas formigas foram elementos-chave e núcleos centrais em todas as redes estudadas. As redes das Malpighiaceae aqui estudadas apresentaram baixa especialização e baixa sobreposição de nichos, indicando a presença de espécies generalistas de insetos que não se sobrepõem no uso do recurso dentro de cada espécie de planta. O presente estudo mostrou que as redes de plantas simpátricas

com nectários extraflorais apresentam guildas generalistas e que as formigas são elementos-chave na estrutura e organização dessas redes, podendo ter influência nos níveis de herbivoria das plantas, desempenhando um importante papel ecológico na diversidade de funções do ecossistema.

Palavras-chave: antagonismo, formigas, guilda, mutualismo, nectário extrafloral

Chapter II: Extrafloral nectars and ants: effects on herbivory levels and structure of networks in sympatric species of Malpighiaceae Juss.

Cássio Cardoso Pereira^{1*}, Tatiana Garabini Cornelissen¹ and Gislene Carvalho de Castro¹

¹*Universidade Federal de São João del-Rei. *cassio.cardozo@hotmail.com*

Abstract - The study of insect-plant interactions plays a fundamental role in understanding the ecological processes that involve species. In this context, ecological interactions, such as those established between plants with extrafloral nectaries and associated arthropods, are presented as excellent models to describe the role of species in the organization, structure and dynamics of communities. The objective of this study was to determine the lost leaf area of four sympatric species of Malpighiaceae, to evaluate the community of arthropods associated to plants through different metrics and to determine the relative importance of the arthropod communities associated with plants. Fifteen individuals of each species were selected and up to 20 leaves with true signs of herbivore consumer damage were collected to quantify the percentages of herbivory in each individual, and arthropods were collected to evaluate the composition of communities associated with plants and the dynamics of networks. For the calculation of the average herbivory, the leaves of each individual were used as replicas and the individuals used as replicas of each species. Differences between herbivory levels between the species of Malpighiaceae and between plants with nectaries (*Banisteriopsis campestris* and *Peixotoa tomentosa*) and without nectaries (*Byrsonima verbascifolia* and *Heteropterys umbellata*) were tested using generalized linear models, where the response variable was the mean level of herbivory and the explanatory variable was each species of plant and the presence of nectary, respectively. In order to evaluate the structure of the networks, the following metrics were used: 1) modularity, 2) complementary specialization, 3) niche overlap and 4) diversity of interactions (Shannon). We determined which are the central species, evaluating those that presented frequency of interactions above the average of the network. There was a significant variation in herbivory levels in Malpighiaceae ($F_{3,967} = 21.93$, $P < 0.0001$), with *H. umbellata* being the species with the highest level of foliar tissue loss (10.74%), followed by *B. verbascifolia* (9.10%), *B. campestris* (5.73%) and *P. tomentosa* (4.79%). Plants with extrafloral nectary had a significantly lower herbivory level ($5.20\% \pm 0.35$ SE) than plants without extrafloral nectar ($10.08\% \pm 0.50$ SE) ($F_{1,969} = 61.122$, $P < 0.0001$). The complementary specialization between the plants and the arthropods was low ($H_2 = 0.09$) and the bipartite networks by species presented medium modularity, not significant and low overlap of niches. The *B. verbascifolia* network was the most diverse, presenting higher heterogeneity among the links of interactions in the network ($H' = 3.39$), followed by *P. tomentosa* ($H' = 3.35$), *B. campestris* ($H' = 3.13$) and *H. umbellata* ($H' = 2.70$). Plants with extrafloral nectaries presented significantly lower levels of herbivory than plants without nectars, but ants were key elements and central core in all studied networks. The networks of the Malpighiaceae studied here presented low specialization and low overlapping of niches, indicating the presence of generalist species of insects that do not overlap in the use of the resource within each species of plant. The present study showed that the networks of sympatric plants with extrafloral nectaries present generalist guilds

and that the ants are key elements in the structure and organization of these networks, and may have influence on herbivory levels of plants, playing an important ecological role in the diversity of functions of the ecosystem.

Key words: antagonism, ants, extrafloral nectar, guild, mutualism

Introdução

O estudo das interações multitróficas tem papel fundamental na compreensão dos processos ecológicos que envolvem as espécies (Blüthgen et al. 2008; Fagundes et al. 2017; Dáttilo e Rico-Gray 2018). Plantas e insetos têm coexistido há milhões de anos e desenvolveram uma série de interações (Ehrlich e Raven 1964; Linhart 1991; Futuyma e Agrawal 2009; Price et al. 2012), tanto mutualísticas, como a polinização e a dispersão, quanto antagonísticas, como a herbivoria e a florivoria. Embora alguns desses relacionamentos sejam mutuamente benéficos, a herbivoria por insetos, mesmo em pequenas quantidades, traz prejuízo para as plantas, resultando em redução do seu *fitness* (Schowalter 2011; Price et al. 2012; Zvereva et al. 2012; Kozlov et al. 2015a).

Os insetos mastigadores diminuem a área total fotossintetizante, causando prejuízo para o desenvolvimento da planta, uma vez que os fotossintetatos podem se tornar insuficientes para a diferenciação, crescimento e maturação das estruturas da planta (Ribeiro e Fernandes 2000; Gorden e Adler 2016). Insetos sugadores, por outro lado, causam a diminuição da quantidade de seiva nos vasos condutores e os danos causados nos tecidos podem facilitar a entrada de patógenos, além de reduzir a quantidade e a qualidade dos recursos a serem utilizados para o desenvolvimento e a viabilidade das sementes (Price et al. 2012). Além desses efeitos diretos, efeitos indiretos na fisiologia e morfologia das plantas em resposta à herbivoria são comuns, uma vez que novas folhas ou defesas são produzidas em detrimento do crescimento e do investimento reprodutivo (Ruohomäki et al. 1997; Ribeiro e Brown 2006; Price et al. 2012).

Plantas, insetos herbívoros associados e seus respectivos inimigos naturais estão envolvidos em relações tróficas com efeitos diversos na biomassa, riqueza e composição das comunidades de plantas (Hairston et al. 1960; Schmitz et al. 2004). Apesar dos níveis de herbivoria sofridos por plantas em ambientes naturais ainda ser alvo de grande

investigação para buscar padrões globais (veja Kozlov et al. 2015ab), para plantas tropicais não se sabe ao certo quais os impactos de insetos herbívoros na remoção de tecido vegetal e qual o papel da qualidade da planta (efeitos *bottom-up*) e dos inimigos naturais (efeitos *top-down*) nas taxas e níveis de herbivoria. Predadores e parasitóides que forrageiam nos ramos e flores - como aracnídeos e himenópteros - podem influenciar os níveis de herbivoria ao diminuir o potencial de crescimento das populações de herbívoros, numa relação de benefício mútuo para as espécies (Schmitz e Sokol-Hessner 2002; Hambäck et al. 2004; Nascimento e Del-Claro 2010; Fagundes et al. 2017; Alves-Silva et al. 2018). Nas interações mutualísticas, destaca-se a interação planta-formiga, que pode estar associada a outras espécies animais em dois, três ou mais níveis tróficos (Dáttilo e Rico-Gray 2018). As plantas podem oferecer local para nidificação (como domáceas, ramos ocos ou mortos) ou alimento (nectários extraflorais, corpúsculos nutritivos ou exsudatos) (Bronstein et al. 2006) e, em troca, as formigas patrulham e defendem a planta, diminuindo a riqueza de herbívoros, evitando assim a perda de área fotossintetizante e reprodutiva da planta, aumentando o vigor e crescimento (Katayama e Suzuki 2004; Kost e Heil 2005; Bronstein et al. 2006; Rosumek et al. 2009; Nascimento e Del-Claro 2010; Fagundes et al. 2017; Alves-Silva et al. 2018). Tais relações entre plantas, insetos e inimigos naturais têm sido investigadas recentemente em um cenário de redes ecológicas, tanto mutualísticas quanto antagonísticas (Dáttilo e Rico-Gray 2018).

O estudo de redes ecológicas tem crescido exponencialmente nas últimas décadas por meio de ferramentas analíticas capazes de descrever a estrutura, a organização e a dinâmica das comunidades (Blüthgen et al. 2008; Costa et al. 2016; Dáttilo et al. 2016; Dáttilo e Rico-Gray 2018). Os padrões estruturais das redes antagonísticas compostas por herbívoros endófagos (como galhadores e minadores) apresentam elevado grau de especialização, com insetos associados a um conjunto particular de espécies de plantas,

e, conseqüentemente, apresentando maiores diferenciação de nichos, formação de subgrupos de espécies e diversidade de interações (Pires e Guimarães 2013). Já as redes antagonicas de mastigadores são menos especializadas e com menor diferenciação de nichos, uma vez que os insetos mastigadores são mais eficazes no rompimento das barreiras defensivas das plantas (Cagnolo et al. 2011; Wardhaugh et al. 2014; Welti et al. 2017; Dáttilo e Rico-Gray 2018). Redes mutualistas, como as que envolvem plantas e formigas, geralmente apresentam um núcleo formado por espécies centrais, ou seja, espécies dominantes, territorialistas e com altas taxas de recrutamento, que influenciam a estrutura de toda a rede de interações (Costa et al. 2016; Del-Claro et al. 2016; Fagundes et al. 2017; Alves-Silva et al. 2018; Dáttilo e Rico-Gray 2018).

Interações ecológicas, como aquelas estabelecidas entre plantas com nectários extraflorais e artrópodes associados se apresentam como excelentes modelos para descrever o papel das espécies na organização, estrutura e dinâmica das comunidades. Nesse contexto, a escolha de plantas nectaríferas, com ampla distribuição geográfica, como Malpighiaceae, é promissora para pesquisas ecológicas sobre interações tróficas (Alves-Silva et al. 2014; Vilela et al. 2014; Del-Claro et al. 2016; Fagundes et al. 2017; Alves-Silva et al. 2018) e foram objeto e alvo desse estudo. Assim, este estudo teve por objetivos determinar a área foliar perdida em quatro espécies simpátricas de Malpighiaceae, avaliar a comunidade de artrópodes associados às plantas através de diferentes métricas e determinar a importância relativa das comunidades de artrópodes associados às plantas. Para isso, testamos as seguintes hipóteses: (1) Plantas com nectários extraflorais apresentam uma menor perda de área foliar para herbivoria devido ao papel de proteção das formigas; (2) Espécies de plantas em simpatria e filogeneticamente próximas fornecem recursos similares, de forma que as redes têm

estrutura semelhante entre as espécies de plantas e (3) A estrutura das redes envolvendo plantas com nectários extraflorais apresentam formigas como espécies núcleo.

Material e Métodos

Área de Estudo

O estudo de campo foi realizado na Área de Proteção Ambiental (APA) São José, no município de Tiradentes. Para mais detalhes sobre a área, veja o capítulo I.

Sistema de estudo

Foram utilizadas para o estudo quatro espécies simpátricas do cerrado *stricto sensu* da APA São José: *Banisteriopsis campestris* (A.Juss.) Little, *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC., *Heteropterys umbellata* A.Juss. e *Peixotoa tomentosa* A.Juss., todas da família Malpighiaceae. Veja o capítulo I para a descrição detalhada das espécies.

Amostragem

Foram escolhidos 15 indivíduos de cada espécie, totalizando 60 plantas avaliadas nesse estudo. Para cada espécie foram selecionados apenas indivíduos adultos e que estivessem a pelo menos 5,0 metros de distância uns dos outros para garantir a independência (Eisenlohr et al. 2015). Foram coletadas até 20 folhas com sinais verdadeiros de danos por insetos herbívoros para quantificar as porcentagens de herbivoria em cada indivíduo (Peirez-Harguindeguy et al. 2013). A amostragem das folhas ocorreu no final da estação chuvosa de 2017, período em que as espécies apresentavam o maior número de folhas maduras e maior acúmulo de herbivoria.

As folhas de todas as espécies (n = 971) foram coletadas com uma tesoura de poda de mão, acondicionadas em sacos plásticos, refrigeradas, e posteriormente digitalizadas. Para determinar a área total da lâmina foliar e a área removida por herbivoria, foi utilizado o software ImageJ 1.6.0 (Rasband 1997), com as imagens digitais calibradas a 0,01mm. Os níveis de herbivoria foram expressos pela porcentagem da área foliar perdida (García-Robledo 2005), estimada segundo a fórmula:

$$\% \text{ herbivoria} = \frac{\text{área perdida} \times 100}{\text{Área total}}$$

Para avaliar a composição da comunidade de artrópodes associados às plantas e para a dinâmica de redes de interações tróficas, foram coletados artrópodes nos 15 indivíduos das quatro espécies vegetais estudadas no final da estação chuvosa de 2017.

Os artrópodes foram coletados por meio de pinças, sugador e guarda-chuva entomológico, armazenados em potes plásticos, numerados e refrigerados. Posteriormente, foram identificados até a classificação taxonômica menor possível e organizados em coleções entomológicas no Laboratório de Ecologia Vegetal e Interações (LEVIN) da UFSJ.

Análise de dados

Para o cálculo da herbivoria média, as folhas de cada indivíduo foram usadas como réplicas e os indivíduos usados como réplicas de cada espécie. Diferenças entre os níveis de herbivoria entre as espécies de Malpighiaceae e entre plantas com nectários (*B. campestris* e *P. tomentosa*) e sem nectários (*B. verbascifolia* e *H. umbellata*) foram testadas usando-se modelos lineares generalizados, onde a variável resposta foi o nível médio de herbivoria e a variável explicativa foi cada espécie de planta e a presença de

nectários, respectivamente. Como os nectários extraflorais de *H. umbellata* estavam inativos no período de coleta, essa espécie foi considerada, junto com *B. verbascifolia*, como planta sem nectários. As análises foram feitas no SYSTAT 12.0 (Wilkinson 1992).

Para analisar as comunidades associadas a cada espécie de Malpighiaceae em uma perspectiva de redes ecológicas foram construídas cinco redes bipartidas, formadas pelos artrópodes e suas interações com as plantas. As redes foram construídas separadamente para cada espécie de planta e avaliou-se núcleos centrais separadamente e posteriormente as espécies foram agrupadas para a construção de uma rede com as quatro espécies. Para avaliar a estrutura das redes, utilizou-se as seguintes métricas: 1) modularidade, 2) especialização complementar, 3) sobreposição de nicho e 4) diversidade de interações (Shannon).

A modularidade (Q) mede até que ponto as espécies estão mais densamente conectadas entre si do que com outras espécies dentro da mesma rede, variando de 0 até 1,0. Valores de Q padronizados maiores ou menores que 2 indicam que o nível de modularidade encontrado difere do esperado pelo modelo nulo (Dormann e Strauss 2014). A especialização complementar (H_2) descreve a diversidade de interações na rede, sendo que valores próximos de 0 indicam alta generalização e valores próximos a 1,0 indicam alta especialização (Blüthgen et al. 2006). A sobreposição de nicho entre as espécies foi calculada usando o índice de Morisita-Horn, que varia de 0 a 1,0 (Blüthgen et al. 2006). A diversidade de Shannon (H') mede a diversidade de interações em cada rede e quanto maior o valor de H' maior é a heterogeneidade entre os *links* de interações na rede (Blüthgen et al. 2008). Para as análises de rede foi utilizado o pacote bipartite (Dormann et al. 2008) no software R, versão 3.3.2 (R Core Team 2017).

Para avaliar a importância relativa de uma espécie para a estrutura da rede, determinamos quais são as espécies centrais avaliando-se aquelas que apresentaram frequência de interações acima da média da rede (Costa et al. 2016).

Resultados

Observou-se variação significativa nos níveis de herbivoria em Malpighiaceae ($F_{3,967} = 21.93$, $P < 0.0001$), sendo *Heteropterys umbellata* a espécie com maior nível de perda de tecido foliar (10,74%), seguida de *Byrsonima verbascifolia* (9,10%), *Banisteriopsis campestris* (5,73%) e *Peixotoa tomentosa* (4,79%) (Fig. 1). Plantas com nectário extrafloral apresentaram nível de herbivoria significativamente menor ($5.20\% \pm 0.35$ SE) que plantas sem nectário extrafloral ($10.08\% \pm 0.50$ SE) ($F_{1,969} = 61.122$, $P < 0.0001$).

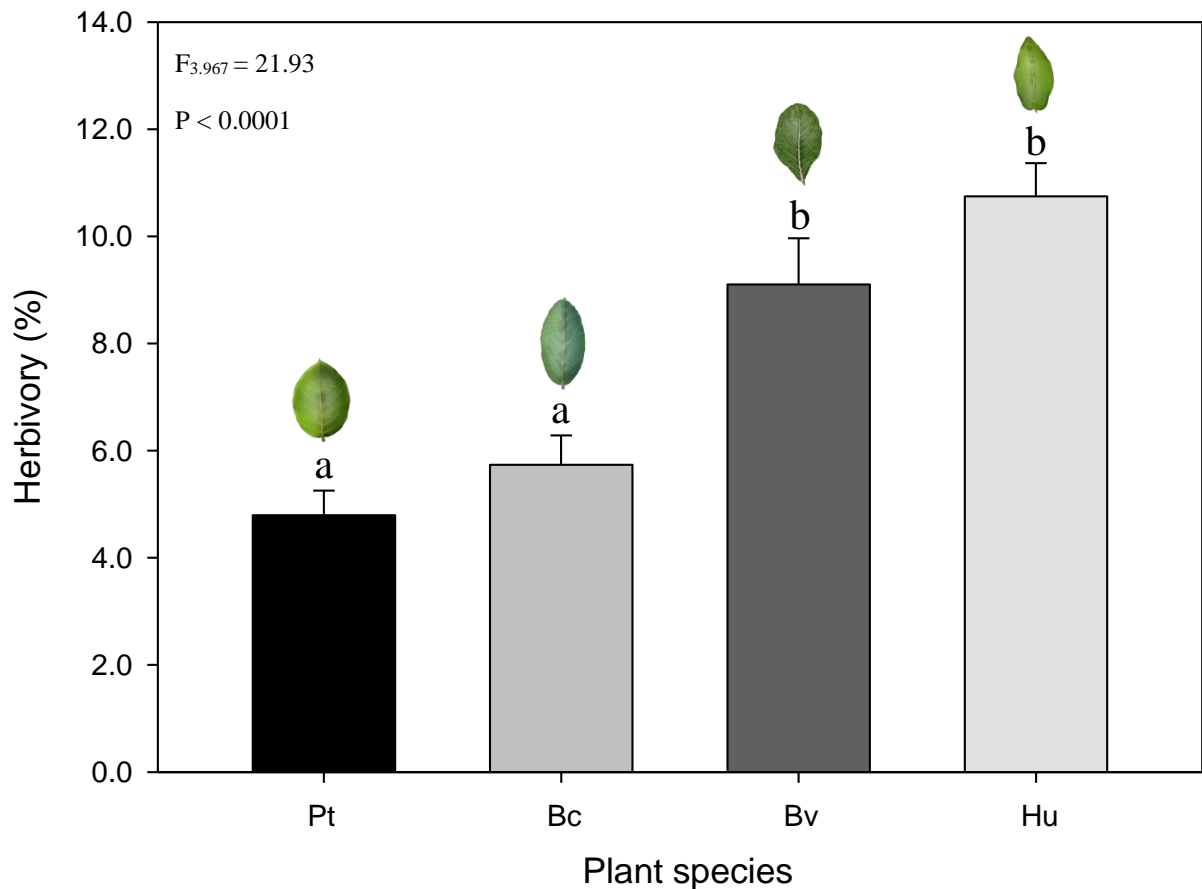


Figura 1. Percentuais médios da área foliar perdida das quatro espécies de Malpighiaceae estudadas. Pt - *Peixotoa tomentosa*, Bc - *Banisteriopsis campestris*, Bv - *Byrsonima verbascifolia*, Hu - *Heteropterys umbellata*. Médias seguidas das mesmas letras não diferem estatisticamente entre si.

Em relação aos artrópodes associados às espécies de Malpighiaceae, foram coletadas 28 morfoespécies no total. Hymenoptera foi a ordem mais comum, representando a metade dos morfotipos coletados (50%), seguido de Araneae (28,57%), Hemiptera (10,71%) e Coleoptera (7,14%). As ordens Lepidoptera, Neuroptera e Thysanoptera juntas representaram menos de 5% das espécies coletadas. Observou-se 103 eventos de interação entre os artrópodes e as quatro espécies de Malpighiaceae avaliadas. *Cephalotes pusillus* (Hymenoptera, Formicidae) teve a maior frequência de interações (23,3%), seguida de *Camponotus blandus*, *Camponotus rufus* e *Trigona* sp.

(com 8,73%). Outras espécies presentes na rede mas com menor frequência de interações foram *Crematogaster* sp. 1 e *Pseudomyrmex oculatus* (7,76%), *Eumolpus* sp. (6,79%), *Camponotus* sp. 1 e Tetragnathidae sp. (2,91%) e Araneidae sp., *Nezara* sp., *Nezara viridula* e *Frankliniella* sp. (cada uma com 1,94%). Os demais morfotipos apresentaram frequência de interações menor que 1%. Em relação à composição da rede, *Cephalotes pusillus* e *Trigona* sp. ocorreram em todas as espécies de plantas estudadas (Fig. 2).

B. verbascifolia apresentou o maior número de eventos de interação dentre as espécies de Malpighiaceae (35), seguido de *P. tomentosa* (30), *B. campestris* (23) e *H. umbellata* (15). *Crematogaster* sp. 1 apresentou a maior frequência de interações com *B. campestris* (34,7%), *Cephalotes pusillus* com *B. verbascifolia* (25,7%), *Camponotus rufus*, *Cephalotes pusillus* e *Trigona* sp. 1 com *P. tomentosa* (16,6%) e *Cephalotes pusillus* e *Pseudomyrmex oculatus* apresentam 33,3% das interações com *H. umbellata* (Figuras 3 a 6).

A especialização complementar entre as plantas e os artrópodes foi baixa ($H_2 = 0.09$) e as redes bipartidas por espécie apresentaram modularidade mediana, não significativa e baixa sobreposição de nichos. A rede de *Byrsonima verbascifolia* foi a mais diversa, apresentando maior heterogeneidade entre os links de interações na rede ($H' = 3.39$), seguida de *Peixotoa tomentosa* ($H' = 3.35$), *Banisteriopsis campestris* ($H' = 3.13$) e *Heteropterys umbellata* ($H' = 2.70$) (Tabela 1) (Figuras 3 a 6).

Os núcleos centrais das redes foram formados por himenópteros, com exceção de *Eumolpus* sp. (Coleoptera), presente tanto em *B. verbascifolia* quanto em *P. tomentosa*. A formiga *Cephalotes pusillus* foi uma espécie central em todas as espécies de plantas estudadas. *B. verbascifolia* e *P. tomentosa* formaram núcleos maiores (com 5 e 4 espécies centrais, respectivamente) enquanto *B. campestris* e *H. umbellata* apresentaram duas espécies centrais (Tabela 1) (Figuras 3 a 6).

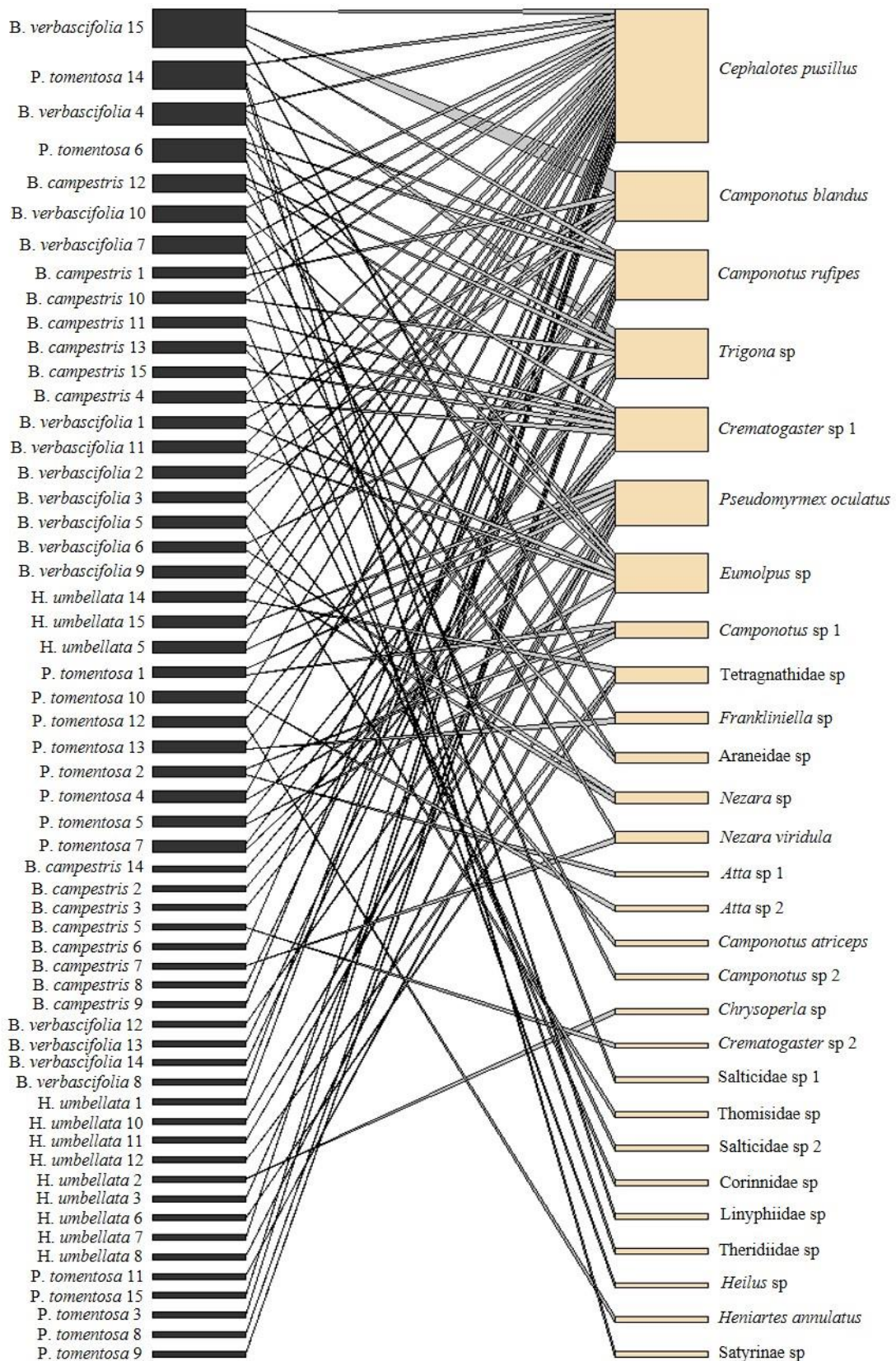


Figura 2. Rede de interações tróficas formada entre os artrópodes e as espécies de Malpighiaceae estudadas. Os retângulos à esquerda representam os indivíduos das espécies de plantas, retângulos à direita representam as espécies de artrópodes. A altura dos retângulos representa a frequência de interações e as linhas representam as interações dos artrópodes com as plantas.

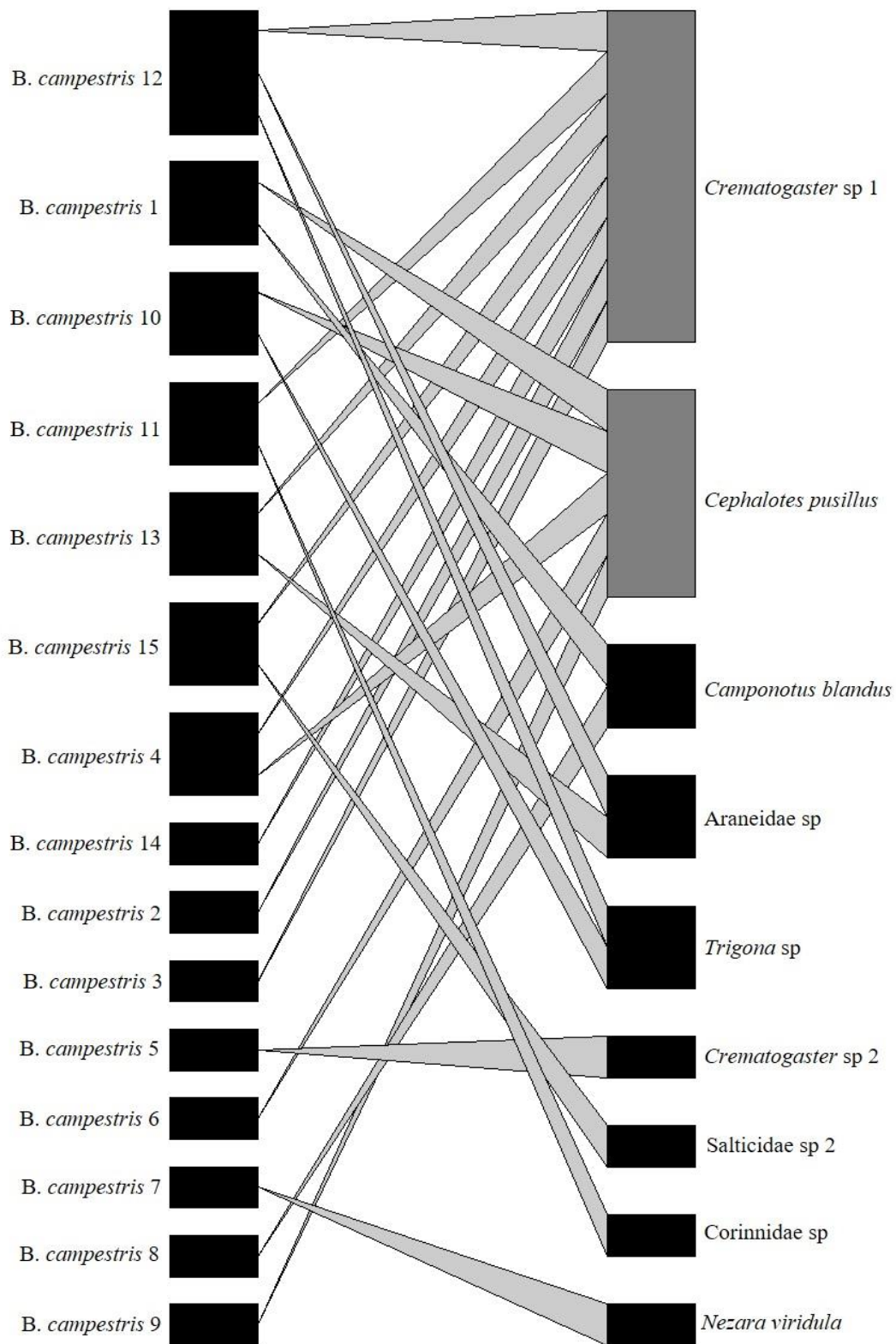


Figura 3. Rede de interações tróficas formada entre os artrópodes e *Banisteriopsis campestris*. Os retângulos à esquerda representam os indivíduos de *B. campestris*, retângulos à direita representam as espécies de artrópodes. As linhas representam as interações dos artrópodes com as plantas. A altura dos retângulos representa a frequência de interações e os retângulos cinzas à direita evidenciam as espécies centrais.

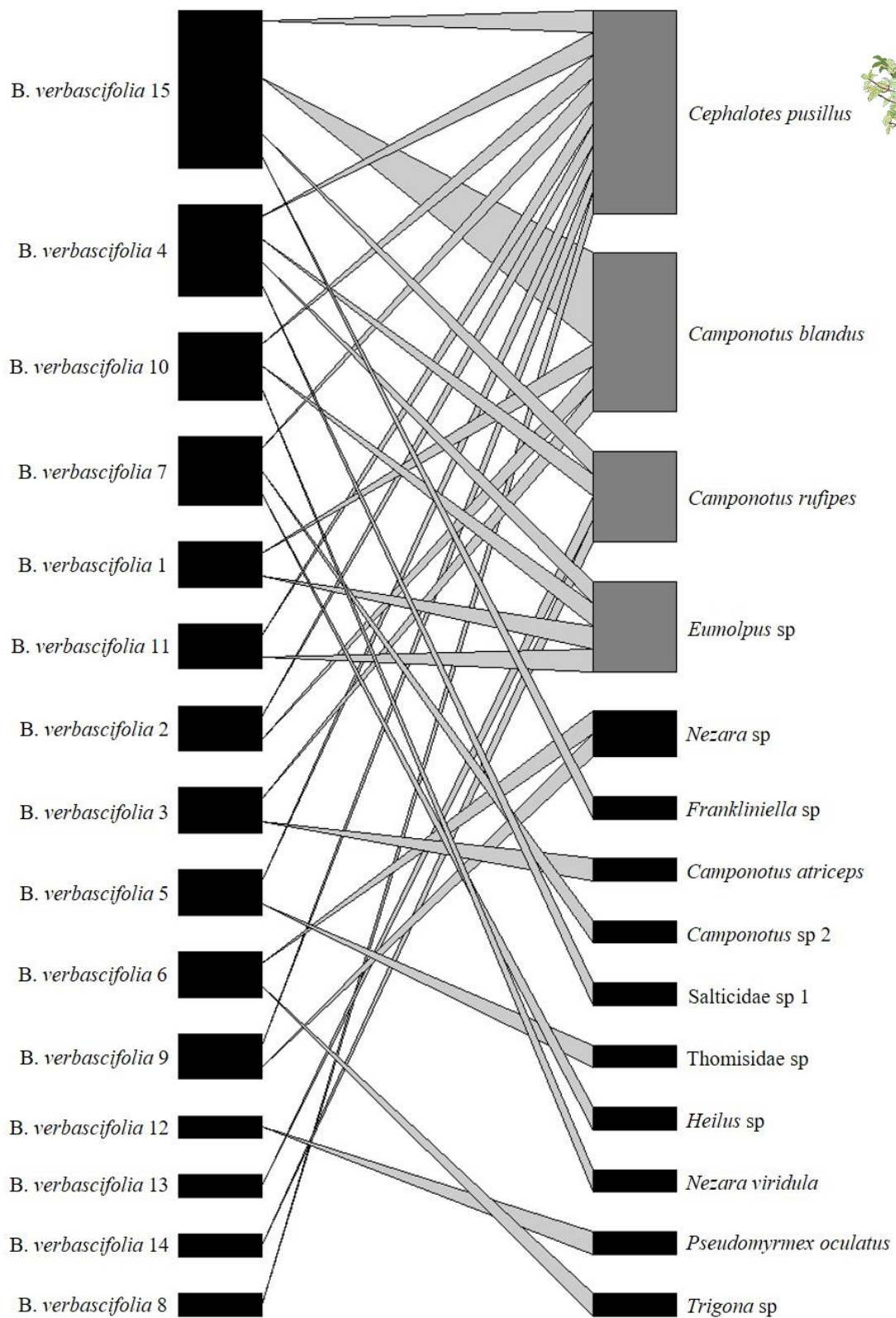


Figura 4. Rede de interações tróficas formada entre os artrópodes e *Byrsonima verbascifolia*. Os retângulos à esquerda representam os indivíduos de *B. verbascifolia*, retângulos à direita representam as espécies de artrópodes. As linhas representam as interações dos artrópodes com as plantas. A altura dos retângulos representa a frequência de interações e os retângulos cinzas à direita evidenciam as espécies centrais.

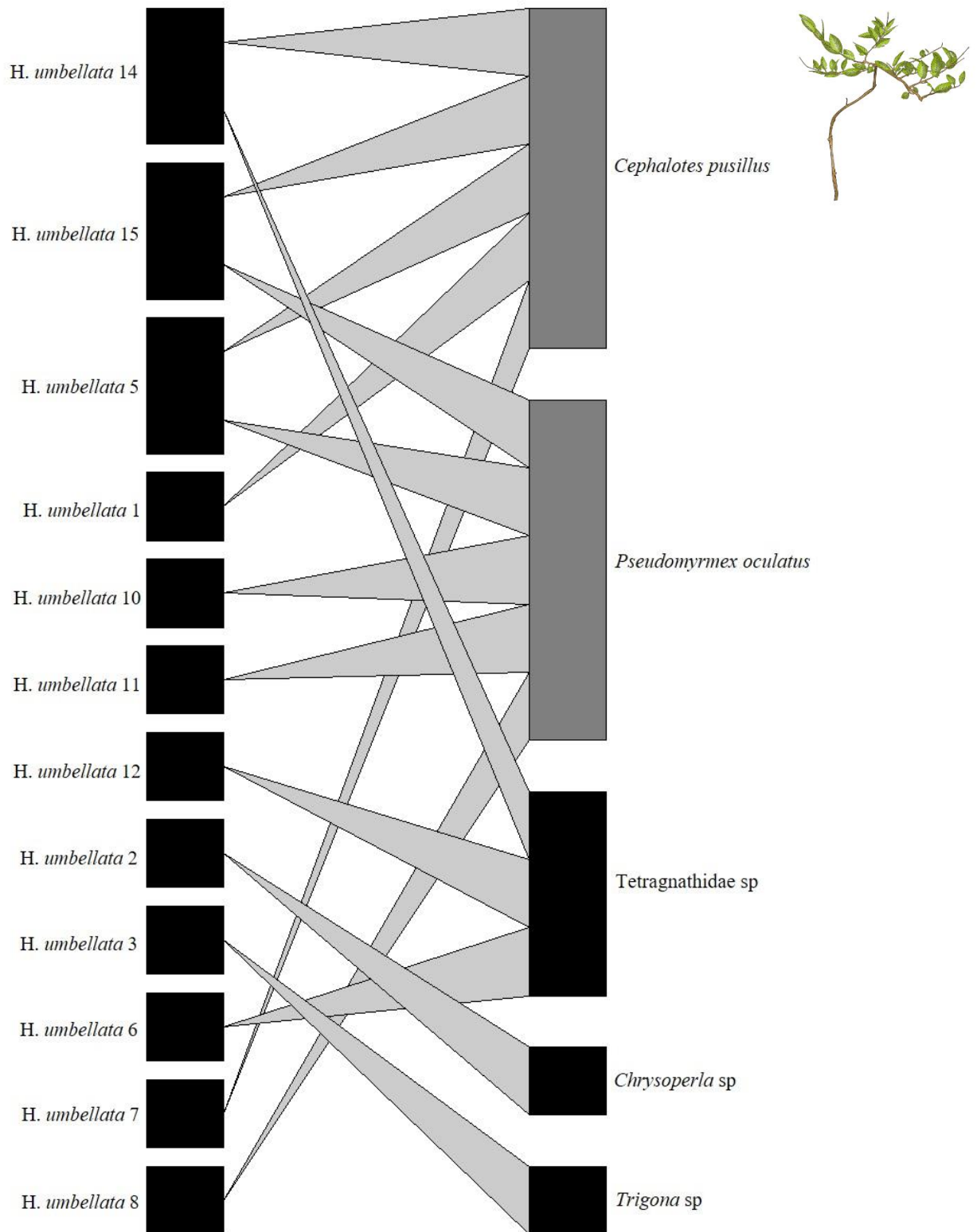


Figura 5. Rede de interações tróficas formada entre os artrópodes e *Heteropterys umbellata*. Os retângulos à esquerda representam os indivíduos de *H. umbellata*, retângulos à direita representam as espécies de artrópodes. As linhas representam as interações dos artrópodes com as plantas. A altura dos retângulos representa a frequência de interações e os retângulos cinzas à direita evidenciam as espécies centrais.

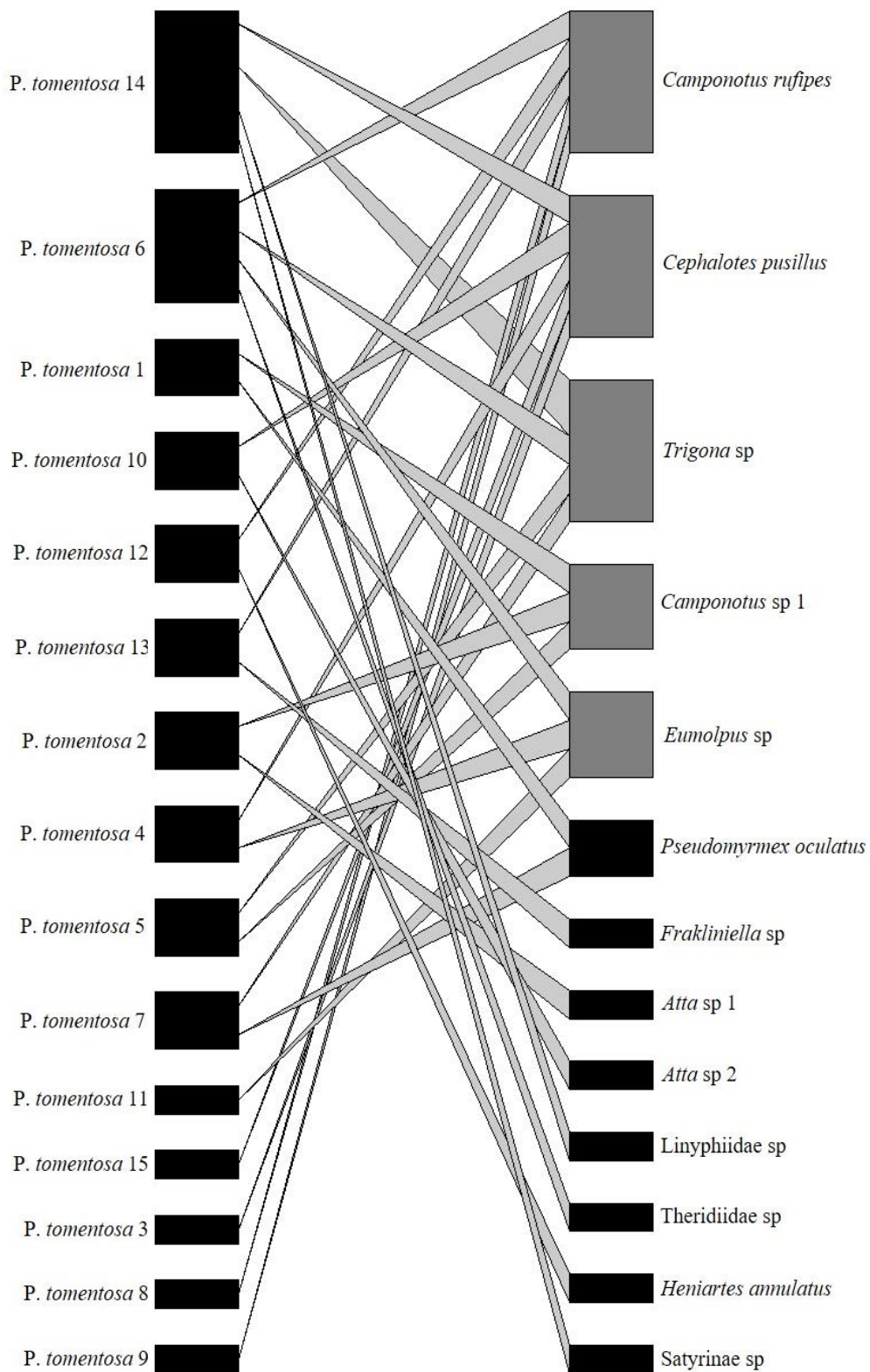


Figura 6. Rede de interações tróficas formada entre os artrópodes e *Peixotoa tomentosa*. Os retângulos à esquerda representam os indivíduos de *P. tomentosa*, retângulos à direita representam as espécies de artrópodes. As linhas representam as interações dos artrópodes com as plantas. A altura dos retângulos representa a frequência de interações e os retângulos cinzas à direita evidenciam as espécies centrais.

Tabela 1. Comparação entre as estruturas das redes bipartidas de interações tróficas das quatro espécies de Malpighiaceae. Standardized Q representa a significância da modularidade.

Plant species	Modularity / Standardized Q	Niche overlap	Shannon diversity	Central species (n°)
<i>B. campestris</i>	0.54 / -1.33	0.06	3.13	2
<i>B. verbascifolia</i>	0.52 / -0.31	0.08	3.39	4
<i>H. umbellata</i>	0.53 / -1.08	0.06	2.70	2
<i>P. tomentosa</i>	0.60 / -0.09	0.09	3.35	5
General	0.61 / 0.33	0.02	4.56	-

Discussão

Plantas com nectários extraflorais apresentaram níveis significativamente menores de herbivoria que plantas sem nectários, mas formigas foram elementos-chave e núcleos centrais em todas as redes estudadas. As redes das Malpighiaceae aqui estudadas apresentaram baixa especialização e baixa sobreposição de nichos, indicando a presença de espécies generalistas de insetos que não se sobrepõem no uso do recurso dentro de cada espécie de planta.

Os níveis de herbivoria que as plantas experienciam têm sido alvo de grande discussão na literatura (veja Kozlov et al. 2015ab; Kozlov e Zvereva 2017), apesar de não haver ainda um consenso sobre a quantidade de tecido foliar perdido pela ação de insetos mastigadores. Em uma revisão de caráter global, Kozlov et al. (2015a), ao analisar percentuais de área foliar perdida de 67.695 folhas de 192 espécies de plantas lenhosas pertencentes a 49 famílias de 147 localidades ao redor do globo, propuseram que o percentual de área foliar perdida pelas plantas é de 4,73%, sendo 4,3% por insetos mastigadores, 0,12% por galhadores e 0,7% por minadores. Os dados encontrados para as espécies do presente estudo superam esses valores, em especial *H. umbellata* (10,74%) e *B. verbascifolia* (9,10%), com praticamente o dobro proposto nessa estimativa global.

Nossos resultados mostram que a estimativa proposta na literatura está subestimada, fato que pode estar ligado à escassez de dados nos trópicos: das 147 localidades amostradas por Kozlov et al. (2015a), a grande maioria está situada nas regiões temperadas do hemisfério norte, com poucos pontos de coleta nos trópicos. Nossos resultados demonstraram ainda níveis de herbivoria em Malpighiaceae acima dos níveis gerais reportados globalmente, mesmo para espécies com proteção por formigas associadas a nectários extraflorais. Tais resultados questionam se as amostragens feitas na região tropical, até então, para gerar padrões globais de herbivoria, são suficientes para aceitar os níveis globais propostos. Na região tropical, além da maior riqueza e diversidade de insetos associados às plantas (Novotny et al. 2006), sugere-se que a presença de formigas tenha papel definitivo nos níveis de herbivoria que as plantas sofrem (Rosumek et al. 2009) devido aos efeitos de proteção das formigas, que diretamente diminuem a abundância de herbívoros e indiretamente reduzem a quantidade de tecido vegetal perdido. Assim, os níveis de herbivoria encontrados nesse estudo - mesmo para plantas com nectários e formigas associadas (5,20%) - está acima dos níveis reportados na literatura (5,0% globalmente), e demonstra a importância de se ampliar a base de dados para plantas da região tropical a fim de se estabelecer níveis reais de herbivoria e seus possíveis efeitos no *fitness* de plantas. Estudos anteriores (e.g., Marquis 1984; Kozlov e Zvereva 2017) demonstram que mesmo baixos níveis de perda de tecido fotossintético são suficientes para reduzir a performance de plantas em termos de crescimento e reprodução, reforçando assim a necessidade de se obter estimativas reais de herbivoria e avaliar seus impactos.

As plantas com nectários extraflorais apresentaram menor herbivoria foliar, corroborando a primeira hipótese de estudo. Estudos com *Banisteriopsis* e *Peixotoa* já relataram a eficácia de formigas dos gêneros *Camponotus*, *Cephalotes*, *Crematogaster* e

Pseudomyrmex na defesa dessas plantas (Del-Claro 1998; Alves-Silva 2011; Alves-Silva et al. 2014; Fagundes et al. 2017; Alves-Silva et al. 2018). Del-Claro (1998) mostrou que os níveis de herbivoria em *P. tomentosa* são menores na presença da formiga *Camponotus crassus*, que se alimenta do néctar extrafloral e patrulha a planta contra herbívoros, sendo bastante agressiva e eficaz na defesa das plantas (Del-claro 1998; Fagundes et al. 2017). Porém, a eficácia de proteção das formigas pode variar de acordo com a concentração e a qualidade do néctar extrafloral, sendo que as formigas apresentam maior agressividade em plantas secretoras de néctar mais rico em açúcar (Fagundes et al. 2017).

B. verbascifolia apresentou maior herbivoria foliar que *B. campestris* e *P. tomentosa*. Tal fato pode ser explicado pelas características de suas folhas grandes e aparentes, o que possibilitaria ser localizada com mais facilidade pelos herbívoros, corroborando a hipótese da aparência de plantas (Feeny 1976; Ribeiro et al. 1994; Ribeiro e Fernandes 2000; Castagneyrol et al. 2013; Koslov et al. 2015b). Além disso, o conteúdo nutricional pode ter influência na escolha dos herbívoros. Espécies do gênero *Byrsonima*, apesar de possuírem folha esclerófila e com tricomas, apresentam altos teores de nitrogênio foliar, o que atrairia mais insetos devido a riqueza nutricional (Mattson 1980; Ribeiro et al. 2016; Pinto 2017).

As redes de herbivoria de Malpighiaceae apresentaram estrutura semelhante, com especialização complementar baixa, indicando alta generalização na preferência das espécies de plantas estudadas. Tais dados corroboram a hipótese de que plantas simpátricas e filogeneticamente próximas apresentam redes antagonísticas como as de herbivoria semelhantes. Sugerimos que, como os recursos ofertados por essas espécies de plantas são similares, insetos generalistas perfizeram a maior frequência de ocorrência nas redes, com um maior número de interações (Fagundes et al. 2017; Dáttilo e Rico-Gray 2018), o que pode auxiliar a explicar também os altos níveis de herbivoria

encontrados nas plantas estudadas. Essa estrutura generalizada, aliada à pequenos núcleos centrais, pode refletir em um caráter oportunista das espécies estudadas, o que pode ser ilustrado pela presença de *Cephalotes pusillus* - a formiga mais presente entre as espécies e núcleos das plantas estudadas -, generalista e que se alimenta de vários tecidos vegetais (Powell 2008; Costa et al. 2016).

A baixa sobreposição de nichos encontrada nas redes estudadas pode ser consequência da dominância de algumas espécies e de diferentes preferências alimentares entre elas, resultando em uma baixa sobreposição na utilização dos recursos dessas espécies (Costa et al. 2016). O número de espécies centrais foi maior nas redes que apresentaram uma maior diversidade de Shannon, mostrando que um conjunto pequeno de espécies pode criar uma maior heterogeneidade entre os *links* de interações em suas redes (Blüthgen et al. 2008; Costa et al. 2016).

As espécies centrais das plantas estudadas foram compostas exclusivamente ou em sua maioria por formigas, corroborando a terceira hipótese desse estudo. Tal fato pode estar ligado à importância e capacidade de proteção das formigas nessas espécies de plantas que possuem nectários extraflorais, o que as tornaria elementos-chave na estrutura e estabilidade das redes estudadas (Mello et al. 2015; Costa et al. 2016; Fagundes et al. 2017; Dáttilo e Rico-Gray 2018). Fagundes et al. (2017) observaram a capacidade de proteção de espécies de formigas contra cupins em plantas com nectários extraflorais, dentre elas *B. campestris*, *H. umbellata* e *P. tomentosa*. No estudo, 40% das formigas encontradas mostraram potencial na proteção das plantas contra herbívoros, em especial *Camponotus crassus*, seis vezes mais eficaz que as demais espécies potenciais. *Camponotus rufipes* e *Cephalotes pusillus*, espécies-núcleo no presente estudo, foram consideradas pouco eficazes na proteção, mas as formigas podem diferir quanto à eficácia de acordo com a espécie de planta e a qualidade do néctar (Chamberlain et al. 2010;

Fagundes et al. 2017). Além disso, diferentes espécies de formigas reunidas simultaneamente na mesma planta poderiam aumentar o sucesso de defesa, através de comportamentos específicos de forrageio (Del-Claro e Marquis 2015; Fagundes et al. 2017).

Apesar da ausência de nectários extraflorais, o núcleo central da rede de *B. verbascifolia* também apresentou predomínio de formigas, indicando a generalidade de ocorrência desses insetos em plantas simpátricas de campo rupestre. Tal presença no núcleo central dessa espécie pode ser influência do comportamento territorialista desses insetos, que limitaria a coexistência interespecífica, influenciando diretamente na estrutura dessa rede antagonica (Powell 2008; Costa et al. 2016; Eldridge 2016; Fagundes et al. 2017).

A presença de besouros do gênero *Eumolpus* no núcleo central de *B. verbascifolia* e de *P. tomentosa* pode estar relacionada às qualidades nutricionais das folhas dessas espécies, e, pelo menos para *B. verbascifolia*, pode auxiliar a entender os altos níveis de herbivoria sofridos por essa espécie de planta. O gênero *Byrsonima* é rico em nitrogênio foliar (Ribeiro et al. 2016; Pinto 2017), o que poderia indicar sua alta palatabilidade para insetos e os altos níveis de dano foliar observados. *P. tomentosa*, por outro lado, mesmo apresentando besouros herbívoros em seu núcleo central, apresentou baixos níveis de herbivoria, o que pode ser explicado pela presença de formigas mutualistas defensoras. A presença dos besouros no núcleo central também pode estar aliada à incapacidade das formigas em atacar esses insetos, uma vez que estes são mais robustos, devido à forte esclerotização de seus exoesqueletos (Koptur e Lawton 1988; Byk e Del-Claro 2010; Alves Silva et al. 2014). Alves-Silva et al. (2014) investigaram a eficácia de proteção de *Camponotus blandus* em *Banisteriopsis malifolia* contra besouros do gênero *Anthonomus*. As formigas foram ineficazes na defesa, não conseguindo agredir ou

afugentar os besouros. Além disso, os insetos foram concentrados em diferentes partes da planta, o que restringiu a probabilidade de encontros. Em um cenário semelhante, Byk e Del-Claro (2010) mostraram que *Cephalotes pusillus* não foi eficaz na defesa de *Ouratea spectabilis* contra curculionídeos. Dessa forma, a preferência alimentar por essas plantas e a possível imunidade aos ataques das formigas pode ter influenciado na alta frequência de interações de *Eumolpus* sp., contribuindo com a importância relativa dessa espécie para a estrutura das redes e para os níveis de herbivoria observado nas plantas.

O presente estudo mostrou que as redes de plantas simpátricas com nectários extraflorais apresentam guildas generalistas e que as formigas são elementos-chave na estrutura e organização dessas redes, podendo ter influência nos níveis de herbivoria das plantas, desempenhando um importante papel ecológico na diversidade de funções do ecossistema.

Referências Bibliográficas (nas normas da revista *Arthropod-Plant Interactions*)

- Alves-Silva, E (2011) Post fire resprouting of *Banisteriopsis malifolia* (Malpighiaceae) and the role of extrafloral nectaries on the associated ant fauna in a Brazilian Savanna. *Sociobiology* 58: 327-339
- Alves-Silva E, Bächtold A, Barônio GJ, Torezan-Silingardi HM, Del-Claro K (2014) Ant-herbivore interactions in an extrafloral nectaried plant: are ants good plant guards against curculionid beetles?. *Journal of Natural History* 3: 1-11
- Alves-Silva E, Bächtold A, Del-Claro K (2018) Florivorous myrmecophilous caterpillars exploit an ant-plant mutualism and distract ants from extrafloral nectaries. *Austral Ecology*. <https://doi.org/10.1111/aec.12609>
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6: 1-12
- Blüthgen N, Fründ J, Vázquez DP, Menzel F, Vazquez DP, Menzel F (2008) What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits?. *Ecology* 89: 3387-99
- Bronstein JL, Alarcón R, Geber M (2006) The evolution of plant–insect mutualisms. *New Phytologist* 172: 412-428
- Byk J, Del-Claro K (2010) Nectar-and pollen-gathering *Cephalotes* ants provide no protection against herbivory: a new manipulative experiment to test ant protective capabilities. *Acta Ethologica* 13: 33-38
- Cagnolo L, Salvo A, Valladares G (2011) Network topology: patterns and mechanisms in plant-herbivore and host-parasitoid food webs. *Journal of Animal Ecology* 80: 342-351
- Castagneyrol B, Giffard B, Péré C, Jactel H (2013) Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory. *Journal of Ecology* 101: 418-429
- Chamberlain SA, Scott A, Kilpatrick SR, Holland JN (2010) Do extrafloral nectar resources, species abundances, and body sizes contribute to the structure of ant–plant mutualistic networks?. *Oecologia* 164: 741–750
- Costa FV, Mello MA, Bronstein JL, Guerra TJ, Muylaert RL, Leite AC, Neves FS (2016) Few ant species play a central role linking different plant resources in a network in rupestrian grasslands. *PLoS One*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167161>
- Dáttilo W, Lara-Rodríguez N, Jordano P et al. (2016) Unraveling Darwin’s entangled bank: architecture and robustness of mutualistic networks with multiple interaction types. *Proceedings of the Royal Society B*. <https://dx.doi.org/10.6084/m9.figshare.c.3575735>
- Dáttilo W, Rico-Gray V (2018) *Ecological networks in the Tropics: An Integrative Overview of Species Interactions from Some of the Most Species-Rich Habitats on Earth*. 1st. Springer international publishing, Gewerbestrasse
- Del-Claro K (1998) A importância do comportamento de formigas em interações: formigas e tripes em *Peixotoa tomentosa* (Malpighiaceae) no cerrado. *Revista de Etologia* 1: 3-10

- Del-Claro K, Marquis RJ (2015) Ant species identity has a greater effect than fire on the outcome of an ant protection system in Brazilian Cerrado. *Biotropica* 47: 459-467
- Del-Claro K, Rico-Gray V, Torezan-Silingardi, HM, et al. (2016) Loss and gains in ant-plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. *Insectes Sociaux* 63: 207-221
- Dormann CF, Gruber B, Fründ J (2008) Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R News* 8: 8-11
- Dormann CF, Strauss R (2014) A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. Peres-Neto P, editor. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 90-98
- Ehrlich PR, Raven PH (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608
- Eisenlohr PV, Felfili JM, Melo MMRF, Andrade LA, Meira-Neto JAA (2015) *Fitossociologia no Brasil - Volume 2: Métodos e estudos de casos*. 1st. Editora UFV, Viçosa
- Eldridge SA (2016) Territoriality in ants (Hymenoptera: Formicidae): a review. *Myrmecological News* 23: 101–118
- Fagundes R, Dáttilo W, Ribeiro SP, Rico-Gray V, Jordano P, Del-Claro K (2017) Differences among ant species in plant protection are related to production of extrafloral nectar and degree of leaf herbivory. *Biological Journal of the Linnean Society* 122: 71-83
- Feeny P (1976) Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry* 10: 1-40
- Futuyma DJ, Agrawal AA (2009) Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904106106>
- García-Robledo C (2005) Comparación de dos métodos para medir herbivoría. Es la herbivoría en el Geotrópico mayor de lo que creemos?. *Revista de Biología Tropical* 53: 111-114
- Gorden NLS, Adler LS (2016) Florivory shapes both leaf and floral interactions. *Ecosphere*. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1326>
- Hairston NG, Smith FE, Slobodkin LB (1960) Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist* 94: 421-425
- Hambäck PA, Oksanen L, Ekerholm P, Lindgren Å, Oksanen T, Schneider M (2004) Predators indirectly protect tundra plants by reducing herbivore abundance. *Oikos* 106: 85-92
- Katayama N, Suzuki N (2004) Role of extrafloral nectaries of *Vicia faba* in attraction of ants and herbivore exclusion by ants. *Entomological Science* 7: 119-124
- Koptur S, Lawton JH (1988) Interactions among vetches bearing extrafloral nectaries, their biotic protective agents, and herbivores. *Ecology* 69: 278-283
- Kost C, Heil M (2005) Increased availability of extrafloral nectar reduces herbivory in Lima bean plants (*Phaseolus lunatus*, Fabaceae). *Basic and Applied Ecology* 6: 237-248

- Kozlov MV, Lanta V, Zverev V, Zvereva EL (2015) Background losses of woody plant foliage to insects show variable relationships with plant functional traits across the globe. *Journal of Ecology* 103: 1519-1528
- Kozlov MV, Lanta V, Zverev V, Zvereva EL (2015) Global patterns in background losses of woody plant foliage to insects. *Global Ecology and Biogeography* 2: 1126-1135
- Kozlov MV, Zvereva EL (2017) *Background Insect Herbivory: Impacts, Patterns and Methodology*. Progress in Botany, New York
- Linhart YB (1991) Disease, parasitism and herbivory: multidimensional challenges in plant evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 6: 392-396
- Marquis R (1984) Leaf herbivory decreases fitness of a tropical plant species. *Science* 226: 537-539
- Mattson WJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119-161
- Mello MA, Rodrigues FA, Costa LD, Kissling WD, Şekercioğlu ÇH, Marquitti FM, Kalko EK (2015) Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos* 124: 1031-1039
- Nascimento EA, Del-Claro K (2010) Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 205: 754-756
- Novotny V, Drozd P, Miller SE, Kulfan M, Janda M, Basset Y, Weiblen GD (2006) Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests?. *Science* 313: 1115-1118
- Pinto VD (2017) Atributos funcionais e herbivoria em espécies congêneres de habitats contrastantes. Dissertação, Universidade Federal de Ouro Preto
- Pires MM, Guimarães PR (2013) Interaction intimacy organizes networks of antagonistic interactions in different ways. *Journal of the Royal Society Interface*. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2012.0649>
- Powell (2008) Ecological specialization and the evolution of a specialized caste in *Cephalotes* ants. *Functional ecology* 22: 902-911
- Price PW, Denno R, Eubanks M, Finke DI, Kaplan I (2012) *Insect Ecology – Behavior, Populations and Communities*. Cambridge University Press, Cambridge.
- R Core Team (2017) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Rasband WS (1997) *ImageJ software*. National Institutes of Health. Bethesda, Maryland
- Ribeiro SP, Pimenta HR, Fernandes GW (1994) Herbivory by chewing and sucking insects on *Tabebuia ochracea*. *Biotropica* 26: 302-307
- Ribeiro SP, Fernandes GW (2000) Interações entre insetos e plantas no Cerrado: teoria e hipóteses de trabalho. In: Martins RP, Lewinshon TM, Barbeitos MS (ed) *Ecologia e comportamento de insetos*. Oecologia Brasiliensis, Rio de Janeiro, pp 299-320

- Ribeiro SP, Brown V (2006) Prevalence of monodominant vigorous tree populations in the tropics: herbivory pressure on *Tabebuia* species in very different habitats. *Journal of Ecology* 94: 932–941
- Ribeiro SP, Londe V, Bueno AP, Barbosa JS, Correa TL, Soelt T, Maia M, Pinto VD, Dueli GF, Sousa HC, Kozovits AR, Nalini HA (2016) Plant defense against leaf herbivory based on metal accumulation: examples from a tropical high altitude ecosystem. *Plant Species Biology*. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12136>
- Rosumek FB, Silveira FAO, Neves FS, de U Barbosa NPU, Diniz L, Oki Y, Pezzini F, Fernandes GW, Cornelissen T (2009) Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia* 160: 537-549
- Ruohomäki K, Haukioja E, Repka S, Lehtilä K (1997) Leaf value: effects of damage to individual leaves on growth and reproduction of mountain birch shoots. *Ecology* 78: 2105-2117
- Schmitz OJ, Sokol-Hessner L (2002) Linearity in the aggregate effects of multiple predators in a food web. *Ecology Letters* 5: 168-172
- Schmitz OJ, Krivan V, Ovadia O (2004) Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters* 7: 153-163
- Schowalter TD (2011) *Insect Ecology: An Ecosystem Approach*. 3rd edn. Elsevier Academic Press, San Diego
- Vilela AA, Torezan-Silingardi HM, Del-Claro K (2014) Conditional outcomes in ant-plant-herbivore interactions influenced by sequential flowering. *Flora (Jena)* 209: 359-366
- Wardhaugh CW, Edwards W, Stork NE (2014) The specialization and structure of antagonistic and mutualistic networks of beetles on rainforest canopy trees. *Biological journal of the Linnean Society* 114: 287-295
- Welti E, Helzer C, Joern A (2017) Impacts of plant diversity on arthropod communities and plant-herbivore network architecture. *Ecosphere*. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1983>
- Wilkinson L (1992) *SYSTAT for Windows: statistics, graphics, data, getting started*. Systat, Evanston
- Zvereva E, Zverev V, Kozlov MV (2012) Little strokes fell great oaks: minor but chronic herbivory substantially reduces birch growth. *Oikos* 121: 2036-2043

Conclusão Geral

As fenofases das espécies estudadas foram influenciadas pela sazonalidade, apresentando ritmos sazonais na produção de folhas, flores e frutos, com correlações significativas com várias variáveis climáticas. As folhas foram produzidas ao longo das duas estações, com queda foliar na estação seca e as floradas não se sobrepuseram, apresentando um padrão de floração sequencial, que pode diminuir a competição por polinizadores e maximizar a transferência de pólen intraespecífica. A herbivoria encontrada para as espécies foi maior do que os níveis globais propostos, mostrando que deve ser dado um maior foco à região tropical, onde as plantas estão sub-amostradas. Plantas com nectários extraflorais apresentaram níveis significativamente menores de herbivoria que plantas sem nectários, o que pode indicar o papel defensivo das formigas, reduzindo assim o nível de dano foliar. As redes estudadas apresentaram baixa especialização e sobreposição de nichos, indicando a presença de espécies generalistas de insetos, que não se sobrepõem no uso do recurso em cada espécie de planta, e as espécies centrais das redes estudadas foram compostas exclusivamente ou em sua maioria por formigas, podendo ter influência nos níveis de herbivoria das plantas, o que as tornaria elementos-chave na estrutura e estabilidade das redes estudadas. Os resultados encontrados são de grande importância para o entendimento da reprodução das plantas, da organização espaço-temporal dos recursos disponíveis, mostram a importância das variáveis climáticas no desencadeamento dos eventos fenológicos, revelam os níveis de herbivoria e descrevem a organização, a estrutura e a dinâmica das redes dessas espécies, fornecendo embasamento para novos estudos.