

Universidade Federal de São João del-Rei

Departamento de Ciências Naturais

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Padrões de florivoria e herbivoria em plantas tropicais e redes de  
interações tróficas associadas

Maria Gabriela Boaventura de Castro

São João del-Rei

2018

Maria Gabriela Boaventura de Castro

Padrões de florivoria e herbivoria em plantas tropicais e redes de  
interações tróficas associadas

Orientadora: 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

B664p Boaventura de Castro, Maria Gabriela.  
Padrões de florivoria e herbivoria em plantas  
tropicais e redes de interações tróficas associadas /  
Maria Gabriela Boaventura de Castro ; orientadora  
Tatiana Garabini Cornelissen. -- São João del-Rei,  
2018.  
106 p.

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

1. Este trabalho é o resultado do estudo sobre  
interações antagônicas em diferentes espécies de  
plantas e das redes tróficas de herbívoros e florívoros  
que mediam essas interações. I. Garabini Cornelissen,  
Tatiana, orient. II. Título.

Nome: Maria Gabriela Boaventura de Castro

Título: Padrões de florivoria e herbivoria em plantas tropicais e redes de interações tróficas associadas

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. Tatiana Garabini Cornelissen (Orientadora)

Universidade Federal de São João del-Rei

(Assinatura)

Prof. Dr. Sérgio Pontes Ribeiro (membro titular)

Universidade Federal de Ouro Preto

(Assinatura)

Dr. Flávio de Carvalho Camarota (membro titular)

George Washington University

(Assinatura)

Financiamento:



Apoio e Colaborações:



## **Agradecimentos**

Agradeço a Deus em primeiro lugar, pela minha vida.

Aos meus amados mamãe, papai e ao meu irmão Gui pelo amor e apoio incondicional, por respeitarem minhas escolhas e acreditarem em mim mesmo nos momentos em que nem eu acreditei. As minhas conquistas não são só minhas, são nossas, pois vocês são grande parte de todas elas. Amo vocês a minha eterna gratidão e o meu maior amor.

Ao restante da minha família, especialmente meus avós Lili e Zezé e, aos tios e primos que sempre estiveram presente na minha vida e são parte do meu alicerce. Amo vocês!

Ao João, meu companheiro de vida, por estar ao meu lado incondicionalmente, pela amizade, carinho, paciência, bom senso e suporte sempre. Amo você!

A Tatiana Cornelissen, minha orientadora e amiga querida, que ao longo desses cinco anos de parceria tanto me ajudou, ensinou e apoiou. Tati, você é pra mim um exemplo de generosidade, profissional e pessoa. Sou eternamente grata a ti por tudo!

Minha gratidão aos meus amigos amados, os de São João del-Rei, especialmente a Larissa que sempre esteve comigo para tudo desde a graduação e, aos amigos do Grupo espirita “tudo por Jesus” que tem sido um apoio e alento. Aos amigos de Curvelo, Nati, Ray e, ao Chico (meu amigo de 4 patas) e, minhas primas-amigas-irmãs Júlia, Helena, Aninha e Nathália, que mesmo distantes fisicamente foram apoio e carinho durante esse ciclo.

Ao Cássio, pela amizade e parceria durante esses dois anos de mestrado.

Aos meus colegas de turma e a todo o LEVIN pelo suporte.

A Fernanda por estar me introduzindo no mundo das redes ecológicas com toda paciência e boa vontade.

Ao Chiquinho, que foi o responsável por construir meu instrumento de coleta.

Ao Flávio Camarota que com a maior boa vontade me ajudou na identificação das formigas.

À FAPEMIG pela concessão da bolsa de mestrado e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UFSJ.

E a todos os outros que de alguma forma fizeram parte desse ciclo tão bonito e tão importante para mim! MUITO OBRIGADA!

## Sumário

|                                  |    |
|----------------------------------|----|
| Resumo Geral .....               | 1  |
| Abstract .....                   | 3  |
| Introdução Geral .....           | 5  |
| Referências Bibliográficas ..... | 10 |

### Capítulo I: Padrões de herbivoria e florivoria em espécies de plantas tropicais

|                                  |    |
|----------------------------------|----|
| Resumo .....                     | 12 |
| Abstract .....                   | 13 |
| Introdução .....                 | 14 |
| Materiais e Métodos .....        | 18 |
| Sistema de Estudo .....          | 18 |
| Área de Estudo .....             | 24 |
| Coleta de dados .....            | 25 |
| Análise de dados .....           | 27 |
| Resultados .....                 | 28 |
| Discussão .....                  | 42 |
| Referências Bibliográficas ..... | 50 |

### Capítulo II: Redes de interações inseto-planta em espécies hospedeiras filogeneticamente relacionadas

|                  |    |
|------------------|----|
| Resumo .....     | 54 |
| Abstract .....   | 56 |
| Introdução ..... | 58 |

|                                  |    |
|----------------------------------|----|
| Materiais e Métodos .....        | 61 |
| Sistema de Estudo .....          | 61 |
| Área de Estudo .....             | 62 |
| Coleta de dados .....            | 63 |
| Estrutura da rede .....          | 65 |
| Resultados .....                 | 67 |
| Discussão .....                  | 85 |
| Referências Bibliográficas ..... | 93 |
| Conclusão Geral .....            | 96 |
| Material Suplementar .....       | 97 |

## Resumo Geral

Herbivoria e florivoria são interações antagônicas onipresentes em todos os ecossistemas terrestres, sendo responsáveis pela condução de energia para os níveis tróficos superiores, bem como pela diminuição do *fitness* de diversas espécies de plantas. Apesar disso, os padrões de ocorrência dessas interações continuam indefinidos para plantas e insetos da região tropical. Nesse contexto, os objetivos do presente estudo foram avaliar os padrões de ocorrência de herbivoria e florivoria em plantas tropicais e analisar o papel da estrutura das redes tróficas de florívoros e herbívoros nessas interações. Para tal, foram coletadas folhas e flores de 14 espécies distintas de plantas tropicais (n=204 indivíduos) e insetos florívoros e herbívoros associados a quatro espécies de ipê (Bignoniaceae) (n=60 indivíduos). A quantidade de tecido perdido por herbivoria e florivoria foi medida para todas as espécies e foi testada a existência de relação positiva entre essas duas interações. As perdas por herbivoria e florivoria também foram relacionadas a traços funcionais de flores e folhas, intrínsecos de cada espécie ou grupo de plantas. Para analisar as comunidades de insetos relacionadas às interações antagônicas foram coletados insetos florívoros e herbívoros de cada espécie de ipê. Esses insetos foram identificados até o menor grau taxonômico possível e relacionados à cada espécie de ipê e tecido vegetal (flor ou folha), e analisados sob a perspectiva de redes ecológicas. Foram medidas um total de 3.791 folhas e 3.025 flores. A florivoria, ao contrário do esperado, apresentou maiores perdas de tecido (7.6%) que a herbivoria (6.13%). Essas duas interações antagônicas aconteceram de forma independente, contrariando estudos anteriores, mas apresentaram relação direta com traços funcionais de folhas e flores de todas as espécies vegetais. A herbivoria esteve diretamente relacionada a área foliar específica (SLA) da grande maioria das plantas. A florivoria foi positivamente relacionada à morfologia da corola, ao tempo de duração das folhas nas plantas e a aparência de plantas. Este estudo demonstrou a importância de avaliar-se a florivoria e a herbivoria simultaneamente e determinar quais características das flores e folhas influenciam tais interações antagônicas. As comunidades de herbívoros e florívoros registraram um total de 245 eventos de interação entre as 100 espécies distintas de insetos e as quatro espécies de ipê, sendo que 55.5% desses eventos representaram florivoria e 44.5% representaram herbivoria. Hemiptera (39.18%) e Coleoptera (31.42%) realizaram a maior parte dos eventos de interação que

compuseram as redes antagônicas. A estrutura das redes antagônicas não foi similar entre as espécies de ipê e indica que as comunidades de insetos associadas a cada espécie não se complementam para realizar os antagonismos. Mas, apesar disso, as redes de florívoros e herbívoros de cada espécie de ipê possuem estrutura e composição de espécies similar e, portanto se complementam para realizar os antagonismos nas plantas analisadas. Todas as redes estudadas foram estruturadas por núcleos de espécies-chave, onde os principais florívoros são insetos das ordens Thysanoptera e Coleoptera, enquanto que os principais herbívoros são espécies de Hemiptera. As formigas, apesar de não serem nem florívoras e nem herbívoras exercem influência sobre os insetos que compõe todas as redes estudadas. Assim, o presente estudo sugere que as estratégias de forrageamento empregadas pelas formigas parecem promover maior ou menor particionamento de nicho, tornando-as espécies-chave, responsáveis por estruturar todas as comunidades antagônicas analisadas. A dominância de formigas ocorre de forma oportunista, mediada pela abundância do recuso alimentar e reflete diretamente as porcentagens de tecido perdido por herbivoria e florivoria. Este foi o primeiro estudo a avaliar padrões de herbivoria e florivoria para as mesmas espécies de plantas tropicais e foi o primeiro a avaliar as redes antagônicas de florívoros e herbívoros associadas a esses padrões.

## Abstract

Herbivory and florivory are omnipresent antagonistic interactions in all terrestrial ecosystems, being responsible for the conduction of energy to higher trophic levels, as well as for the decreased *fitness* of several plant species. The patterns of occurrence of these interactions, however, remain undefined for tropical plants and insects. In this context, the aims of this study were to evaluate the patterns of herbivory and florivory in tropical plants and to examine the role of the structure of florivore and herbivore communities through ecological networks. For this aim, leaves and flowers were collected from 14 different species of tropical plants (n= 204 individuals) and florivores and herbivores associated with four species of ipê (Bignoniaceae) (n= 60 individuals). The amount of tissue lost by herbivory and florivory was determined for all species and the existence of a positive relationship between these two interactions was evaluated. Herbivory and florivory losses were also related to functional traits of flowers and leaves. In order to evaluate the insect communities related to these antagonistic interactions, florivores and herbivores of each ipê species were collected. These insects were identified to the lowest possible taxonomic level and related to each species of ipê and plant tissue (flower or leaf), and analyzed from the perspective of ecological networks. A total of 3.791 leaves and 3.025 flowers were measured. Florivory, contrary to the expectations, exhibited highest tissue losses (7.6%) compared to herbivory (6.13%). These two antagonistic interactions occurred independently, contrarying previous studies, but exhibited a direct relationship with functional traits of leaves and flowers for all plant species. Herbivory levels were directly related to the specific leaf area (SLA) of most plants. Florivory, on the other hand, was positively related to corolla morphology, leaf duration in plants and plant apparency. This study demonstrated the importance of evaluating florivory and herbivory simultaneously and determining the characteristics of flowers and leaves influencing these antagonistic interactions. The herbivore and florivore communities registered a total of 245 interaction events amongst the 100 distinct species of insects and the four ipê species, with 55.5% of these events representing florivory and 44.5% representing herbivory. Hemiptera (39.18%) and Coleoptera (31.42%) performed most of the interaction events that composed the antagonistic networks. The structure of the antagonistic networks was not similar amongst the ipê species and indicates that the insect communities associated with each

species do not complement each other. Despite this, the networks of florivores and herbivores of each ipê species have similar structure and species composition and, therefore, complement each other. All the networks studied were structured by core of key species, where main florivores are insects of the orders Thysanoptera and Coleoptera, while the main herbivores are species of Hemiptera. The ants, although they are neither florivorous nor herbivorous, exert influence on the insects that make up all the studied nets. Thus, the present study suggests that the foraging strategies employed by the ants seem to promote greater or less niche partitioning, making them key species, responsible for structuring all the antagonistic communities here analyzed. The dominance of ants occurs opportunistically, mediated by the abundance of food resources and reflects directly the percentages of tissue lost by herbivory and florivory. This was the first study to evaluate herbivory and florivory patterns for the same species of tropical plants and was the first to evaluate the antagonistic networks of florivores and herbivores associated to these patterns.

## Introdução Geral

Interações entre insetos e plantas têm papel determinante na dinâmica das populações, na estrutura das comunidades, nos processos evolutivos e nos serviços ecossistêmicos. A herbivoria, especialmente, é um dos principais veículos para a condução de energia entre os níveis tróficos mais basais e superiores (Ribeiro & Fernandes 2000, Price 2002, Dáttilo & Rico-Gray 2018). A herbivoria foliar – tratada no presente estudo apenas como herbivoria - é uma interação amplamente estudada devido à sua influência na evolução e composição de espécies de plantas em comunidades e aos impactos que essa pode causar no *fitness* das plantas, tornando-a foco comum da maioria dos estudos sobre relações antagônicas entre plantas e insetos (Ribeiro & Fernandes 2000, McCall 2008, Kozlov *et al.* 2015a, Kozlov *et al.* 2015b, Kozlov & Zvereva 2017). A florivoria - herbivoria nas flores - é uma interação tão importante quanto a herbivoria, mas muito menos avaliada já que a maioria dos estudos tende a se concentrar na herbivoria foliar como relação antagonística e na polinização como relação mutualística (McCall & Irwin 2006, McCall 2008, Gorden & Adler 2016). Para a herbivoria, por outro lado, os dados estão começando a se acumular para gerar padrões globais de remoção foliar por insetos (veja Kozlov *et al.* 2015,ab), apesar da baixa representatividade de espécies de plantas da região tropical nesses estudos.

Enquanto na herbivoria ocorre o consumo do principal órgão fotossinteticamente ativo – a folha, na florivoria, como o próprio nome já diz, o tecido consumido é a flor, o órgão reprodutor característico de todas as angiospermas (Inouye 1980, McCall & Irwin 2006, McCall 2008). A florivoria pode afetar diretamente a aptidão das plantas a se reproduzir quando as partes florais consumidas e/ou danificadas estão diretamente ligadas à reprodução como os estames, pistilos, pólen e óvulos (Inouye 1980, McCall &

Irwin 2006, McCall 2008, Gorden & Adler 2016) ou indiretamente quando são consumidas e/ou danificadas partes florais ligadas à exibição visual como: botões florais, brácteas, sépalas e pétalas, o que pode acarretar na diminuição e até mesmo inviabilização da visitação por polinizadores e posteriormente à reprodução e produção de frutos e sementes (McCall & Irwin 2006, McCall 2008). A herbivoria por outro lado, pode afetar as plantas no sentido de sua capacidade para aquisição de recursos, prejudicar o seu desenvolvimento e ainda afetar a ciclagem de nutrientes no solo (Ribeiro & Fernandes 2000, Price 2002, McCall 2008, Kozlov *et al.* 2015a).

Apesar da importância da florivoria para as comunidades vegetais, estudos dessa interação ecológica ainda são bastante escassos, mesmo para aquelas espécies amplamente conhecidas e estudadas do ponto de vista da biologia floral. O interesse sobre essa interação vem crescendo no Brasil, e alguns poucos estudos foram realizados acerca do impacto da florivoria no sucesso reprodutivo de algumas espécies como, *Annona dioica* (Annonaceae) (Neto & Teixeira 2006), *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) (Tunes, 2017) e *Senna spectabilis* (Leguminosae) (Campos & Lopes, 2010).

Os danos causados pela herbivoria e florivoria juntos, podem ter efeitos apenas a nível individual ou podem afetar populações e comunidades inteiras. Entretanto, existem ainda poucos dados acumulados de florivoria e herbivoria para as mesmas espécies vegetais de forma a inviabilizar generalizações sobre os impactos dessas interações na performance individual e seus efeitos nas comunidades (McCall & Irwin 2006, Kozlov *et al.* 2015, Gorden & Adler 2016).

A forma com que a herbivoria e a florivoria impactam as plantas está diretamente ligada, dentre outros fatores, à identidade dos insetos causadores dos danos e com a relação entre eles e as plantas associadas. Os insetos sugadores de seiva e os

mastigadores de material vegetal são os grupos de herbívoros e florívoros mais comumente observados interagindo com plantas (Ribeiro *et al.* 1994, Fernandes *et al.* 2005) e cada grupo pode afetar de forma diferente o *fitness* da planta explorada (Inouye 1980, Barros 2001, Ribeiro & Brown 2006, Moreira *et al.* 2013, Costa *et al.* 2016). Dentro destes grupos existem ainda aquelas espécies que são generalistas e se alimentam de flores e folhas de várias espécies de plantas diferentes, e existem as especialistas, aquelas que se especializam em uma família ou gênero de planta ou, ainda, em um tipo de tecido – flor ou folha (McCall & Irwin 2006, McCall 2008).

Espécies de herbívoros e florívoros interagem com diversas espécies de plantas, formando um emaranhado de redes de interações tróficas (Bagchi *et al.* 2014, Dáttilo & Rico-Gray 2018). As análises de redes têm sido especialmente úteis para entender o papel das interações inseto-planta na organização e dinâmica de comunidades. Métricas diferentes vêm sendo capazes de descrever as estrutura das redes de interações inseto-planta (e.g., Bascompte & Jordano 2007, Costa *et al.* 2016, Dáttilo & Rico-Gray 2018), mas o foco principal tem sido em alguns grupos em particular, como polinizadores (Dáttilo *et al.* 2016) e formigas (Costa *et al.* 2016), com poucos estudos ainda de redes antagonísticas (veja Forister *et al.* 2014, Becerra 2015, Volf *et al.* 2017) Além disto, a estrutura e a dinâmica das redes de florívoros e herbívoros dentro das mesmas espécies de plantas tropicais ainda não é conhecida. Deste modo fica difícil estimar o prejuízo que essas interações antagonísticas juntas podem causar ao *fitness* das plantas. Uma vez que flores e folhas bem como seus florívoros e herbívoros estão presentes simultaneamente em grande parte das espécies vegetais fica difícil separar estas duas interações.

Uma alternativa para compreender redes antagonísticas simultâneas é estudar plantas decíduas como modelos, já que estas perdem as folhas durante um período do seu ciclo

de vida (Raven *et al.* 2007). A deciduidade é um fenômeno que pode separar temporalmente comunidades de herbívoros e florívoros, já que em muitas espécies vegetais decíduas flor e folha fazem parte de períodos fenológicos distintos (Raven *et al.* 2007). A família Bignoniaceae e especialmente os gêneros, *Tabebuia* e *Handroanthus* - que representam as espécies brasileiras de ipês - são bem conhecidos por florescer enquanto decíduas (Gentry 1974). Próximo ao seu período de floração as espécies desses gêneros começam a perder sua folhagem e no ápice desse período elas já se encontram praticamente desprovidas de todas as folhas. A nova folhagem só começa a aparecer durante o período de frutificação, quando findado o período de floração (*observação pessoal*).

Nos trópicos onde acredita-se que a diversificação dos insetos esteja relacionada de forma mais intensa com a diversificação das plantas, existem poucos estudos sobre florivoria e nenhum ainda que tenha comparado as porcentagens de biomassa vegetal perdida por florívoros e herbívoros para a mesma espécie vegetal. Poucos estudos analisaram o funcionamento das redes tróficas de herbívoros nesta região e nenhum ainda comparou redes de florívoros e herbívoros para espécies de plantas filogeneticamente relacionadas. A maioria dos estudos sobre redes ecológicas na região tropical se concentram na análise de redes mutualistas, como as redes de frugivoria e dispersão de sementes (veja Mello *et al.* 2015, Dáttilo *et al.* 2016, Guerra *et al.* 2017).

Neste contexto, este trabalho é o resultado do estudo sobre interações antagônicas em diferentes espécies de plantas e das redes tróficas de herbívoros e florívoros que mediam essas interações e foi assim, dividido em dois capítulos. O primeiro capítulo consiste em um estudo investigativo sobre os padrões de florivoria e herbivoria para diferentes espécies de plantas tropicais. O segundo capítulo consiste em um estudo

comparativo sobre a estrutura das redes tróficas de florívoros e herbívoros em espécies de planta da família Bignoniaceae.

## Referências

- Bascompte J and Jordano P (2007) Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38:567–593.
- Bagchi R, Gallery RE, Gripenberg S (2014) Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature* 506:85–88.
- Barros MG (2001) Pollination ecology of *Tabebuia aurea* (Manso) Benth. Hook. and *T. ochracea* (Cham.) Standl. (Bignoniaceae) in Central Brazil cerrado vegetation. *Revista Brasileira de Botânica* 24:255-261.
- Becerra J (2015) On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112:6098–6103.
- Campos TF and Lopes AFV (2010) Florivoria em *Senna spectabilis* (D.C.) (Leguminosae) em área de caatinga: efeito na polinização e no sucesso reprodutivo. *Anais do XVIII Conic* 1:1-4.
- 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* 11:e0167161.
- 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 Royal Society* 283:20161564.
- Dáttilo W and 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.* Springer International Publishing, México.
- Fernandes GW, Fagundes M, Greco MKB, Barbeitos SM, Santos JC (2005). Ants and their effects on an insect herbivore community associated with the inflorescences of *Byrsonima crassifolia* (Linnaeus) H.B.K. (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 49:264-269.
- Forister ML, Novotny AK, Panorska L *et al* (2015) The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112:442–447.
- Gentry AH (1974) Flowering Phenology and Diversity in Tropical Bignoniaceae *Biotropica* 6:64-68.
- Gorden NLS and Adler LS (2016) Florivory shapes both leaf and floral interactions. *Ecosphere* 7:e01326.
- Guerra TJ, Dayrell RLC, Arruda AJ, Dáttilo W, Teixido AL, Messeder JVS, Silveira FAO (2017) Intraspecific variation in fruit–frugivore interactions: effects of fruiting neighborhood and consequences for seed dispersal. *Oecologia* 185:233-243.
- Inouye DW (1980) The terminology of floral larceny. *Ecology* 67:1251-1253.
- Kozlov MV, Lanta V, Zverev V, Zvereva EL (2015a) 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 (2015b) Global patterns in background losses of woody plant foliage to insects. *Global Ecology and Biogeography* 2: 1126-1135.
- Kozlov MV and Zvereva EL (2017) Background Insect Herbivory: Impacts, Patterns and Methodology. *Progress in Botany*, Springer, 79:313-355.
- MCcall AC and Irwin RE (2006) Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters* 9:1351–1365.
- Mello MAR, Rodrigues FA, Costa L da F, Kissling WD, Şekercioğlu C, H, Marquitti FMD, *et al.* (2015) Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos.* ; 124:1031–1039.
- MCcall AC (2008) Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. *Oecologia* 155:729–737.
- Moreira PA, Silva JO, Costa FV, Brandão DO, Neves FS (2013) Herbivoria foliar em *Tabebuia ochraceae* (Cham.) (Bignoniaceae) em dois estágios sucessionais de uma floresta estacional decidual. *Lundiana* 11:69-71.
- Neto PHF and Teixeira R C (2006) Florivoria e razão sexual em *Annona dioica* St. Hil.(Annonaceae) no Pantanal da Nhecolândia, Brazil. *Acta Botânica Brasiliis* 20:405-409.
- Price PW (2002) Species interactions and the evolution of biodiversity. In: Herrera CM, Pellmyr O (eds) *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, 3–26.
- Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE (2007) *Biologia Vegetal*. 7ª edição. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Ribeiro SP and 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 and Wilson GW (2000) Interações entre insetos e plantas no cerrado: teoria e hipóteses de trabalho. In Martins RP, Lewinsohn TM, Barbeitos MS. *Ecologia e comportamento de Insetos*. *Oecologia Brasiliensis*, PPGE-UFRJ 8:299-320.
- Ribeiro SP and Brown VK. (1999) Insect herbivory in tree crowns of *Tabebuia aurea* and *T. ochracea* (Bignoniaceae) in Brazil: contrasting the Cerrado with the "Pantanal Matogrossense". *Selbyana* 20:159-17.
- Ribeiro SP, Pimenta HR, Fernandes GW. (1994) Herbivory by chewing and sucking insects on *Tabebuia ochracea*. *Biotropica* 26: 302-307.
- Tunes PT (2017) Influência da florivoria sobre a polinização de espécies ornitófilas. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociência (IBB) da Universidade Estadual Paulista (UNESP).
- Volf M, Pyszko P, Abe T et al. (2017) Phylogenetic composition of the host plant communities drives plant-herbivore food web structure. *Journal of Animal Ecology*, 86:556- 565.

## Capítulo I: Padrões de herbivoria e florivoria em espécies de plantas tropicais

Maria Gabriela Boaventura de Castro<sup>1\*</sup> e Tatiana Garabini Cornelissen<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade Federal de São João del-Rei. \*mgabibc1@hotmail.com

---

**Resumo:** A herbivoria e a florivoria são relações antagônicas distintas que podem afetar diretamente o *fitness* das plantas. Apesar disso existem poucos estudos sobre os padrões de ocorrência e impacto destas interações simultaneamente em plantas hospedeiras. Na região tropical, especialmente no Brasil, um dos países com maior diversidade de plantas e insetos do mundo não se sabe ao certo a quantidade de tecido floral e foliar que é efetivamente perdido por herbivoria e florivoria. A Hipótese da Defesa Ótima prevê que as flores, por serem órgãos reprodutivos, sejam mais protegidas contra insetos do que folhas e apresentem assim menores níveis de danos. Traços funcionais de folhas e flores também podem influenciar os níveis de perda de tecido foliar e floral. Os objetivos do presente estudo foram examinar padrões de florivoria e herbivoria para espécies de plantas tropicais e detectar quais características funcionais influenciam estes padrões. Foram analisadas flores e folhas de 204 indivíduos distribuídos em 14 espécies de plantas, em 4 famílias e 8 gêneros distintos. As áreas floral e foliar perdidas foram determinadas através da razão entre a área perdida e a área total de cada tipo de tecido. Os resultados indicaram que a florivoria tende a ultrapassar a herbivoria nas espécies analisadas (7.6% e 6.13%, respectivamente), mas apesar disto estas duas interações ocorrem de forma independente ( $R^2=0.21$ ,  $P=0.082$ ). As porcentagens de herbivoria encontradas são duas vezes maiores do que as encontradas na literatura para plantas tropicais. A única característica funcional que influenciou a herbivoria foi a área foliar específica (SLA) ( $R^2=0.197$ ,  $P=0.0001$ ). Já a florivoria foi influenciada por todas as características funcionais testadas como, o tipo de crescimento ( $F_{1,202}=10.52$ ,  $P=0.002$ ), a morfologia da corola ( $F_{1,202}=5.89$ ,  $P=0.016$ ) e o tempo de duração das folhas ( $F_{1,202}=10.39$ ,  $P=0.001$ ). Este estudo demonstrou que a florivoria tende a ultrapassar a herbivoria em plantas tropicais e indica a importância desta interação. Os resultados deste estudo não apoiam os padrões propostos para herbivoria e indicam maiores níveis de danos do que os reportados em análises globais. A relação direta e positiva entre herbivoria e SLA indica que os insetos se alimentam preferencialmente de folhas mais macias e mais nutritivas. Os insetos florívoros aqui estudados se alimentam preferencialmente de flores não-tubulares, de espécies de plantas menos aparentes e perenes. Este estudo traz as primeiras previsões sobre as perdas de tecido vegetal por florívoros e herbívoros para as mesmas espécies de plantas e indica os níveis de danos a flores e folhas para espécies diversas.

**Palavras chave:** Florivoria, Herbivoria, Dano floral, SLA, Traços funcionais.

## Chapter I: Patterns of herbivory and florivory in tropical plant species

Maria Gabriela Boaventura de Castro<sup>1\*</sup> e Tatiana Garabini Cornelissen<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade Federal de São João del-Rei. \*mgabibc1@hotmail.com

---

**Abstract:** Herbivory and florivory are distinct antagonistic relationships that can directly affect plant *fitness*. Despite this, there are few studies on the patterns of occurrence and impact of these interactions simultaneously on host plants. In the tropical region, especially in Brazil, one of the countries with the greatest diversity of plants and insects, there is no solid data regarding the amount of floral and leaf tissue that is effectively lost by herbivory and florivory. The Optimal Defense Hypothesis predicts that flowers, as reproductive organs, should be more protected against insects than leaves and thus experience lower levels of damage. Functional traits of leaves and flowers also influence levels of tissue loss. The aims of this study were to examine patterns of florivory and herbivory for tropical plant species and to detect which functional traits influence these patterns. Flowers and leaves of 204 individuals distributed into 14 plant species were analyzed in 4 families and 8 different genera. The lost floral and leaf areas were determined by the ratio of the lost area to the total area of each tissue type. The results indicated that florivory tends to surpass herbivory in the studied species (7.6% and 6.13%, respectively), but these two interactions occur independently ( $R^2=0.21$ ,  $P=0.082$ ). The percentages of herbivory found are twice as high as those found in the literature for tropical plants. The only functional trait that influenced the herbivory was specific leaf area (SLA) ( $R^2=0.197$ ,  $P=0.0001$ ). Florivory, on the other hand, was influenced by all the functional traits tested, such as the type of plant growth ( $F_{1,202}=10.52$ ,  $P=0.002$ ), corolla morphology ( $F_{1,202}=5.89$ ,  $P=0.016$ ) and leaf span ( $F_{1,202}=10.39$ ,  $P=0.001$ ). This study demonstrated that florivory tends to exceed herbivory in tropical plants and indicates the importance of this interaction. The results of this study do not support the proposed global standards for herbivory and indicate higher levels of damage than those reported in global analyzes. The direct and positive relationship between herbivory and SLA indicates that insects feed preferentially on softer, more nutritious leaves. The florivorous insects here studied preferentially feed upon non-tubular flowers, less apparent and evergreen plant species. This study provides the first predictions about losses of plant tissue by florivores and herbivores for the same plant species and indicates levels of damage to flowers and leaves for several plant species.

**Keywords:** Florivory, Herbivory, Floral damage, SLA, Functional traits.

## 1. Introdução

A herbivoria é onipresente em plantas e é virtualmente impossível encontrar uma planta sem sinais de danos (Kozlov & Zvereva 2017), e mesmo em porcentagens pequenas a herbivoria é capaz de afetar o *fitness* das plantas (Price 2002, Zvereva *et al.* 2012, Kozlov *et al.* 2015a, Kozlov & Zvereva 2017). Entretanto, mesmo com a documentada importância da florivoria e herbivoria para as interações inseto-plantas ainda não existe um consenso geral a respeito da quantidade de biomassa vegetal que é perdida para os insetos através dessas interações.

A herbivoria, apesar de ser um processo potencialmente determinante para a distribuição e performance de plantas, permanece amplamente pouco documentada. Uma das primeiras tentativas de revisar globalmente os níveis de herbivoria em plantas sugeriu que herbívoros removem em torno de 7.0% de área foliar em plantas da região temperada e 11.0% das plantas nos trópicos (Coley & Barone 1996). Metcalfe *et al.* (2014) fez um *update* nesses números avaliando os principais biomas terrestres e também encontrou remoção em torno de 7.0% de área foliar, mas os dados das regiões tropicais e temperadas foram agrupados nessa revisão. Na revisão mais recente e mais inclusiva Kozlov *et al.* (2015a) compilou estudos publicados e também dados coletados com um protocolo padrão ao longo de várias latitudes avaliando quase 950 espécies de plantas. Estes autores encontraram perda foliar para herbivoria por insetos em torno de 7.5% para dados publicados e 4.73% para dados coletados. A florivoria envolve a perda de tecidos florais ou órgãos reprodutivos (McCall & Irwin 2006, McCall 2008) e é ainda menos documentada que a herbivoria, não existindo ainda dados suficientes para gerar padrões de ocorrência e níveis de dano.

Apesar dos florívoros serem tão comuns em sistemas naturais quanto os herbívoros e, apesar da florivoria poder inclusive ultrapassar a herbivoria em forma, magnitude e impacto poucos estudos até agora estimaram a quantidade de tecido floral que é perdido para insetos florívoros (Strauss *et al.* 2004, Oguro & Sakai 2014), não permitindo nenhuma generalização nesse momento.

Alguns estudos sugerem que a herbivoria e florivoria podem estar relacionadas (McCall *et al.* 2018), uma vez que a herbivoria pode induzir resistência das flores para a florivoria, ou quando os herbívoros podem se tornar florívoros à medida que a planta cresce. Os estudos publicados até agora sobre o funcionamento destas duas interações antagonísticas entre insetos e plantas e simultâneas, analisaram apenas as mudanças que uma pode exercer sobre a química defensiva da outra e, nenhum estudo comparou ainda se de fato essas mudanças influenciam as porcentagens de florivoria e herbivoria para uma mesma espécie vegetal, deixando uma imensa lacuna a respeito dos efeitos combinados dessas interações (Oguro & Sakai 2014, Abdalsamee & Müller 2015, Louda & West 2015, Boyer *et al.* 2016, McCall *et al.* 2018).

A Hipótese da Defesa Ótima (Rhoades 1979) sugere que os tecidos vegetais mais valiosos para o *fitness* das plantas seriam mais bem defendidos e, dessa forma, as estruturas reprodutivas e folhas jovens seriam muito menos propensas a sofrerem perdas de biomassa por insetos do que outras estruturas como raízes, caules e folhas maduras (Ribeiro & Fernandes 2000, Strauss *et al.* 2004, Schaffner *et al.* 2011, Gorden & Adler 2016, Godschalx *et al.* 2016). Esta teoria foi testada diversas vezes do ponto de vista da química constitutiva dos tecidos foliares e florais, mas, sua aplicabilidade prática – a quantidade de cada tipo de tecido que é efetivamente perdido para insetos – foi testada em alguns poucos estudos em espécies de plantas da região temperada e, a maioria destes estudos avaliou as perdas por herbivoria e florivoria para apenas uma espécie ou

um pequeno grupo de espécies relacionadas e não a comunidades vegetais em geral (e.g., Godschalx *et al.* 2016; Gorden & Adler 2016; Boyer *et al.* 2016; McCall *et al.* 2018). Desta forma, apesar do que foi proposto pela teoria da defesa ótima, ainda não existe um consenso sobre qual dos dois tecidos, flor ou folha, é mais consumido por herbívoros e florívoros.

A florivoria e a herbivoria podem ser inversamente relacionadas, como proposto pela Teoria da Defesa Ótima e quando a própria herbivoria induz a produção de flores com maiores concentrações de defesa (McCall & Irwin 2006, McCall 2008), ou diretamente relacionadas, se os herbívoros forem generalistas em suas preferências e se alimentarem tanto da flor quanto da folha. Mas o pouco que se sabe sobre o funcionamento dessa interação ainda não permite chegar a nenhuma conclusão. (McCall & Irwin 2006, Kozlov *et al.* 2015,ab).

Traços funcionais intrínsecos e individuais das espécies e grupos de plantas podem estar diretamente relacionados às perdas de biomassa vegetal por herbivoria e florivoria (Feeny 1976, Ribeiro *et al.* 1994, Kozlov *et al.* 2015a, Kozlov *et al.* 2015b). O tamanho da planta e sua forma de vida, as síndromes florais, o tempo de durabilidade das folhas e a área foliar específica (do inglês SLA: specific leaf area) são características funcionais que diferem entre os taxa vegetais e, apoiados em várias teorias ecológicas (revisadas em Price 2002) podem explicar variações encontradas na quantidade de biomassa vegetal consumida por herbívoros e florívoros (Ribeiro & Fernandes 2000, Wright *et al.* 2004, Kozlov *et al.* 2015a,b).

A Teoria da Aparência de Plantas (Feeny 1976) prediz que plantas lenhosas, aquelas com maior porte e mais aparentes - as árvores, por exemplo - podem ser localizadas mais facilmente por insetos herbívoros, ao contrário de plantas menos aparentes e de vida curta – como - arbustos e lianas (Feeny 1976, Ribeiro & Fernandes 2000, Kozlov

*et al.* 2015b). Ainda, a durabilidade das folhas nas plantas pode torná-las mais ou menos aparentes devido à constância do recurso alimentar para herbívoros e, dessa forma, plantas decíduas em comparação com plantas perenes podem experimentar uma menor perda de biomassa vegetal (Givnish 2002, Pringle *et al.* 2011).

O conjunto de características florais compartilhado entre espécies e grupos de plantas como a forma, tamanho e tempo de floração - conhecido como síndromes florais (Fenster *et al.* 2004) tem a função de atrair grupos específicos de polinizadores, mas podem atrair também grupos específicos de florívoros capazes de causar danos de longo prazo a espécies e até comunidades (McCall & Irwin 2006, Ye *et al.* 2017). Dessa forma os caracteres florais, em especial a morfologia, podem estar diretamente relacionados com a quantidade de biomassa floral consumida pelos florívoros (McCall 2008, Carezza *et al.* 2011, Ye *et al.* 2017) .

Por fim, a área foliar específica (SLA) - a razão entre a área da folha e sua massa seca - vem sendo apontada em diversos estudos como um bom previsor da taxa de crescimento das plantas e/ou da sua taxa fotossintética (Cornelissen *et al.* 2003, Ribeiro & Brown 1999, Kozlov, *et. al* 2015b). Acredita-se que valores baixos de SLA indiquem alto investimento das espécies em defesas nas folhas e, portanto, espera-se que plantas com SLA pequeno sejam menos atrativas e menos consumidas por herbívoros e, vice-versa (Ribeiro & Brown 1999, Cornelissen *et al.* 2003, Wright *et al.*, 2004).

A região tropical e, principalmente o Brasil, é uma das mais ricas em diversidade de espécies de plantas (46.097 espécies, Zappi *et al.* 2015) e insetos (cerca de 90.000 espécies, Rafael *et al.* 2009), mas é ainda muito pouco representada em estudos mecanísticos sobre os padrões de herbivoria e florivoria, impedindo a generalização da ocorrência e implicações dessas interações nesta região. Assim, este estudo busca 1) avaliar padrões de ocorrência da florivoria e herbivoria para plantas tropicais, 2)

comparar a quantidade de biomassa vegetal perdida por insetos florívoros e herbívoros de diferentes espécies e 3) avaliar quais características vegetais e florais podem estar ligadas aos padrões encontrados. Testou-se a hipótese de que florivoria e herbivoria são interações intimamente relacionadas, de forma que a primeira é influenciada pela segunda; e a hipótese de que a herbivoria e a florivoria são influenciadas por traços funcionais. Espera-se que a herbivoria esteja positivamente relacionada ao SLA, ao tempo de duração das folhas e ao tipo de crescimento da espécie e, a florivoria esteja relacionada positivamente com a morfologia floral, ao tempo de duração das folhas e com o tipo de crescimento da espécie.

## **2. Metodologia**

### ***2.1 Sistema de estudo***

Para estimar e comparar a quantidade de tecido vegetal consumido por insetos florívoros e herbívoros em plantas tropicais, avaliar se a florivoria e a herbivoria são interações antagônicas relacionadas e se elas tem relação com algum traço funcional, foram selecionadas 14 espécies de plantas tropicais distribuídas em 4 famílias e dentro de 8 gêneros que variaram de lianas, a arbustos e árvores.

#### ***2.1.1 Família Bignoniaceae***

Bignoniaceae é uma família botânica representada por aproximadamente 800 espécies em 110 gêneros. São plantas lenhosas, na forma de lianas, arbustos e árvores. Possui vasta distribuição nas regiões tropicais e subtropicais e os maiores gêneros são *Tabebuia* e *Handroanthus* (cerca de 100 espécies), *Arrabidaea* (70) *Adenocalymma* (50) e *Jacaranda* (40) (Gentry 1974, 1982, Lorenzi 2014). A família possui espécies de

grande valor econômico, com representantes importantes na indústria madeireira (por exemplo, *Tabebuia* e *Catalpa*) e muitas são utilizadas como ornamentais. Entre as espécies mais conhecidas podemos citar os ipês do Brasil (*Tabebuia* spp. e *Handroanthus* spp.) e o Jacarandá (*Jacaranda* spp.). Seis espécies em 4 quatro gêneros nesta família foram analisadas no presente estudo.

#### *2.1.1.1 Handroanthus chrysotrichus*

Conhecida popularmente como ipê-amarelo ou ipê-tabaco, é uma espécie vegetal arbórea com altura variando entre 4.0 a 10.0 metros. É decídua e possui folhas compostas e glabrescentes, formadas por 5 folíolos. As inflorescências são tubulares e organizadas em panículas terminais de cor amarela (Lorenzi 2014). Essa espécie floresce entre os meses de agosto e setembro e é uma espécie amplamente usada para a arborização urbana.

#### *2.1.1.2 Handroanthus heptaphyllus*

Conhecida popularmente com ipê-roxo e/ou ipê-rosa, é uma espécie vegetal arbórea com altura variando entre 10.0 a 20.0 metros. É decídua, possui folhas compostas, glabrescentes de margem serrada e com 5 a 7 folíolos. As flores são tubulares e organizadas em panículas terminais e possuem coloração que varia entre rosa escuro, violeta e roxo (Lorenzi 2014). Essa espécie floresce entre os meses de junho a setembro e é uma espécie amplamente usada para a arborização urbana.

#### *2.1.1.3 Handroanthus ochraceus*

Conhecida popularmente como ipê-amarelo ou ipê-cascudo, é uma espécie vegetal arbórea, com altura variando entre 6.0 a 10.0 metros. É decídua, possui folhas

compostas formadas por 5 folíolos coriáceos e densamente pilosos, principalmente na face abaxial. As inflorescências tubulares têm cor amarela forte e são organizadas em panículas terminais (Lorenzi 2014). A espécie floresce de julho a setembro.

#### 2.1.1.4 *Jacaranda caroba*

É uma espécie vegetal arbustiva, decídua, com altura variando entre 2.5 a 10.0 metros. Possui folhas compostas e bipinadas com folíolos coriáceos e flores tubulares de coloração roxo/violeta (Cesar *et al.* 2004). Floresce entre julho a setembro e alguns estudos apontam que a espécie possui propriedades medicinais (Cesar *et al.* 2004).

#### 2.1.1.5 *Pyrostegia venusta*

Conhecida popularmente como Cipó-de-São-João é uma liana ou trepadeira, que possui folhas glabras, compostas e trifoliadas formando gavinhas. As suas inflorescências são organizadas em panículas corimbosas e as flores tubulares têm cor alaranjada. A espécie floresce no mês de junho (Rizzini *et al.* 1997).

#### 2.1.1.6 *Tabebuia roseoalba*

Conhecida popularmente como ipê-branco é uma espécie vegetal arbórea com altura variando entre 7.0 a 16.0 metros de altura. Possui folhas compostas, com 3 folíolos levemente pilosos. É decídua, suas inflorescências são organizadas em panículas apicais e as flores tubulares variam entre brancas a levemente rosadas. As suas inflorescências ficam abertas por no máximo 3 dias. Ela floresce de agosto a outubro e é uma espécie bastante usada para a arborização urbana (Lorenzi 2014).

### 2.1.2 Família Fabaceae

A família Fabaceae, também conhecida como Leguminosae, é a terceira maior família de angiospermas já descrita. Ela é dividida em três subfamílias: Cesalpinioideae, Mimosoideae e Faboideae e, possui cerca de 727 gêneros e aproximadamente 20.000 espécies, ocorrendo em todos os continentes, exceto na Antártica. No Brasil acredita-se que a família possui cerca de 3.200 espécies distribuídas em 176 gêneros (Pinto 2009, Giulietti *et al.* 2009). Neste estudo 3 espécies representaram a família:

#### 2.1.2.1 *Bauhinia variegata*

Conhecida popularmente como pata-de-vaca é uma espécie arbórea, exótica, nativa da Ásia e amplamente usada no Brasil para arborização urbana. A sua altura varia entre 7.0 a 10.0 metros de altura e é decídua, mas sua floração acontece com a planta ainda verde. Suas folhas são glabras e normalmente formam lobos laterais. Suas inflorescências são axilares de cor rosa e/ou variegada (Martinelli-Seneme *et al.* 2006, Zamproni *et al.* 2014). A sua floração ocorre de junho a outubro (Zamproni *et al.* 2014).

#### 2.1.2.2 *Erythrina speciosa*

Conhecida popularmente como mulungu é uma espécie arbórea, com altura ente 3.0 a 5.0 metros, decídua e espinhenta. Ela possui folhas glabras, alternas, compostas por 3 folíolos e suas inflorescências são formadas por racemos terminais curtos de coloração vermelha. A espécie floresce de junho a setembro (Lorenzi 2014).

#### 2.1.2.3 *Senna rugosa*

É uma espécie vegetal arbustiva que pode variar entre 0.5 a 1.6 metros de altura. Possui folhas compostas em dois folíolos e nectários extraflorais presentes em todas as

folhas. Os folíolos podem apresentar a face adaxial glabra ou pubescente e face abaxial sempre pubescente. As inflorescências são formadas por panículas terminais com coloração amarela. A espécie floresce de dezembro a maio (Dantas & Silva 2013).

### **2.1.3 Família Malpighiaceae**

É uma família de plantas com cerca de 75 gêneros e 1.300 espécies. A maioria das espécies de Malpighiaceae são Neotropicais e no Brasil são encontradas cerca de 300 espécies dentro de 35 gêneros. A família apresenta grande diversidade morfológica para a maioria de seus caracteres, mas a arquitetura floral- 5 pétalas unguiculadas, sendo uma delas diferenciada, que variam do amarelo ao rosa - tende a ser semelhante na maioria das espécies, e muitas vezes é um caractere usado para distinguir a família (Costa *et al.* 2006; Giulietti, *et al.* 2009). No presente estudo apenas uma espécie dessa família foi analisada.

#### **2.1.3.1 *Peixotoa tomentosa***

É uma espécie arbustiva que pode chegar a até 3.0 metros de altura e endêmica do Cerrado. Possui folhas simples, tomentosas nas duas faces e um par de nectários extraflorais na base de cada folha. Sua inflorescência tem cor amarela e normalmente possui 5 pétalas unguiculadas (Del-Claro *et al.* 1997, Barônio 2013). Essa espécie floresce várias vezes ao ano.

### **2.1.4 Família Melastomataceae**

É uma das principais famílias de plantas constituintes da flora Brasileira, com cerca de 170 gêneros e 4.500 espécies. Tem distribuição Pantropical com cerca de 1.000

espécies em 70 gêneros. *Tibouchina* - o gênero de plantas analisado no presente estudo – é um dos mais abundantes gêneros de Melastomataceae da Mata Atlântica, juntamente com *Miconia* e *Leandra*. A família possui morfologia muito diversa, de árvores até lianas e arbustos (Martins *et al.* 2009, Giulietti, *et al.* 2009). No presente estudo foram analisadas 4 espécies do gênero *Tibouchina*:

#### 2.1.4.1 *Tibouchina candolleana*

É uma espécie arbustiva que pode chegar de 2.0 a 9.0 metros de altura. Possui folhas laminares, simples, ásperas na face adaxial e pilosas na face abaxial. Suas inflorescências são tirsoídes, formadas por 5 pétalas aveludadas e de cor roxa (Martins *et al.* 2009, Flora do Brasil 2018). Na literatura seu período de floração ocorre de junho a setembro, mas a espécie foi coletada para o presente estudo entre os meses de março e abril.

#### 2.1.4.2 *Tibouchina heteromalla*

É uma espécie arbustiva, com ramos quadrangulares que pode chegar a até 1.7 metros de altura. Possui folhas simples, pilosas em ambas as faces, mas principalmente na face adaxial. Suas inflorescências são em panículas, com 5 pétalas de cor roxa (Martins *et al.* 2009, Flora do Brasil 2018). De acordo a literatura a espécie floresce de maio a outubro, mas na área de estudo sua floração ocorreu entre janeiro e março.

#### 2.1.4.3 *Tibouchina granulosa*

Conhecida popularmente como quaresmeira é uma espécie de porte arbóreo que pode alcançar de 8.0 a 12.0 metros de altura. Possui folhas simples, opostas, elípticas, pubescentes e com indumento escabro nas duas faces. As inflorescências são dispostas

em panículas terminais e axilares com 5 a 8 pétalas de cor roxa. A espécie floresce duas vezes ao ano, de junho a agosto e de dezembro a março (Martins *et al.* 2009, Lorenzi 2014 ).

#### *2.1.4.4 Tibouchina martialis*

É uma espécie arbustiva, com ramos quadrangulares que pode alcançar de 0.5 a 1.5 metros de altura. Suas folhas são simples e possuem indumento estrigoso na face adaxial e curto-serício na face abaxial. Suas inflorescências são em dicásios terminais, ou com flores isoladas formadas por 5 pétalas da cor roxa. A espécie floresce de novembro a abril (Martins *et al.* 2009, Flora do Brasil 2018).

## **2.2 Área de Estudo**

Este estudo foi desenvolvido em áreas urbanas do município de São João del-Rei e região (21° 8' 00''S e 44° 15'40''W) e na Área de Proteção Ambiental Serra de São José (21° 5' 50''S, 44° 12' 11''W), que abrange os municípios de Prados, Tiradentes, Santa Cruz de Minas, Coronel Xavier Chaves e São João del-Rei. A região está localizada na porção centro-sul de Minas Gerais e faz parte da mesoregião do Campo das Vertentes. O clima de São João del-Rei e região é classificado como mesotérmico, com verões chuvosos e invernos secos e áridos (tipo Cwb na classificação Köppen). A temperatura média anual varia em torno de 19.2°C e a precipitação média em torno de 1.500 mm (Gonzaga *et al.* 2008). A Serra de São José faz parte do sistema da Serra da Mantiqueira e apresenta fitofisionomias de Cerrado, Mata Atlântica e Campo Rupestre, possuindo uma variedade muito grande de espécies de fauna e flora e por isso é classificada como uma área de grande relevância para a conservação da biodiversidade (OliveiraFilho & Machado 1993, Vasconcelos 2011).

### 2.3 Coleta de dados

Pra quantificar e comparar as porcentagens de tecido vegetal removido foram coletadas flores e folhas de 204 indivíduos em 14 espécies, que apresentaram sinais verdadeiros de florivoria e herbivoria por insetos mastigadores. O número de indivíduos amostrados por espécie variou de 12 a 17, devido à disponibilidade dos mesmos nas áreas de coleta. Das 14 espécies analisadas, 11 foram escolhidas devido a sua ocorrência e/ou período de floração ter coincido com os períodos de coleta. São elas, *Pyrostegia venusta* (n=15), *Jacaranda caroba* (n=15), *Senna rugosa* (n=12), *Bauhinia variegata* (n=15), *Erythrina speciosa* (n=12), *Handroanthus ochraceus* (n=15), *Tibouchina granulosa* (n=15), *Tibouchina candoleana* (n=15), *Tibouchina martialis* (n=15), *Tibouchina heteromalla* (n=15) e *Peixotoa tomentosa* (n=15). As outras três – *Handroanthus chrysotrichus* (n=15), *Handroanthus heptaphyllus* (n=17) e *Tabebuia roseoalba* (n=13) – tiveram as coletas programadas por serem espécie de interesse do capítulo 2 dessa dissertação.

As coletas aconteceram entre agosto de 2016 a fevereiro de 2018 e, nas espécies decíduas as coletas ocorreram em duas etapas, uma no período de floração e outra no de folhagem. Nas espécies não-decíduas, flores e folhas foram coletadas simultaneamente. De cada indivíduo foram coletadas 20 folhas e 20 flores com sinais verdadeiros de herbivoria e florivoria por insetos mastigadores. Quando os indivíduos não possuíam o número supracitado de flores e folhas, foi coletado o número máximo possível de flores e folhas. No caso das espécies com inflorescências em panículas ou ráceros foram coletados 5 buquês ou cachos de cada indivíduo e todas as flores com sinais verdadeiros de florivoria foram analisadas. Nas espécies com folhas compostas, das 20 folhas coletadas foi escolhido apenas um folíolo para a análise – o central, ou o mais próximo do central possível, do lado direito. Quando nem o folíolo central nem os do lado direito

possuíam herbivoria, foi escolhido um folíolo do lado esquerdo, também o mais próximo possível do folíolo central.

Quando os indivíduos apresentaram a altura inferior a 2.5 metros as coletas foram feitas com o auxílio de uma tesoura de poda de mão. Em indivíduos com altura superior a 2.5m as coletas foram realizadas com o auxílio de um podão com cabo telescópio adaptado. Folhas e flores foram acondicionadas em sacos plásticos, devidamente identificados e, em laboratório, todas as folhas foram numeradas, herborizadas e as flores imediatamente numeradas e digitalizadas. Posteriormente, todas as folhas foram também digitalizadas.

Flores e folhas tiveram suas perdas de tecido vegetal medidas no software ImageJ®, no qual todas as imagens digitais foram calibradas a 0.01 mm e a porcentagem de área total removida foi determinada através da soma das áreas removidas divididas pelas áreas totais das flores e das folhas multiplicado por cem para expressar a herbivoria e a florivoria em porcentagem de tecido perdido.

Para os cálculos de SLA foram sorteadas 10 folhas de cada espécie avaliada. As folhas sorteadas tiveram sua massa medida em  $\text{mg}^{-1}$  com o auxílio de uma balança. O SLA foi determinado através da razão da área foliar total ( $\text{mm}^2$ ) pela massa seca da folha ( $\text{mg}^{-1}$ ), adaptado de Cornelissen *et al.* (2003) .

Para avaliar a influência do tipo de crescimento, morfologia floral e tempo de duração das folhas nos padrões de herbivoria e florivoria das espécies avaliadas, estas foram divididas em categorias, de acordo com a similaridade dos seus caracteres funcionais. As plantas foram agrupadas em duas categorias por traço funcional: aparência (árvores e arbustos), morfologia floral (flores tubulares e não tubulares) e deciduidade (plantas perenes e decíduas). Como não existiam réplicas suficientes capazes de representar o grupo das lianas, *P. venusta* foi excluída das análises de tipo de

crescimento. Como não existem evidências na literatura que indiquem que a morfologia floral influencie as porcentagens de herbivoria este traço funcional foi relacionado apenas a florivoria em todas as espécies.

#### ***2.4 Análise de dados***

Para avaliar a existência de relação positiva entre herbivoria e florivoria nas 14 espécies vegetais analisadas, foram calculadas a herbivoria e a florivoria médias, usando-se as folhas e flores de cada indivíduo como réplica dentro da espécie e os indivíduos como réplicas entre as espécies. Através de regressões lineares e utilizando os modelos lineares generalizados (GLMs) as porcentagens médias de herbivoria e florivoria entre e dentro as espécies foram analisadas e comparadas. Em todos os modelos a florivoria foi determinada como variável dependente e a herbivoria como variável independente.

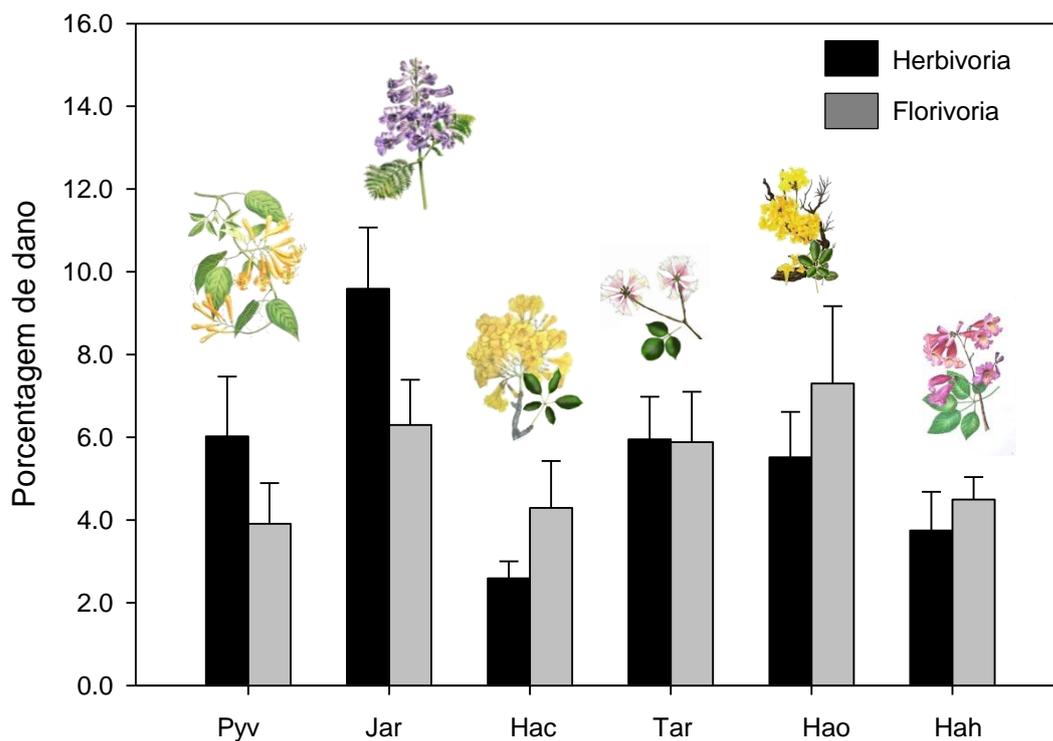
Para testar a existência de relação entre a quantidade de tecido foliar perdido para insetos herbívoros e o SLA, as porcentagens médias de herbivoria de todos os indivíduos, em todas as espécies neste estudo, foram relacionadas ao SLA através de GLMs.

A forma de crescimento, morfologia floral e tempo de duração das folhas também foram relacionados às porcentagens médias de florivoria e/ou herbivoria através de GLMs. Todas as análises foram realizadas no software SYSTAT 12.0 (Wilkinson 1992).

### 3. Resultados

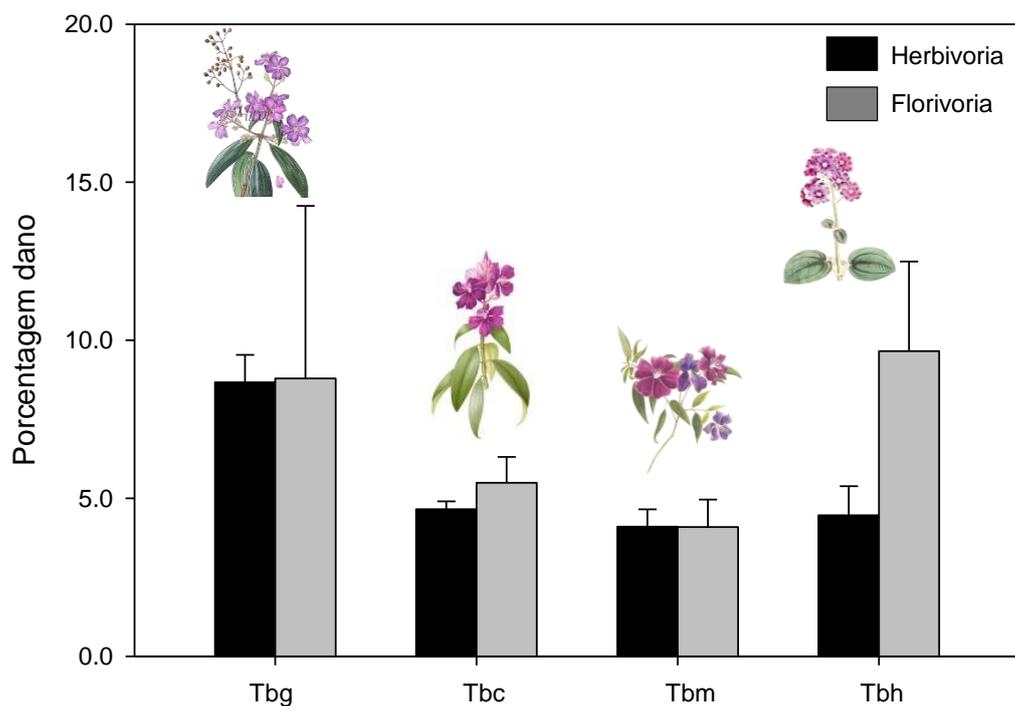
Foram medidas 3.791 folhas e 3.025 flores de 14 espécies de plantas, em 4 famílias e 8 gêneros diferentes. A porcentagem de perda de tecido por florivoria ( $7.6 \pm 12.04$  SE) para todas as espécies juntas foi maior que as perdas por herbivoria ( $6.13 \pm 4.8$  SE). Análises espécie-específicas indicaram que as perdas de tecido por florivoria foram maiores que por herbivoria para a maioria das espécies (Figs 1, 2 e 3). A menor porcentagem de área foliar removida por insetos herbívoros foi encontrada na espécie *Handroanthus chrysotrichus* (2.6%) (Fig.1) e a maior foi encontrada em *Bauhinia variegata* (10.5%) (Fig. 3). A maior porcentagem de tecido floral removido por insetos florívoros foi encontrada em *Peixotoa tomentosa* (32.1%) e a menor também foi encontrada em *B. variegata* (2.7%) (Fig. 3). As demais espécies sofreram perdas médias de tecido foliar e floral entre 3.5% e 10.5% (Figs. 1, 2 e 3).

Dentre as espécies da família Bignoniaceae, *Jacaranda caroba* apresentou a maior porcentagem de tecido foliar removido (9.6%) e *Handroanthus ochraceus* a maior porcentagem de tecido floral consumido (7.3%) (Fig. 1). Para *Tabebuia roseoalba* as perdas de tecido vegetal por herbivoria (5.9%) e florivoria (5.88%) foram similares (Fig. 1).



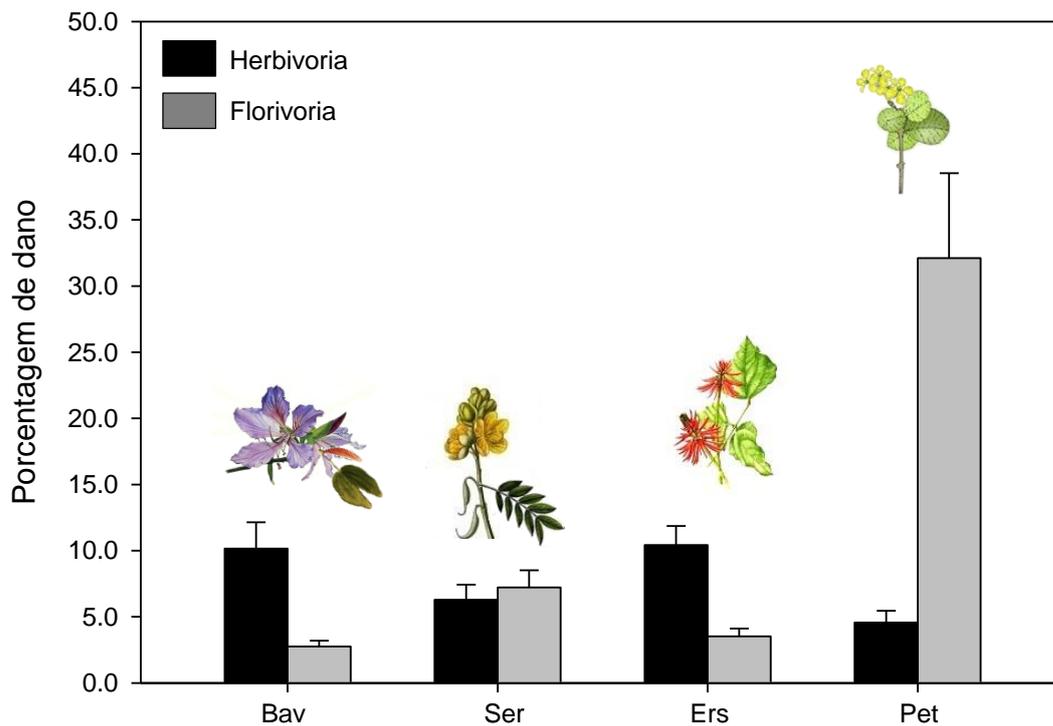
**Fig. 1.** Comparação entre as porcentagens de dano por herbivoria (barras pretas) e florivoria (barras cinza) nas 6 espécies da família Bignoniaceae. Pyv= *Pyrostegia venusta*; Jar= *Jacaranda caroba*; Hac= *Handroanthus chrysotrichus*; Tar= *Tabebuia roseoalba*; Hao= *Handroanthus ochraceus* e Hah= *Handroanthus heptaphyllus*.

Para as Melastomataceae, exceto em *Tibouchina heteromalla*, as porcentagens de danos por florivoria e herbivoria em cada uma das espécies foram bem semelhantes entre si, indicando que para esta família tecido floral e foliar são perdidos na mesma intensidade (Fig. 2).



**Fig. 2.** Comparação entre as porcentagens de dano por herbivoria (barras pretas) e florivoria (barras cinza) nas 4 espécies da família Melastomataceae. Tbg = *Tibouchina granulosa*; Tbc = *Tibouchinacandolleana*; Tbm = *Tibouchina martialis* e Tbh = *Tibouchina heteromalla*.

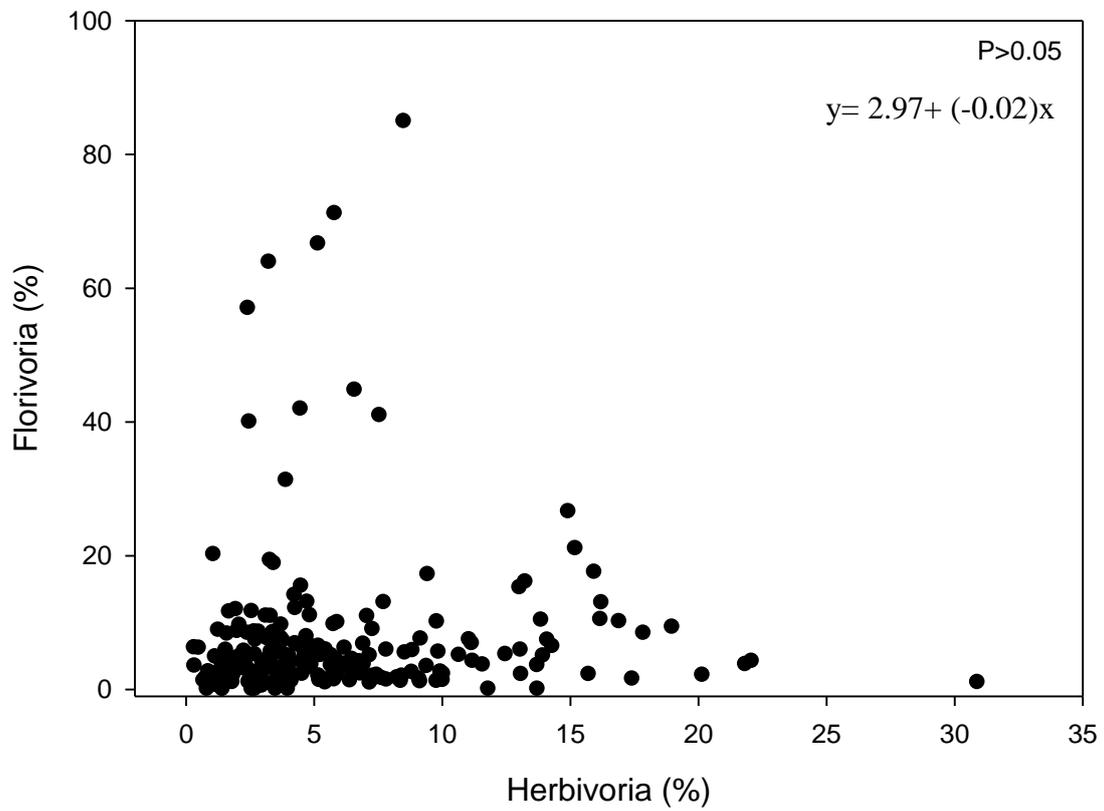
Dentre as Fabaceae, *Bauhinia variegata* apresentou o maior valor de área foliar removida (10.5%), seguido por *Erythrina speciosa* (10.4%) (Fig. 3). *Peixotoa tomentosa*, a única representante da família Malpighiaceae analisada neste estudo, teve a maior porcentagem de perda de biomassa por florivoria e, dentre todas as espécies, a maior diferença entre as perdas de tecido floral (32.1%) e foliar (4.6%) (Fig. 3).



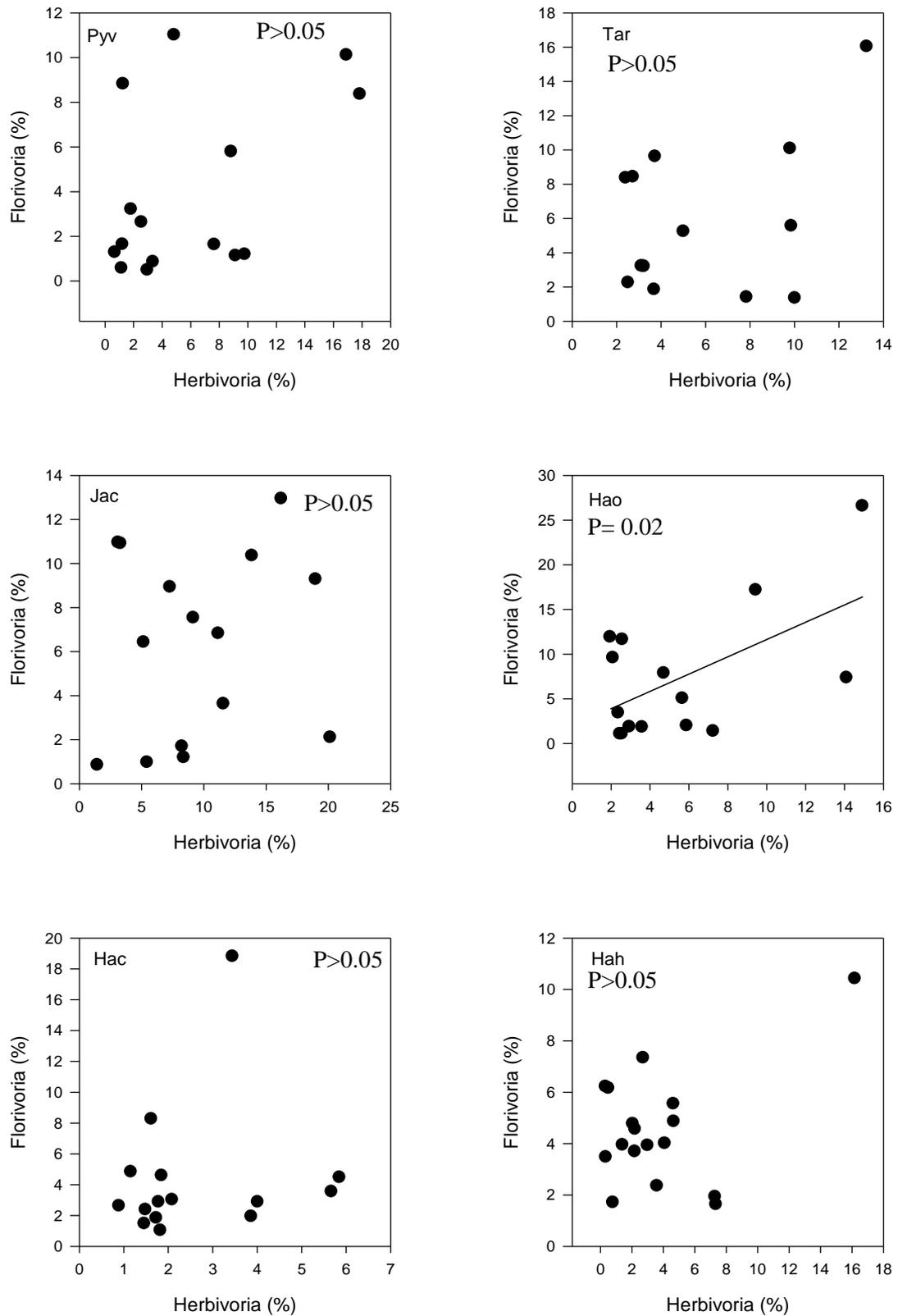
**Fig. 3.** Comparação entre as porcentagens de dano por herbivoria (barras pretas) e florivoria (barras cinza) nas demais espécies, 3 Fabaceas - Bav= *Bauhinia variegata*; Ser= *Senna rugosa*; Ers= *Erythrina speciosa*; e na única Malpighiaceae, Pet= *Peixotoa tomentosa*.

### 3.1 Padrões de herbivoria e florivoria em plantas tropicais

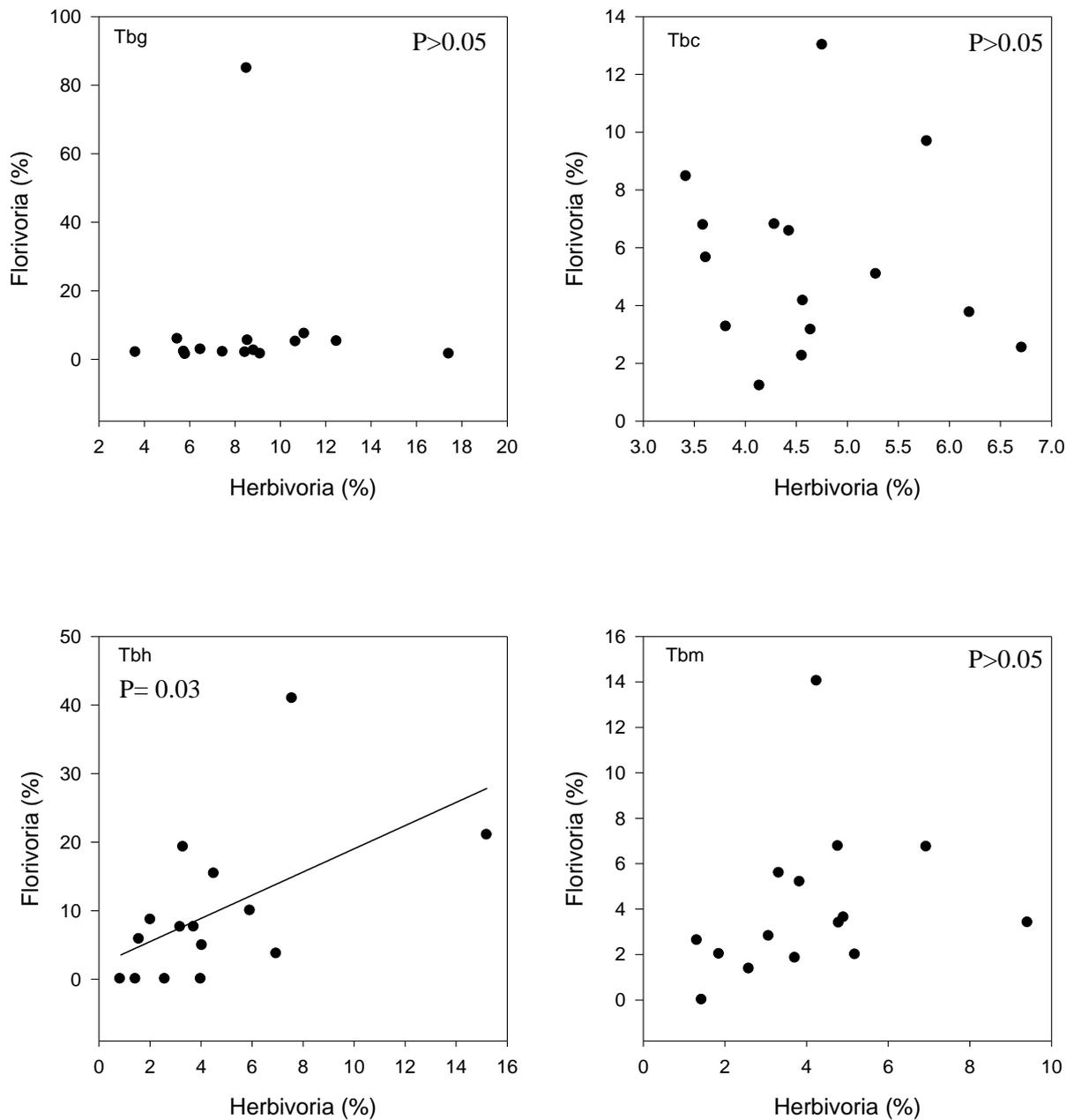
Apesar das perdas de tecido vegetal por florivoria e herbivoria terem sido diferentes dentre a maioria das espécies, os resultados mostraram que florivoria e herbivoria não estão relacionadas (Fig. 4). Apenas em *Handroanthus ochraceus* (Hao) ( $R^2= 0.32$ ,  $P= 0.027$ ) e *Tibouchina heteromalla* (Tbh) ( $R^2= 0.3$ ,  $P= 0.034$ ) a florivoria mostrou sofrer influência da herbivoria (Figs. 5 e 6). Para as demais espécies analisadas neste estudo a florivoria e a herbivoria são interações que ocorrem de forma independente ( $R^2= 0.21$ ,  $p=0.082$ ) (Fig. 4).



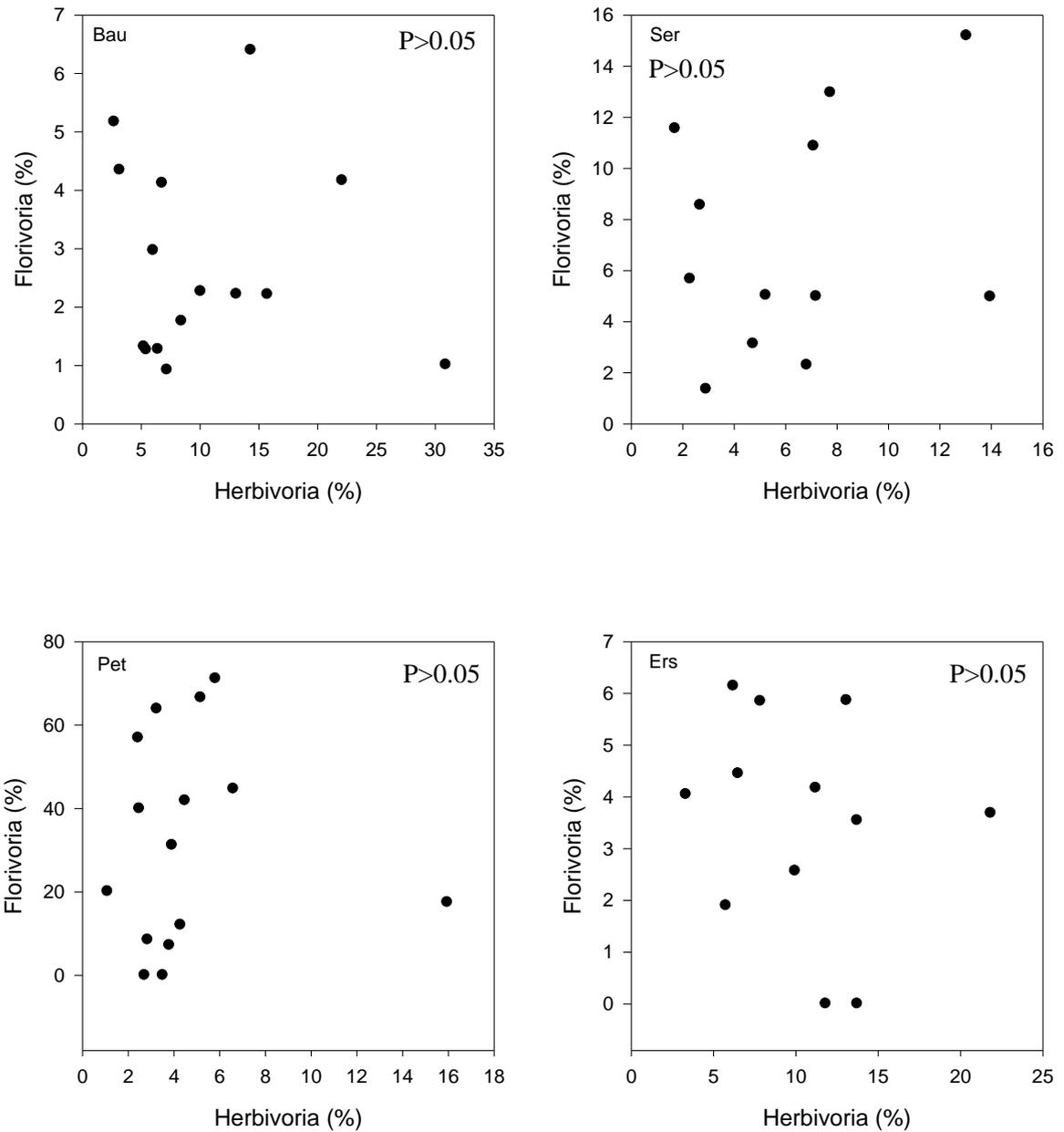
**Fig 4.** Relação entre as porcentagens de herbivoria e florivoria para todas as espécies de plantas avaliadas (n= 204 indivíduos).



**Fig. 5.** Relação entre as porcentagens de herbivoria e florivoria nas 6 espécies de Bignoniaceae. Pyv= *Pyrostegia venusta*; Jar= *Jacaranda caroba*; Hac= *Handroanthus chrysotrichus*; Tar= *Tabebuia roseoalba*; Hao= *Handroanthus ochraceus* e Hah= *Handroanthus heptaphyllus*.



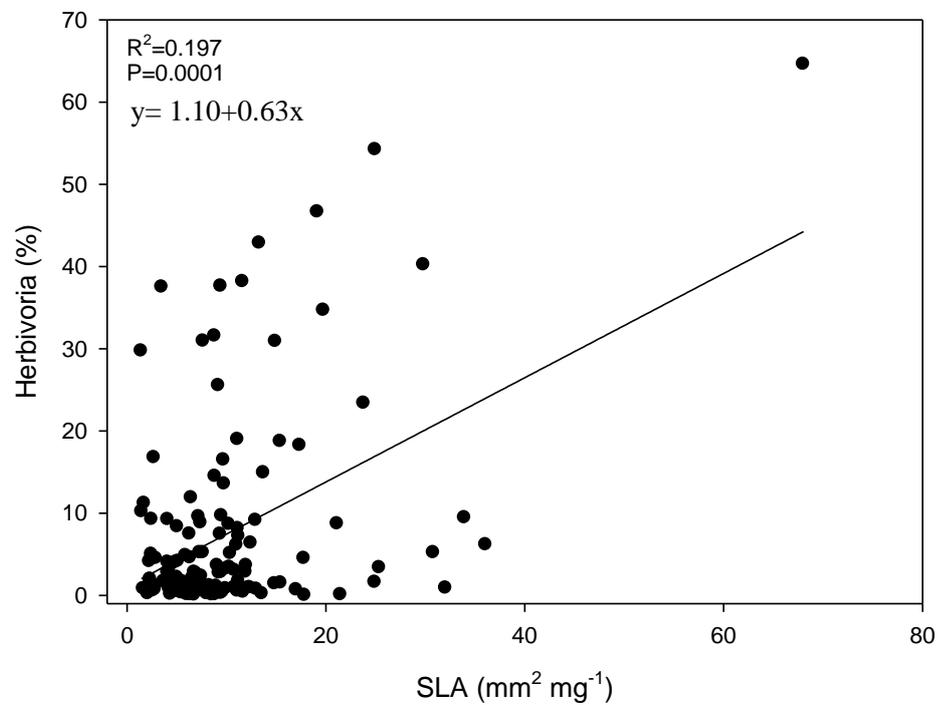
**Fig. 6.** Relação entre as porcentagens de herbivoria e florivoria nas 4 espécies de Melastomataceae. Tbg = *Tibouchina granulosa*; Tbc = *Tibouchinacandolleana*; Tbm = *Tibouchina martialis* e Tbh = *Tibouchina heteromalla*.



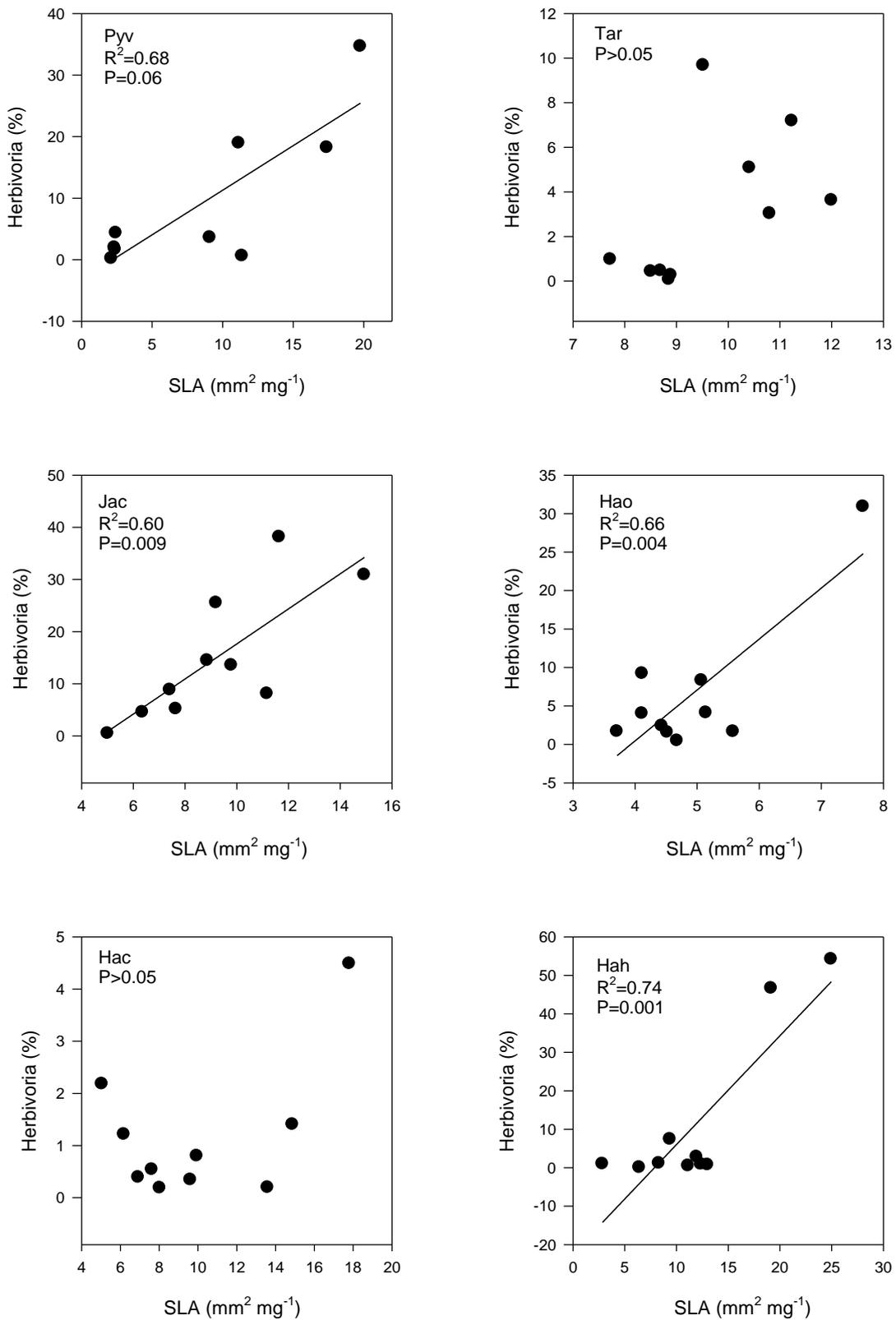
**Fig. 7.** Relação entre as porcentagens de herbivoria e florivoria nas 3 espécies de Fabaceae - Bav= *Bauhinia variegata*; Ser= *Senna rugosa*; Ers= *Erythrina speciosa*; e na única Malpighiaceae, Pet= *Peixotoa tomentosa* analisadas.

### 3.2 Herbivoria, florivoria e traços funcionais

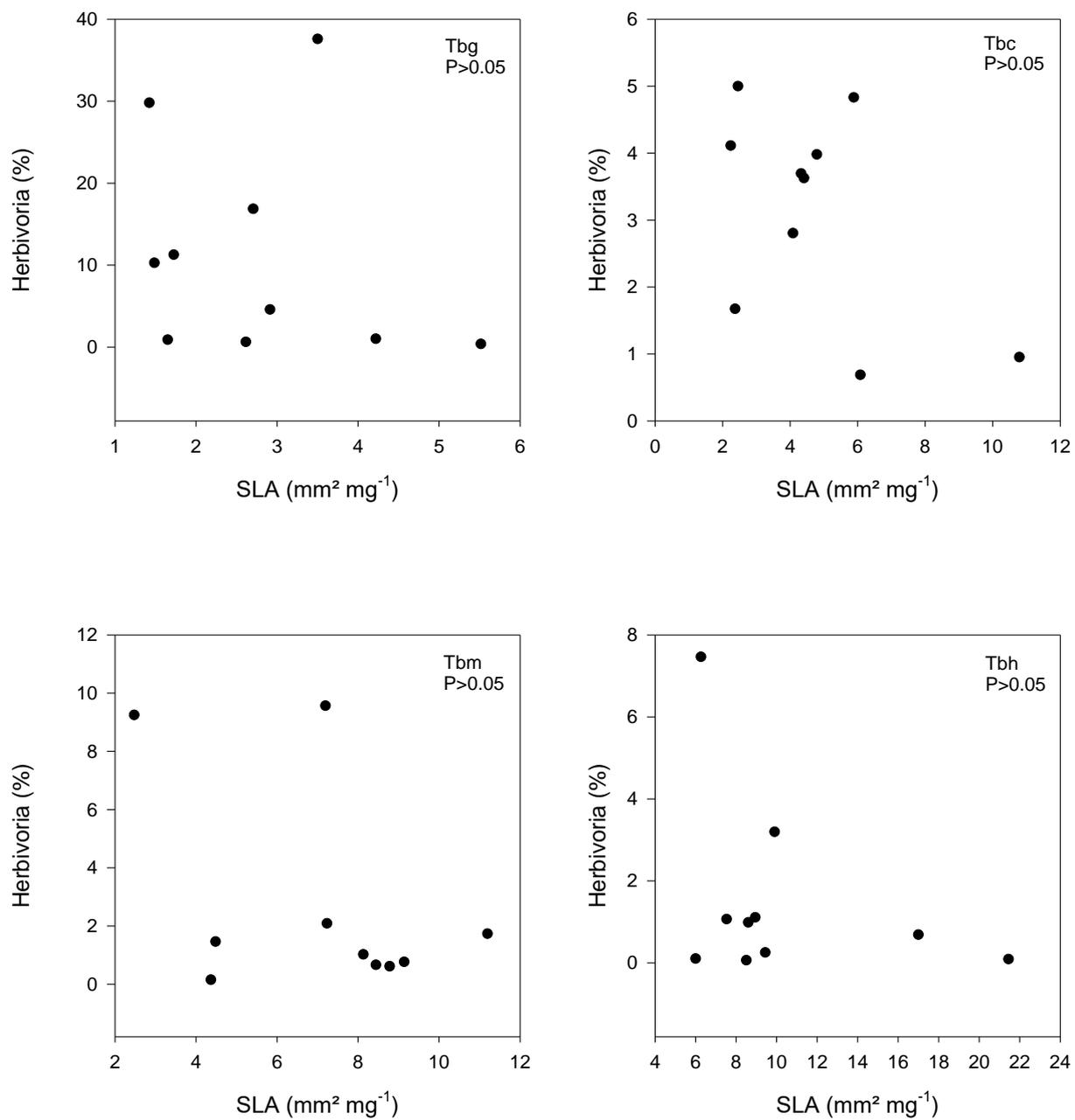
Os resultados encontrados indicaram que a SLA e a porcentagem de tecido foliar removido por herbivoria estão positivamente relacionados quando todas as espécies foram avaliadas juntas (Fig. 8). Plantas com maior SLA apresentam maior porcentagem de perda de tecido foliar ( $R^2= 0.197$ ,  $F_{1,137}= 33.54$ ,  $P= 0.0001$ ) (Figs. 9 a 11).



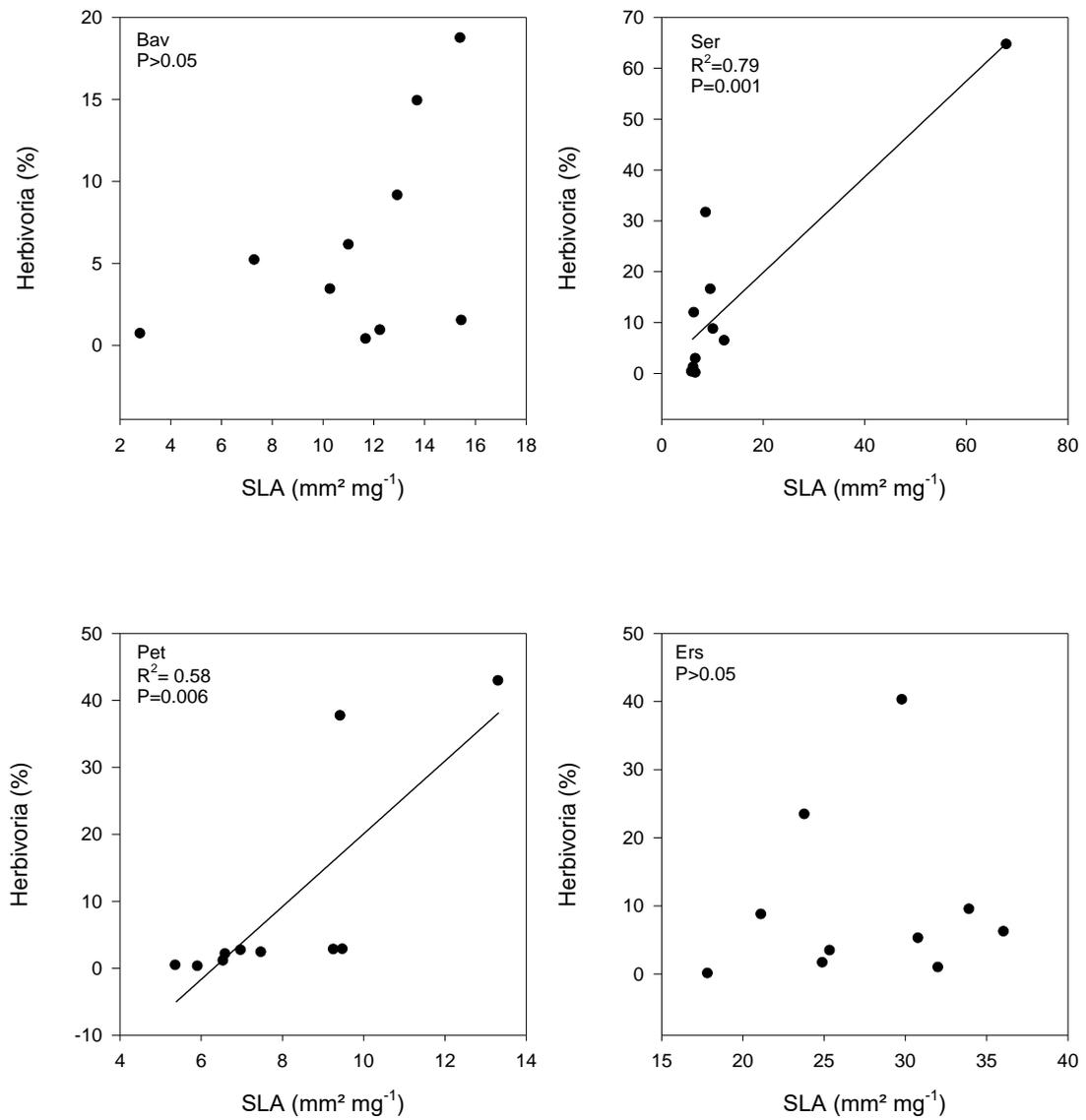
**Fig. 8.** Relação entre SLA (Specific Leaf Area) e porcentagem de herbivoria para todas as espécies avaliadas neste estudo.



**Fig. 9.** Relação entre SLA (Specific Leaf Area) e porcentagem de herbivoria nas 6 espécies da família Bignoniaceae. Pyv= *Pyrostegia venusta*; Jar= *Jacaranda caroba*; Hac= *Handroanthus chrysotrichus*; Tar= *Tabebuia roseoalba*; Hao= *Handroanthus ochraceus* e Hah= *Handroanthus heptaphyllus*.

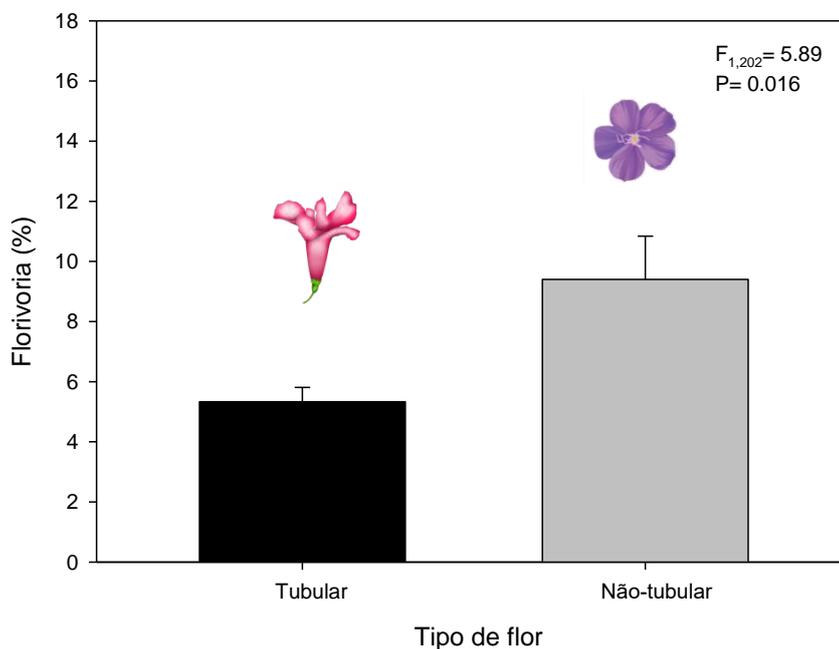


**Fig. 10.** Relação entre SLA (Specific Leaf Area) e porcentagem de herbivoria nas 4 espécies da família Melastomataceae. Tbg = *Tibouchina granulosa*; Tbc = *Tibouchinacandolleana*; Tbm = *Tibouchina martialis* e Tbh = *Tibouchina heteromalla*.

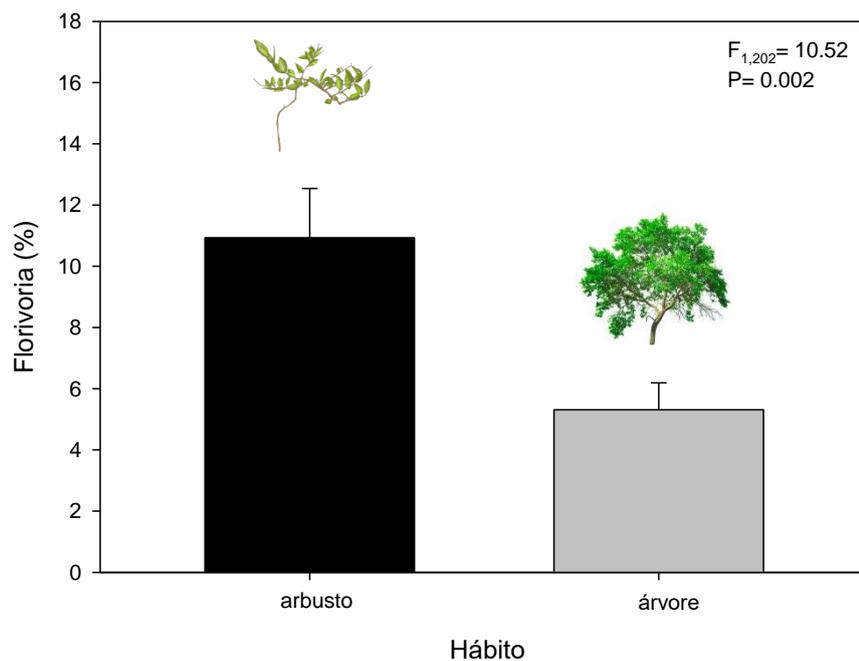


**Fig. 11.** Relação entre SLA (Specific Leaf Area) e porcentagem de herbivoria nas 3 espécies da família Fabaceae Bav= *Bauhinia variegata*; Ser= *Senna rugosa*; Ers= *Erythrina speciosa*; e na única Malpighiaceae analisadas, Pet= *Peixotoa tomentosa*, analisadas.

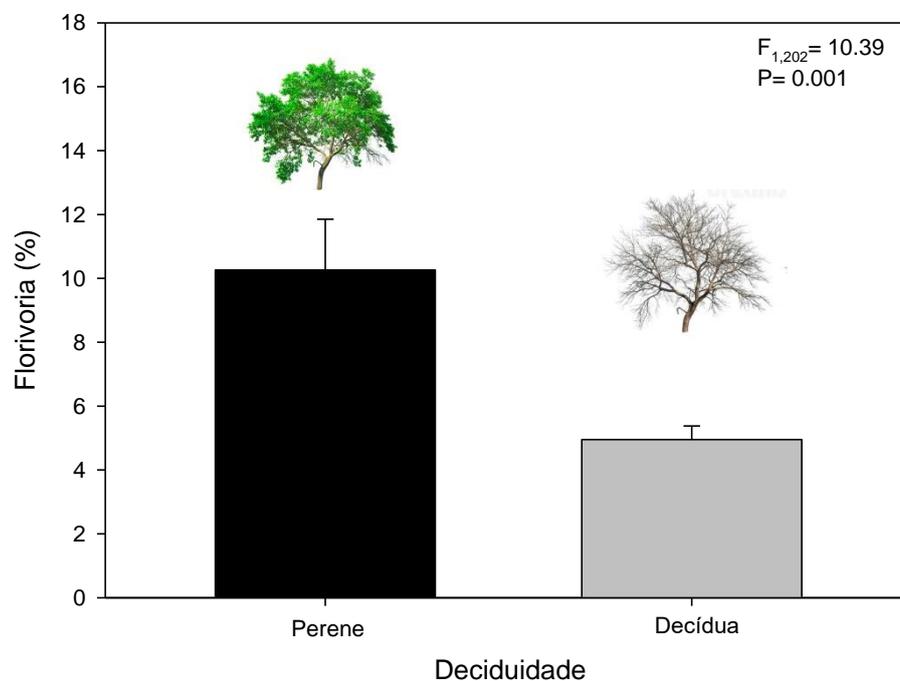
Nenhum dos demais traços funcionais analisados influenciaram os padrões de herbivoria nas plantas estudadas ( $P > 0.05$ ). Já, o tipo de crescimento da planta, a morfologia floral e o tempo de duração das folhas estiveram positivamente relacionados à florivoria ( $F_{1,202}=10.52$   $P=0.002$ ,  $F_{1,202}=5.89$   $P=0.016$ ,  $F_{1,202}=10.39$   $P=0.001$ , respectivamente), indicando que os traços funcionais que influenciam as perdas de tecido nas flores e nas folhas são diferentes (Figs. 12, 13 e 14). Arbustos, flores não-tubulares e plantas perenes apresentaram maior florivoria, indicando que esses caracteres podem ser usados como bons previsores das perdas de tecido floral (Figs. 12, 13 e 14).



**Fig. 12.** Relação entre a porcentagem de dano por florivoria e a morfologia da corola.



**Fig. 13.** Relação entre a porcentagem de dano por florivoria e o tipo de crescimento vegetal.



**Fig. 14.** Relação entre a porcentagem de dano por florivoria e o tempo de duração das folhas nas espécies vegetais.

#### 4. Discussão

O presente estudo demonstrou que, para plantas da região tropical de diversas espécies não filogeneticamente relacionadas, a quantidade de tecido consumido por florívoros tende a ultrapassar a quantidade consumida por herbívoros, mas que apesar disso as duas interações não tem relação entre si e acontecem de forma independente. Adicionalmente, os resultados encontrados não apoiaram as estimativas propostas para perdas de biomassa vegetal por herbivoria na região tropical e trouxeram uma previsão da quantidade de biomassa vegetal perdida por florívoros nessa região. Essa abordagem é pioneira e inédita nos estudos de interação entre insetos e plantas, com foco simultâneo em duas interações antagonísticas, que podem ocorrer simultaneamente ou não nas plantas, causando impactos na performance e potencialmente na organização das comunidades de insetos associadas. Das características funcionais analisadas a única capaz de explicar as perdas por herbivoria foi o SLA, mas todas as características funcionais analisadas influenciaram as perdas de tecido por florivoria.

##### *Padrões de florivoria e herbivoria em plantas tropicais*

Ao contrário do que foi previsto, as flores das plantas aqui analisadas, de forma geral, sofreram maior perda de tecido para insetos do que as folhas, contrariando a Hipótese da Defesa Ótima (Rhoades 1976). Uma possibilidade para explicar maiores níveis de danos em flores que folhas pode ser a característica mais efêmera das flores, que concentram maior nível de dano em curto período de tempo, enquanto as folhas ficam expostas por mais tempo nas espécies não-decíduas e assim acumulam herbivoria mais lentamente. Outra possibilidade para maiores níveis de danos em flores que em

folhas pode estar relacionada à qualidade nutricional das flores. Com nosso desenho amostral, que avaliou diversas espécies de plantas não-relacionadas, seria difícil determinar um composto químico a ser avaliado e quantificado em folhas e flores, mas estudos anteriores demonstram que muitas vezes, as flores apresentam melhor qualidade nutricional em termos de nitrogênio livre que folhas (e.g., Abdalsamee & Müller 2015) e podem ser assim mais selecionadas como tecido para alimentação de insetos que as folhas. Em um estudo Abdalsamee & Müller (2015) demonstraram que larvas de insetos podem escolher se alimentar de flores em detrimento às folhas devido à maior qualidade nutricional. Nossos resultados demonstraram que a florivoria foi capaz de ultrapassar a herbivoria em forma, magnitude e impacto, conforme sugerido por Oguro & Sakai (2014) indicando a importância de estudos sobre essa interação, ainda pouco explorada em sistemas planta-herbívoros.

Apesar de muitos estudos indicarem que a herbivoria seja capaz de induzir a produção de flores mais resistentes e assim reduzir os níveis de florivoria, os resultados do presente estudo indicam que as duas interações não estão relacionadas nas espécies de plantas estudadas não corroborando, portanto, a primeira hipótese testada (McCall *et al.* 2018). A florivoria e a herbivoria aconteceram de forma independente para a maioria das plantas analisadas, de modo que uma maior herbivoria não levou a uma menor florivoria, ou vice-versa. Como ainda não existem dados acumulados sobre as perdas efetivas de tecido vegetal por florivoria e herbivoria para as mesmas espécies tropicais, os resultados deste estudo trazem um novo panorama sobre o funcionamento destas interações antagonísticas. Embora já tenha sido amplamente demonstrado que a herbivoria seja capaz de mediar mudanças na química defensiva de flores e dessa forma influenciar negativamente a florivoria, na prática isso não ocorreu nos sistemas estudados e duas hipóteses alternativas podem explicar tais resultados. Na primeira, os

insetos florívoros e herbívoros associados às plantas analisadas podem não ter “respondido” à realocação dos compostos defensivos e desta forma se alimentaram sequencialmente das flores e das folhas da maioria das espécies deste estudo. De acordo com Abdalsamee & Müller (2015), muitos insetos generalistas podem ser capazes de romper as barreiras defensivas das plantas e se alimentarem normalmente dos tecidos vegetativos. A segunda hipótese para explicar os resultados encontrados se baseia nos resultados da análise quantitativa de McCall & Fordyce (2010), que propôs que folhas e flores são defendidas igualmente. Se esses resultados forem verdadeiros, a herbivoria pode não ser capaz de exercer uma pressão para realocação dos componentes defensivos nas flores tornando os dois tecidos igualmente atrativos para os insetos. Estudos sobre a composição química de folhas e flores das espécies estudadas são necessários para testar tais hipóteses.

Nas duas espécies onde foi detectada a existência de relação positiva entre perdas de biomassa floral e foliar, houve uma relação direta entre herbivoria e florivoria. Dessa forma, indivíduos com maiores danos nas folhas também apresentaram maiores danos nas flores. Esses resultados indicam que, para determinadas espécies de plantas a herbivoria pode ter efeito contrário ao esperado sobre a florivoria e levar ao aumento de danos nas partes reprodutivas. Segundo Mckey (1974) a atribuição de defesas nas plantas é determinada pelo custo que perdas daquele tecido vão causar na aptidão da espécie. Tanto *T. ochraceae* quanto *T. heteromalla* possuíam folhas com defesas mecânicas, mais que todas as outras espécies. A primeira apresenta folhas mais esclerófilas e repletas de tricomas na face abaxial. A segunda possui folhas repletas de tricomas em ambas as faces. Essas barreiras estruturais provavelmente tiveram um efeito positivo contra a herbivoria, conforme o esperado, mas tornaram mais vantajoso para os insetos se alimentar das flores ao invés das folhas. Muitos estudos já indicaram

que as defesas estruturais diminuem a herbivoria, mas nenhum ainda demonstrou o quanto isso pode afetar a florivoria.

A porcentagem de tecido vegetal perdido pelas plantas analisadas neste estudo, para insetos herbívoros, foi diferente do sugerido na literatura, com maiores níveis de herbivoria que os reportados globalmente por Kozlov *et al.* (2015a), de modo que talvez ainda não seja possível chegar a um consenso em relação aos impactos dessa interação na região tropical. Os dados publicados e também dados coletados e analisados por Kozlov *et al.* (2015a) não representam a porcentagem de herbivoria experienciada pelas plantas da região tropical, especialmente no Brasil, sub-representado na amostra de Kozlov *et al.* 2015a, já que no presente estudo a maioria das espécies apresentaram perdas de biomassa vegetal entre 3.5% e 10%, o dobro do que encontrado globalmente por eles. Apesar do esforço para se alcançar uma estimativa global das porcentagens de herbivoria, os resultados do presente estudo mostram o quanto à região tropical está ainda negligenciada e sub-amostrada, uma vez que elas trazem previsões irreais sobre o impacto da herbivoria nesta região. Adicionalmente, os resultados deste estudo tornam o modelo global de herbivoria proposto por Kozlov *et al.* (2015a) questionável. Se a herbivoria nos trópicos é duas vezes maior do que o foi proposto para gerar tal modelo ainda não é possível dizer que o clima não influencia tão fortemente a herbivoria nos trópicos quanto em outras zonas climáticas, como sugerido por Kozlov e colaboradores (Kozlov *et al.* 2015 a,b) e reforçando a necessidade de ampliar a base de dados tropical para que se possa chegar a estimativas mais reais dos níveis de dano em espécies vegetais.

Este estudo reforça ainda a importância de avaliar a florivoria e a herbivoria para as mesmas espécies plantas, preferencialmente de maneira simultânea e na mesma estação de ataque de insetos. Para espécies de plantas tropicais bastante distintas a florivoria

tende a ultrapassar a herbivoria, mas, estas duas interações ocorrem de forma independente. As plantas no geral não respondem à herbivoria e a florivoria da mesma forma, já que em algumas espécies as perdas de tecido floral superaram as de tecido foliar e em outras aconteceu o contrário. Este estudo traz uma estimativa da quantidade de tecido floral que é perdido em comunidades de plantas tropicais, fato inédito para a literatura científica. Mais estudos sobre herbivoria e florivoria precisam ser feitos para definir com mais clareza o padrão de ocorrência destas duas interações simultaneamente em plantas dos trópicos.

#### *Herbivoria, florivoria e características funcionais*

A área foliar específica (SLA) foi a única característica funcional capaz de explicar os padrões de ocorrência da herbivoria nas espécies de plantas estudadas, corroborando, portanto, a segunda hipótese proposta. Consistente com o esperado, a relação entre a SLA e a quantidade de biomassa consumida por herbívoros foi direta e positiva, portanto, quanto maior a SLA maiores foram as perdas por herbivoria. Os valores do SLA vêm sendo relacionados positivamente ao potencial fotossintético ou potencial de crescimento das plantas baseados na massa das folhas (Wilson *et al.* 1999, Cornelissen *et al.* 2003, Wright *et al.* 2004). Valores baixos de SLA indicam um alto investimento em defesas contra herbívoros nas folhas - elas são mais densas, mais duras e consequentemente mais protegidas (Cornelissen *et al.* 2003, Wright *et al.* 2004). Valores de SLA maiores indicam um baixo investimento das plantas em defesas, fazendo com que as folhas sejam mais macias e atrativas para herbívoros (Cornelissen *et al.* 2003, Wright *et al.* 2004). Os resultados deste estudo indicam que os insetos herbívoros se alimentaram mais das folhas mais macias, mais palatáveis e

potencialmente com maior qualidade nutricional, expressa pelos altos valores da SLA e demonstram a importância do SLA, demonstrando assim como característica funcional previsora das perdas por herbivoria em diversas plantas não-relacionadas.

As demais características funcionais analisadas não tiveram influência sobre as porcentagens de herbivoria sofridas pelas plantas analisadas e indicam que nem todos os caracteres funcionais podem explicar as perdas de tecido por herbivoria. Apesar de ser amplamente aceito que a herbivoria é maior em árvores do que em arbustos (e.g., Feny 1976, Ribeiro & Fernandes 2000) e em plantas perenes que decíduas, para as espécies deste estudo elas não tiveram nenhuma influência nas escolhas dos insetos herbívoros. De acordo com os resultados encontrados por Kozlov *et al.* (2015b) os insetos herbívoros nos trópicos tendem a não distinguir entre arbustos e árvores e plantas perenes e decíduas devido a abundância de espécies de plantas encontradas em uma fração pequena de espaço. Os autores acreditam que outras características funcionais, como a densidade relativa da espécie vegetal (patch size) pode influenciar mais fortemente a preferência dos insetos do que a aparência de plantas (Kozlov *et al.* 2015b, Kozlov *et al.* 2017).

Para as flores aqui estudadas todas as características funcionais analisadas influenciaram os níveis de florivoria. Esses resultados indicam, portanto, que características funcionais são capazes de explicar as perdas de tecido floral para florívoros em todas as espécies de plantas estudadas. Arbustos, ao contrário do esperado, sofreram maior florivoria do que as árvores, como também flores não tubulares e plantas perenes. Este é o primeiro estudo a avaliar a relação entre os caracteres funcionais da comunidade de plantas e a porcentagem de dano efetivo por florivoria em espécies tropicais e indica a importância de levá-los em consideração ao estudar esta interação.

A Teoria da Aparência de Plantas (Feeny 1976) sugere que qualquer característica que possa tornar a planta aparente, ou mesmo previsível no tempo e no espaço, potencialmente aumenta a sua vulnerabilidade à herbivoria e, portanto, plantas aparentes e previsíveis tendem a investir fortemente em defesas químicas nos órgãos vegetativos e plantas não aparentes em defesas mecânicas, menos custosas (Ribeiro & Fernandes 2000). Essa teoria é normalmente aplicada para danos por herbivoria, mas, como herbívoros podem se tornar florívoros à medida que a planta se desenvolve (McCall 2008, McCall *et al.* 2018), a forma de crescimento e o tempo de duração das folhas podem influenciar igualmente a florivoria. Em uma recente análise quantitativa, Smilanich *et al.* (2016) indicaram que apesar do que propõe a teoria da aparência, as defesas mecânicas de plantas não aparentes podem ser mais eficazes contra a herbivoria do que as defesas químicas de plantas aparentes. No presente estudo os insetos consumiram o dobro de biomassa floral que foliar (10.9% e 5.6%, respectivamente) em arbustos, indicando que as defesas mecânicas das folhas em arbustos podem ter tornado mais vantajoso para os insetos se alimentarem das flores.

Como sugeriu Herrera *et al.* (1984), a morfologia floral pode ter evoluído para proteger mais eficientemente as estruturas florais reprodutivas e a flor no geral. Dessa forma, flores com corolas tubulares apresentam maiores barreiras para a alimentação por florívoros do que flores com outros tipos de morfologia (Herrera *et al.* 1984). Ainda, flores que apresentam simetria radial da corola tendem a ser mais atrativas para polinizadores no geral, mas podem ser igualmente atrativas para insetos florívoros devido a maior facilidade para explorar os recursos florais (Moller 1995, McCall & Irwin 2006, McCall 2008). Este fato foi corroborado pelos resultados do presente estudo já que sete das 14 espécies estudadas apresentaram este tipo de simetria.

Em conclusão, florivoria e herbivoria ocorreram de forma independente para a maioria das espécies de plantas, mas ambas as interações são influenciadas por traços funcionais intrínsecos de cada espécie estudada. As características funcionais que influenciam a florivoria e a herbivoria são diferentes. Enquanto a herbivoria nas plantas estudadas é influenciada apenas pela área foliar específica (SLA), a florivoria é influenciada pela morfologia da corola e por características das folhas expressas pela forma de vida das plantas. Este estudo demonstrou a importância de avaliar-se a florivoria e a herbivoria simultaneamente e determinar as características das flores e folhas influencia essas interações antagônicas.

## 5. Referências Bibliográficas

- Abdalsamee MK and Müller C (2015) Uncovering different parameters influencing florivory in a specialist herbivore. *Ecological Entomology* 40:258-268.
- Barônio GJ (2013) Disponibilidade de recursos florais oferecidos por três espécies de Malpighiaceae em um cerrado no sudeste brasileiro: a relação com seus visitantes florais. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Biologia.
- Boyer MDH, Gorden NLS, Barber NA, Adler LS (2016) Floral damage induces resistance to florivory in *Impatiens capensis*. *Arthrop-plant Interactions*, 10:121-131.
- Carezza BM, Ramírez P, Ossa C, Medel R, Manuel OC, González AV (2011) Floral herbivory affects female reproductive success and pollinator visitation in the perennial herb *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 172:1130–1136.
- Cesar AT, Sollero PA, Pereira C, Sollero G (2004) *Jacaranda caroba*, medicamento de Mure. *Cultura Homeopática* 3:6-7.
- Coley PD and Aide TM (1991) Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. 25–49. In: Price PW, Lewinsohn TM, Fernandes GW, Benson WW. *Plant–animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, New York.
- Coley PD and Barone JA (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27:305–335.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335-380.
- Costa CBN, Costa JAS, Ramalho M (2006) Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 29:103-114.
- Cyr H and Pace ML (1993) Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature* 361:148–150.
- Dantas MM & Silva MJ (2013) O gênero *Senna* Mill. (Leguminosae, Caesalpinioideae, Cassieae) no Parque Estadual da Serra Dourada, GO, Brasil. *Hoehnea* 40:99-113.
- Del-Claro K, Marullo R, Mound LA (1997) A new Brazilian species of *Heterothrips* (Insecta: Thysanoptera) interacting with ants in *Peixotoa tomentosa* flowers (Malpighiaceae). *Journal of Natural History*. 31:1307–1312.
- Feeny P (1976) Plant Appearance and Chemical Defense. 10:1-40. In: Wallace JW, Mansell RL (eds.) *Biochemical Interaction Between Plants and Insects*, Recent Advances in Phytochemistry, Springer, Boston, MA.

- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:375-403.
- Gentry AH (1974) Flowering Phenology and Diversity in Tropical Bignoniaceae *Biotropica* 6:64-68.
- Gentry AH (1982) Neotropical Floristic Diversity: Phytogeographic Connections Between Central and South America, Pleistocene Climatic Fluctuations, or an Accident of the Andean Orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 557-593.
- Giulietti AM, Rapini A, Andrade MJG, Queiroz LP, Silva JMC (2009) Plantas raras do Brasil. Belo Horizonte, Conservação Internacional.
- Givnish TJ (2002) Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica*, 36:703–743.
- Godschalx AL, Stady L, Watzig B, Ballhorn DJ (2016) Is protection against florivory consistent with the optimal defense hypothesis? *BMC Plant Biology* 16:32.
- Gonzaga APD, Oliveira-Filho AT, Machado ELM, Hargreaves P, Machado JNM. 2008. Diagnóstico florístico-estrutural do componente arbóreo da floresta da Serra de São José, Tiradentes, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22: 505-520.
- Gorden NLS and Adler, LS (2016) Florivory shapes both leaf and floral interactions. *Ecosphere* 7:e01326.
- Herrera CM, Herrera J, Espadaler X (1984) Nectar thievery by ants from southern Spanish insect-pollinated flowers. *Insectes Society*. 31: 142-154.
- Inouye DW (1980) The terminology of floral larceny. *Ecology* 67:1251-1253
- Kozlov MV and Zvereva EL (2017) Background Insect Herbivory: Impacts, Patterns and Methodology. *Progress in Botany*, Springer, 79:313-355
- 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* 79:313-355.
- 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 and Zvereva EL (2015) Changes in the background losses of woody plant foliage to insects during the past 60 years: are the predictions fulfilled? *Biology Letters* 11: 20150480.
- Lorenzi H (2014) Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. 6ª ed. Instituto Platarum de estudos da flora.
- Louda SM and West NM (2108) Cumulative herbivory outpaces compensation for early floral damage on a monocarpic perennial thistle. *Oecologia* 186:495-506.
- Matinelli-Seneme A, Possamai E, Schuta LR, Vanzolini S (2006) Germinação e sanidade de sementes de *Bauhinia variegata*. *Revista Ávore*, 30:719-724.
- Martins AB (2009) Melastomataceae. In: Martins SE, Wanderley MGL, Shepherd GJ, Giulietti AM, Melhem TS. *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. Instituto de Botânica, 6:1-168.
- MCcall AC (2008) Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. *Oecologia* 155:729–737.

- McCall AC, Case S, Espy K, Adams G, Murphy SJ (2018) Leaf herbivory induces resistance against florivores in *Raphanus sativus*. *Botany*, 96: 337-343.
- McCall AC and Fordyce JA (2010) Can optimal defence theory be used to predict the distribution of plant chemical defences? *Journal of Ecology* 98:985–992.
- McCall AC and Irwin RE (2006) Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters* 9:1351–1365.
- McKey D (1974) Adaptive patterns in alkaloid physiology. *The American Naturalist* 108:305-320.
- Metcalfe DB, Asner GP, Martin RE, Silva Espejo JE, Huasco WH, Farfan Amezcua FF, Carranza-Jimenez L, Galiano Cabrera DF, Baca LD, Sinca F *et al.* 2014. Herbivory makes major contributions to ecosystem carbon and nutrient cycling in tropical forests. *Ecology Letters* 17: 324–332.
- Moller AP (1995) Bumblebee preference for symmetrical flowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92:2288-2292
- Oguro M & Sakai S (2014) Difference in defense strategy in flower heads and leaves of Asteraceae: multiple-species approach. *Oecologia* 174: 227-239.
- Oliveira-Filho AT and Machado JNM (1993) Composição florística de uma Floresta Semidecídua Montana, na Serra de São José, Tiradentes, Minas Gerais. *Acta Botânica Brasílica* 7:71-88.
- Pinto DD (2009) Morfoanatomia de ontogênese de *Machaerium pers.* (Fabaceae: faboideae): fruto, semente e plântula. Tese de doutorado, Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências.
- Pleroma* in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB602859>>. Acesso em: 12 Mai. 2018
- Pleroma* in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB603036>>. Acesso em: 12 Mai. 2018
- Pleroma* in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB603041>>. Acesso em: 12 Mai. 2018
- Price PW (2002) Species interactions and the evolution of biodiversity. In: Herrera CM, Pellmyr O (eds) *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, 3–26.
- Pringle EG, Adams RI, Broadbent E, Busby PE, Donatti CI, Kurten EL, Renton K, Dirzo R (2011) Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in a seasonally dry tropical forest. *Biotropica*, 43: 299–308.
- Rafael JA, Aguiar AP, Amorim DS (2009) Knowledge of insect diversity in Brazil: challenges and advances. *Neotropical Entomology* 38:565-570.

- Rhoades DF (1979) Evolution of plant chemical defense against herbivores. 3-54. In: Rosenthal GA and Jazen DH. Herbivores - their interactions with secondary plant metabolites. Academic Press, London.
- Ribeiro SP and Wilson GW (2000) Interações entre insetos e plantas no cerrado: teoria e hipóteses de trabalho. 8:299-320. In Martins RP, Lewinsohn TM, Barbeitos MS. Ecologia e comportamento de Insetos. Oecologia Brasiliensis, PPGE-UFRJ.
- Ribeiro SP and Brown VK (1999) Insect herbivory in tree crowns of *Tabebuia aurea* and *T. ochracea* (Bignoniaceae) in Brazil: contrasting the Cerrado with the "Pantanal Matogrossense". Selbyana 20:159-17.
- Ribeiro SP, Pimenta HR, Fernandes GW (1994) Herbivory by chewing and sucking insects on *Tabebuia ochracea*. Biotropica 26: 302-307.
- Rizzini CM, Agarez FV, Andrade LHC, Azevedo AP (1997) A família Bignoniaceae na APA de Maricá, Rio de Janeiro, Brasil. Acta Botanica Brasiliensis. 11:153-163.
- Schaffner U, Ridenour WM, Wolf VC, Basset T, Müller C, Müller-Sachärer H, Sutherland S, Lortie CJ, Callaway RM (2011) Plant invasions, generalist herbivores, and novel defense weapons. Ecology 92:829–835.
- Smilanich AM, Fincher RM, Dyer LA (2016) Does plant apparency matter? Thirty years of data provide limited support but reveal clear patterns of the effects of plant chemistry on herbivores. New Phytologist 210:1044-1057.
- Strauss SY, Irwin RE, Lambrix VM (2004) Optimal defence theory and flower petal colour predict variation in the secondary chemistry of wild radish. Journal of Ecology 92:132–141.
- Vasconcelos MF (2011) O que são campos rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do Leste do Brasil? Revista Brasileira de Botânica 34: 241-246.
- Ye MZ, Jin FX, Wang QF, Yang CF, Inouye DW (2017) Pollinators shift to nectar robbers when florivory occurs, with effects on reproductive success in *Iris bulleyana* (Iridaceae) Plant Biology, 19: 760-766.
- Wilkinson L (1992) SYSTAT for Windows: statistics, graphics, data, getting started. Systat, Evanston.
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson, JG (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytologist, 143: 155–162.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F et al. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 428: 821–827.
- Zamproni K, Martini A, Biondi D (2014) Fenologia de *Bauhinia variegata* L. V Congresso Brasileiro de Gestão Ambiental, Instituto Brasileiro de Estudos Ambientais, IBEAS.
- Zappi DC and BFG - The Brazil Flora Group *et al.* (2015) Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. Rodriguésia 66:1085-1113.
- Zvereva E, Zverev V, Kozlov MV (2012) Little strokes fell great oaks: minor but chronic herbivory substantially reduces birch growth. Oikos, 121:2036–2043.

## Capítulo II: Redes de interações inseto-planta em espécies hospedeiras filogeneticamente relacionadas

Maria Gabriela Boaventura de Castro<sup>1\*</sup> e Tatiana Garabini Cornelissen<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade Federal de São João del-Rei. \*mgabibc1@hotmail.com

---

**Resumo:** As redes de interação animal-planta são importantes para descrever o papel das espécies na organização e também na estrutura e dinâmica das comunidades. Em comunidades estruturadas por relações antagônicas, como a herbivoria, a abordagem de redes pode ser extremamente útil para a operacionalização de conceitos ecológicos fundamentais na sua organização e funcionamento. A herbivoria e a florivoria são os antagonismos mais fortemente associados à diminuição de *fitness* das plantas e podem ocorrer simultaneamente. Apesar disso, poucos estudos investigaram as interações planta-herbívoros nos trópicos sob a perspectiva de rede e desta forma os padrões estruturais para redes de florívoros e herbívoros não estão definidos. Dessa forma, o objetivo deste estudo foi analisar a estrutura e a organização das comunidades de florívoros e herbívoros associadas a espécies filogeneticamente próximas usando-se ipês como modelos de estudo. Adicionalmente, foi avaliado como a estrutura de cada tipo de rede antagônica pode influenciar a quantidade de tecido foliar e floral perdida. Foram coletados insetos florívoros e herbívoros de quatro espécies distintas de ipê (n=60), sendo três delas do gênero *Handroanthus* (n=47) e uma do gênero *Tabebuia* (n=13). Os insetos foram identificados até o menor grau taxonômico possível e foram relacionados à espécie de ipê e tipo de tecido utilizado, flor ou folha. Posteriormente as comunidades de insetos herbívoros e florívoros, de cada espécie de ipê, foram organizadas sob uma perspectiva de redes ecológicas, com o auxílio de quatro métricas usadas para determinar a estrutura das redes: modularidade, diversidade de interações, sobreposição de nicho e centralidade. Foram construídas redes antagônicas para cada espécie separadamente e para cada um dos antagonismos por espécie. As comunidades de herbívoros e florívoros registraram um total de 245 eventos de interação entre as 100 espécies distintas de insetos e as quatro espécies de ipê, sendo que 55.5% desses eventos representaram florivoria e 44.5% representaram herbivoria. Hemiptera (39.18%) e Coleoptera (31.42%) realizaram a maior parte dos eventos de interação que compuseram as redes antagônicas. Os resultados do presente estudo indicam que a organização das comunidades antagônicas associadas às quatro espécies de ipê não é similar e dessa forma não corroboram a hipótese de especialização entre as comunidades de insetos associadas a plantas filogeneticamente próximas. Quando herbivoria e florivoria foram analisados como redes separadas, a organização das comunidades de florívoros e herbívoros formaram redes com estrutura semelhante, que se complementam em cada uma das espécies de ipê. Todas as redes estudadas foram estruturadas por núcleos de espécies centrais, que foram diferentes tanto entre as redes de herbívoros e florívoros de todas as espécies de ipê, quanto entre as redes das plantas relacionadas. Os principais florívoros são insetos das ordens Thysanoptera e Coleoptera, enquanto que os principais herbívoros são espécies de Hemiptera. As formigas, apesar de não serem nem florívoras e nem herbívoras exercem influência sobre os insetos que compõe todas as redes estudadas. Os comportamentos dominantes e agressivos dessas formigas parece promover maior ou menor particionamento de nicho das espécies

núcleo, tornando-as espécies-chave de todas as comunidades antagônicas analisadas. A dominância de formigas ocorre de forma oportunista, mediada pela abundância do recurso alimentar e reflete diretamente as porcentagens de tecido perdido por herbivoria e florivoria.

**Palavras-chave:** Redes ecológicas, Antagonismos, Florivoria, Herbivoria.

## Chapter II: Insect-plant ecological networks in phylogenetically related hosts

Maria Gabriela Boaventura de Castro<sup>1\*</sup> e Tatiana Garabini Cornelissen<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade Federal de São João del-Rei. \*mgabibc1@hotmail.com

---

**Abstract:** Animal-plant interaction networks are important to describe the role of species in the organization as well as in the structure and dynamics of communities. In communities structured by antagonistic relationships, such as herbivory, network analyses can be extremely useful for the operationalization of fundamental ecological concepts. Herbivory and florivory are the antagonisms most strongly associated with decreased plant *fitness* and can occur simultaneously. Despite this, few studies have investigated plant-herbivore interactions in the tropics under a network perspective and thus the structural patterns for florivore and herbivore networks are not defined. Thus, the objective of this study was to evaluate the structure and organization of florivore and herbivore communities associated with phylogenetically related species using ipês as study models. Additionally, it was evaluated how the structure of each type of antagonistic network influence the amount of leaf and floral tissue lost. Florivores and herbivores were collected from four distinct ipê species (n=60), three of them in the *Handroanthus* genus (n=47) and one in the *Tabebuia* genus (n=13). Insects were identified to the lowest possible taxonomic level and were related to species of ipê and type of tissue consumed, flower or leaf. Later, the herbivorous and florivorous insect communities of each ipê species were organized in the perspective of ecological networks, using four metrics used to determine network structure: modularity, diversity of interactions, niche overlap and centrality. Antagonistic networks were constructed for each species separately and for each of the antagonisms by species. The herbivorous and florivorous communities registered a total of 245 interaction events amongst the 100 distinct species of insects and the four ipê species, with 55.5% of these events representing florivory and 44.5% representing herbivory. Hemiptera (39.18%) and Coleoptera (31.42%) performed most of the interaction events that composed the antagonistic networks. The results of this study indicate that the organization of the antagonistic communities associated to the four species of ipê is not similar and thus do not corroborate the hypothesis of specialization among the communities of insects associated to phylogenetically close plants. When herbivory and florivory were analyzed as separate networks the organization of the communities of florivores and herbivores formed networks with similar structure, which are complemented in each of the species of ipê. All the studied networks were structured by core of central species, which were differ both between amongst the herbivorous and florivorous networks of all ipê species, and between the related plants networks. The main florivores are insects of the orders Thysanoptera and Coleoptera, while the main herbivores are species of Hemiptera. The ants, although they are neither florivorous nor herbivorous, exert influence on the insects that make up all the studied nets. The dominant and aggressive behavior of these ants seems to promote greater or less partitioning of the niche of the core species, making them the key species of all the antagonistic communities analyzed. The foraging strategies employed by the ants present in all core seem to promote greater or lesser partitioning of the core species, making the ants key species of all the antagonistic communities analyzed. The dominance of ants occurs opportunistically,

mediated by the abundance of food resources and reflects directly the percentages of tissue lost by herbivory and florivory.

**Keywords:** Ecological networks, Antagonisms, Florivory, Herbivory.

## 1. Introdução

Na natureza diversas espécies de insetos interagem com diversas espécies de plantas, formando um emaranhado de redes de interações tróficas (Bagchi *et al.* 2014, Costa *et al.* 2016, Dáttilo *et al.* 2016, Dáttilo & Rico-Gray 2018). O estudo das redes de interação animal-plantas é importante para descrever o papel das espécies na organização e também na estrutura e dinâmica das comunidades (Bascompte & Jordano 2007, Blüthgen *et al.* 2008, Dáttilo & Rico-Gray 2018). Em comunidades estruturadas por relações antagônicas – como a herbivoria e o parasitismo – a abordagem de redes pode ser extremamente útil para a operacionalização de conceitos ecológicos fundamentais na sua organização e funcionamento (Costa *et al.* 2016).

Apesar da importância ecológica das redes antagônicas, relativamente poucos estudos investigaram as interações planta-herbívoro nos trópicos sob a perspectiva de rede (Dáttilo & Rico-Gray 2018). Só recentemente esse tópico vem ganhando espaço e alguns estudos visaram determinar os mecanismos ecológicos por trás da estrutura e dinâmica de algumas redes de comunidades antagônicas tropicais (veja Becerra *et al.* 2015, Volf *et al.* 2017). A maioria destes estudos avaliou o papel da filogenia das plantas para a determinação das comunidades antagônicas que compõem a rede (ver Becerra *et al.* 2015, Volf *et al.* 2017). Apesar de plantas em geral experienciarem antagonismos de vários tipos simultaneamente, nenhum estudo analisou ainda as redes formadas por diferentes tipos de antagonismos para as mesmas espécies de plantas tropicais. Desse modo os padrões estruturais para redes planta-herbívoro nos trópicos ainda precisam ser definidos.

A herbivoria foliar – tratada apenas como “herbivoria” nesse estudo – e a florivoria são os antagonismos mais fortemente associados à diminuição da aptidão das plantas

(McCall & Irwin 2006, McCall 2008, Gorden & Adler 2016). Esses processos estão presentes em virtualmente todas as espécies de plantas e podem ocorrer de forma simultânea no caso das espécies perenes e não simultânea no caso das espécies decíduas que florescem após a perda de folhas, tendo assim efeitos a nível individual como também podem afetar a estrutura de comunidades inteiras (McCall & Irwin 2006, Gorden & Adler 2016). Os herbívoros, ao consumirem as folhas, podem afetar a capacidade para a aquisição de recursos e sobrevivência da planta (Ribeiro & Fernandes 2000, Price 2002, McCall 2008). Os florívoros, por sua vez, podem diminuir e até mesmo inviabilizar a produção de sementes nas plantas através do consumo de tecido e/ou partes florais ligadas mais diretamente à reprodução (Inouye 1980, McCall & Irwin 2006, McCall 2008, Gorden & Adler 2016). Estudos do ponto de vista da química secundária indicam que as flores como órgãos reprodutivos tendem a ser mais bem protegidas em comparação às folhas (Abdalsamee & Müller 2015, McCall *et al.* 2018). Se isso é verdade hipotetiza-se que as comunidades de florívoros sejam muito mais especializadas que as de herbívoros, fazendo com que os dois antagonismos estejam associados a redes tróficas estruturalmente diferentes.

Além da qualidade nutricional a sazonalidade pode promover a dissimilaridade entre as comunidades antagonísticas de insetos (Coley 1998, Costa *et al.* 2016, Dáttilo & Rico-Gray 2018). Apesar da maioria dos ecossistemas tropicais não possuírem uma sazonalidade marcada, em alguns poucos onde a sazonalidade é mais contrastante e determinada por invernos frios e secos e verões quentes e úmidos ocorreu o surgimento de algumas espécies de plantas decíduas (Ehrlich & Raven 1964, Raven, *et al.* 2007, Dáttilo & Rico-Gray 2018). A deciduidade de muitas espécies vegetais afeta a qualidade nutricional das partes vegetativas e promove mudanças no tipo de recurso

(flor vs. folha) disponível para os insetos (Janzen 1993, Coley 1998, Scherrer *et al.*, 2016, Dáttilo & Rico-Gray 2018).

Nos trópicos muitas espécies florescem enquanto decíduas, como é o caso de muitos gêneros da família Bignoniaceae (Gentry 1974). *Tabebuia* e *Handroanthus*, os ipês, além de serem os gêneros mais populares de Bignoniaceae são também bastante conhecidos pela sua deciduidade. Antes do período de floração as espécies perdem praticamente todas as folhas e a árvore floresce desprovida desse órgão vegetal. Só depois da frutificação novas folhas começam a aparecer (*observação pessoal*). Portanto, flores e folhas fazem parte de períodos fenológicos distintos e, a floração e a folhagem em períodos distintos pode afetar a estrutura e a organização das comunidades de insetos que usam tais recursos. Dessa forma, os ipês representam bons modelos para avaliar o papel da deciduidade na organização de redes ecológicas de antagonismos.

Os poucos estudos que tentaram identificar padrões estruturais em redes antagônicas tropicais indicam que elas sejam extremamente especializadas em virtude da evolução de barreiras químicas e físicas das plantas, tenham maior diferenciação de nicho, maior compartimentalização ou modularidade e maior diversidade de interações (Wardhaugh *et al.* 2014, Becerra 2015, Fagundes *et al.* 2015, Forister *et al.* 2015, Costa *et al.* 2016). Ainda, muitos estudos reforçam a importância das espécies-chave para a estruturação das redes ecológicas (e.g., Mello *et al.* 2015, Costa *et al.* 2016), já que a centralidade de algumas espécies de insetos que compõem as redes faz com que elas formem núcleos que estruturam toda a comunidade (Mello *et al.* 2015). Apesar de tal papel relevante, não se sabe até o momento de nenhum estudo publicado que tenha avaliado a importância desses núcleos para a estruturação de redes antagônicas tropicais e/ou, os impactos que eles podem causar no *fitness* de plantas hospedeiras.

Dada a necessidade de encontrar padrões para o funcionamento de redes antagônicas em plantas comuns da região tropical, o objetivo deste estudo foi analisar a estrutura e a organização das comunidades de florívoros e herbívoros associadas a espécies filogeneticamente próximas usando-se ipês como modelos de estudo. Para tal, a estrutura das redes antagônicas de espécies distintas de ipê foram determinadas e testou-se a hipótese de que a herbivoria e a florivoria nessas espécies são estruturadas por redes tróficas distintas. Adicionalmente, de maneira inédita nos estudos de redes ecológicas, foi avaliado como a estrutura de cada tipo de rede antagônica pode influenciar a quantidade de biomassa foliar e floral perdida.

## **2. Materiais e Métodos**

### **2.1 Sistemas de estudo**

Bignoniaceae é uma família botânica representada por aproximadamente 800 espécies em 110 gêneros. São plantas lenhosas, na forma de lianas, arbustos e árvores. A família possui vasta distribuição nas regiões tropicais e subtropicais e os maiores gêneros são *Tabebuia* e *Handroanthus* (cerca de 100 espécies), *Arrabidaea* (70) *Adenocalymma* (50) e *Jacaranda* (40) (Gentry 1974, 1980, Lorenzi, 2014). A família possui espécies de grande valor econômico, com representantes importantes na indústria madeireira (*Tabebuia* e *Catalpa*) e muitas são utilizadas como ornamentais. Entre as espécies mais conhecidas podemos citar os ipês do Brasil nos gêneros *Tabebuia* e *Handroanthus*, este último inclusive, abrange exclusivamente espécies de ipê brasileiras (Santos 2017).

Estudos prévios conduzidos na Mata Atlântica, Pantanal e no Cerrado brasileiro demonstraram que os principais herbívoros do ipê-amarelo (*Handroanthus sp.*) são

insetos mastigadores e sugadores das ordens Coleoptera e Hemiptera (Ribeiro *et al.* 1994; Ribeiro & Brown 1999; Silva *et al.* 2012). Não existem estudos publicados sobre a comunidade de florívoros associadas a essas espécies, mas formigas do gênero *Cephalotes* e algumas espécies de Hemiptera e Thysanoptera já foram vistas associadas tanto a flores quanto a folhas de espécies de Ipê distintas (*observação pessoal*). Adicionalmente, não se sabe como a estrutura da comunidade de florívoros e herbívoros pode influenciar a quantidade de biomassa vegetal perdida por essas interações nas espécies de ipê e nem em nenhuma outra.

No Brasil, os ipês além de serem facilmente encontrados em áreas de Cerrado e Mata Atlântica são comumente usados como plantas ornamentais na arborização urbana das cidades por todo o país. É difícil encontrar uma cidade, principalmente na região Sudeste, que não tenha alguma ou algumas dessas espécies ornamentando praças e avenidas (*observação pessoal*). As espécies de ipê mais usadas para a arborização urbana são *Handroanthus heptaphyllus* (sinonímia: *Tabebuia heptaphylla*), conhecida como ipê-rosa; *Handroanthus chrysotrichus* (sinonímia: *Tabebuia chrysotricha*) conhecida como ipê-amarelo ou ipê-tabaco e *Tabebuia roseoalba*, conhecida como ipê-branco. Dentre os ipês mais comumente encontrados no Cerrado brasileiro destaca-se *Handroanthus ochraceus* (sinonímia: *Tabebuia ochracea*), conhecido popularmente como ipê-amarelo ou ipê-do-cerrado. Essas espécies são filogeneticamente relacionadas, decíduas e florescem sequencialmente na estação seca e dessa forma foram escolhidas como objeto deste estudo.

## **2.2 Área de estudo**

O município de São João del-Rei (21° 08' 00" S e 44° 15' 40"W) está situado na porção centro-sul do estado de Minas Gerais e faz parte da mesoregião do Campo das

Vertentes. Ele abriga uma parcela da Serra de São José (21° 5' 50"S, 44° 12' 11"W), que faz parte do sistema da Serra da Mantiqueira e é classificada como uma área de grande relevância para a conservação da biodiversidade (Oliveira-Filho & Machado 1993, Vasconcelos 2011). O clima de São João del-Rei é classificado como mesotérmico, com verões chuvosos e invernos secos e áridos (tipo Cwb na classificação Köppen). A temperatura média anual varia em torno de 19.2°C e a precipitação média em torno de 1.500 mm (Gonzaga *et al.* 2008). No presente estudo, *H. ochraceus* foi coletado na Serra de São José e as demais espécies foram coletadas em áreas urbanas e peri-urbanas de São João del –Rei.

### **2.3 Coleta de dados**

Para estudar as redes de interações antagonistas entre as comunidades de insetos florívoros e herbívoros associadas a espécies vegetais filogeneticamente relacionadas, quatro espécies de plantas da família Bignoniaceae – três do gênero *Handroanthus* e uma do gênero *Tabebuia* – foram selecionadas.

De cada espécie de Bignoniaceae foram selecionados entre 13 e 17 indivíduos em campo – *Handroanthus heptaphyllus* (n=17), *Handroanthus chrysotrichus*, (n=15), *Handroanthus ochraceus* (n=15), *Tabebuia roseoalba* (n=13). Todos os 60 indivíduos selecionados para este estudo receberam placas de identificação e foram georeferenciados. Os indivíduos foram selecionados seguindo dois critérios; pertencerem às espécies de plantas supracitadas e estarem em período de floração. As diferenças entre o número de indivíduos amostrados por espécies de planta se deu pela dificuldade em encontrar espécimes que se adequassem aos critérios acima.

Como as espécies vegetais foram escolhidas intencionalmente por serem decíduas, as coletas tanto de insetos florívoros e herbívoros quanto de partes vegetativas e

reprodutivas se deram em duas etapas, de acordo com as estações fenológicas de interesse: uma no período da floração (maio a setembro de 2017) e outra no período da folhagem (janeiro e fevereiro de 2018), para todos os 60 indivíduos. Os insetos foram coletados através de técnicas de captura ativa, utilizando principalmente a metodologia do guarda-chuva entomológico (Gullan & Craston 2008) e uso de podão teléscopio adaptado. Foram realizados cinco batimentos na copa de cada um dos indivíduos com o guarda chuva-entomológico e todos os insetos que caíram na armadilha foram coletados. Quando possível, foram também realizadas coletas ativas com o auxílio de uma pinça. Os insetos capturados foram acondicionados em potes plásticos devidamente identificados de acordo com o indivíduo, espécie e tecido vegetal ao qual estavam associados e, em laboratório foram sacrificados para posterior identificação.

Posteriormente os insetos foram identificados até o menor grau taxonômico possível, com o auxílio de guias identificação e consultando especialistas. Quando a identificação taxonômica completa não foi possível eles foram morfotipados a partir da menor identificação taxonômica encontrada.

Para estimar como a estrutura das redes antagônicas influencia a perda de tecido de folhas e flores por herbívoros e florívoros foram coletadas 20 folhas e cinco inflorescências (ou buquês) com sinais verdadeiros de herbivoria e florivoria de cada um dos ipês. Folhas e flores foram acondicionadas em sacos plásticos, devidamente identificados e, em laboratório, todas as folhas foram numeradas, herborizadas e as flores com sinais de florivoria foram imediatamente numeradas e digitalizadas. Posteriormente, todas as folhas também foram digitalizadas. Flores e folhas tiveram suas perdas de tecido vegetal medidas no software ImageJ®, no qual todas as imagens digitais foram calibradas a 0.01 mm e a porcentagem de área total removida foi

determinada através da soma das áreas removidas divididas pelas áreas totais das flores ou das folhas e multiplicado por cem.

#### ***2.4 Estrutura das redes de interação antagonistas***

As interações entre os insetos florívoros e herbívoros e cada um dos 60 indivíduos de ipê foram utilizadas para construir duas redes bipartidas para cada espécie, sendo uma rede para herbívoros e uma para florívoros. A partir de cada espécie de ipê foi construída uma matriz ponderada onde cada indivíduo de planta representou uma linha, cada espécie de inseto representou uma coluna, e as células foram preenchidas com o número de eventos de interação computado entre um indivíduo de planta  $i$  e uma espécie de inseto  $j$ . Além disso, para cada espécie de ipê construímos matrizes ponderadas de acordo com o tipo de tecido vegetal utilizado: flor e folha. Cada matriz representou uma rede de interação distinta, totalizando oito matrizes.

Para testar diferenças na estrutura das redes de interações entre as espécies de ipê e entre os tipos de antagonismos (consumo de flor vs. folha) foram escolhidas três métricas comumente usadas para avaliar a estrutura das interações em redes ecológicas: 1) modularidade, 2) diversidade de interações e 3) sobreposição de nichos das espécies de insetos. Essas métricas foram calculadas para cada rede separadamente.

A modularidade é uma métrica usada para detectar a ocorrência de formação de subgrupos entre espécies de uma rede que interagem mais entre si do que com as demais espécies presentes na rede (Costa *et al.* 2016, Dáttilo *et al.* 2016, Dáttilo & Rico-Gray 2018). Acredita-se que quanto maior o tamanho da rede maior será a quantidade de módulos encontrados, já que, os módulos podem estar relacionados aos diferentes taxa ou grupos funcionais existentes na rede (Donatti *et al.* 2011, Dáttilo & Rico-Gray

2018). A modularidade (Q) foi calculada através do algoritmo QuanBiMo e é medida através do nível de modularidade, que varia de 0 a 1 (Dormann & Strauss 2014). Quanto maior o valor de Q mais modular tende a ser a rede (Dormann & Strauss 2014, Costa *et al.* 2016). A significância do valor Q foi testada pela padronização do Q, considerando o número de desvios padrões do valor médio obtido por meio de 1.000 redes aleatorizadas. Valores de Q padronizados maiores que +2.0 ou -2.0 indicam resultados significativos, ou seja, que o nível de modularidade encontrado difere do esperado pelo modelo nulo (Dormann & Strauss 2014, Costa *et al.* 2016).

A diversidade de interações em cada rede foi medida através do índice de entropia ou diversidade de Shannon ( $H'$ ), onde para um determinado número de espécie ( $S$ ) e um determinado número de indivíduos ( $N$ ) em uma rede, quanto maior for o valor de  $H'$  mais similares serão as abundâncias relativas das interações entre as espécies na rede (Blüthgen *et al.* 2008, Gotelli 2009). Quanto maior o valor de  $H'$  maior será a heterogeneidade entre os links de interações na rede (Blüthgen *et al.* 2008).

A sobreposição de nicho foi calculada usando o índice de complementaridade funcional. Esse índice mede a complementaridade do nicho ecológico ao nível da comunidade considerando as diferenças qualitativas nos grupos de antagonistas entre plantas (Dormann *et al.* 2008). Quanto maior o valor desse índice maior será a sobreposição de nicho.

Todas as análises estatísticas citadas, bem como os desenhos das redes foram feitos no pacote bipartite para o R (Dormann *et al.* 2008) do software R 3.4.2 (R Core Team 2017).

Para avaliar se as redes de florívoros e herbívoros de cada espécie de ipê eram estruturalmente diferentes, as métricas avaliadas foram comparadas entre as redes antagonicas através de modelos lineares generalizados (GLMs).

### ***2.4.1 O núcleo formado pelas espécies centrais***

O grau de centralidade de uma espécie pode ser interpretado como a importância de cada espécie para a estrutura da rede. Quanto maior esse grau maior é a influência que a espécie exerce sobre a estrutura de toda a rede (Costa & Silva 2006, Mello *et al.* 2015, Costa *et al.* 2016). A centralidade nesse estudo foi calculada através da frequência média de conexões feitas entre as espécies na rede (Costa *et al.* 2016). Assim, para cada rede estudada foram determinadas as espécies centrais de insetos a fim de testar se as espécies centrais de cada tipo de antagonismo (florivoria vs. florivoria) são similares (n=8). As espécies de insetos que apresentaram grau de interações acima da média calculada para cada uma das redes foram consideradas espécies núcleo, ou espécies centrais (Costa *et al.* 2016). Assim, a similaridade na composição de espécie centrais em cada tipo de rede antagonista foi analisada por meio de uma análise de variância multivariada por permutação (PERMANOVA), e os tipos de interação foram ordenados através de uma análise de ordenação multidimensional não métrica (NMDS). Estas análises estatísticas foram feitas no pacote vegan do software R 3.4.2 (R Core Team 2017).

## **3. Resultados**

Foram avaliadas um total de 60 plantas da família Bignoniaceae, distribuídas em quatro espécie e dois gêneros, sendo 47 delas do gênero *Handroanthus* e 13 do gênero *Tabebuia*.

Associadas a essas espécies de plantas foram encontrados um total de 100 espécies/morfoespécies de insetos distribuídos em oito ordens diferentes (Tabela S1).

Hemiptera foi a ordem mais abundante, com 40 espécies, seguida por Coleoptera (33 espécies) e Hymenoptera (14 espécies, entre abelhas, vespas e uma espécie de formiga) (Tabela S1). As demais ordens de insetos foram representadas por poucas espécies, Dermaptera (6 espécies), Blattodea (4 espécies), Diptera (3 espécies), Thysanoptera (2 espécies) e Mantodea (1 espécie) (Tabela S1).

Os 60 indivíduos de ipê estudados e as 100 espécies/morfoespécies de insetos realizaram um total de 245 eventos de interação (Figs. 1 a 12). Dentre esses eventos de interação 55.5% representaram florivoria (Fig. 5, 7,9 e 11) e 44.5% representaram herbivoria (Figs. 6, 8,10 e 12). Hemiptera foi à ordem que realizou o maior número de eventos de interação com os ipês (39.18 % de todos os eventos), seguida por Coleoptera (31.42%) (Figs. 1 a 12). As demais ordens de insetos representaram cerca de 29.4% de todos os eventos de interação: Thysanoptera (11.02 %), Hymenoptera (10.6%), Blattodea (2.8%), Dermaptera (2.8%), Diptera (1.22%) e Mantodea (0.4%) (Figs. 1 a 12).

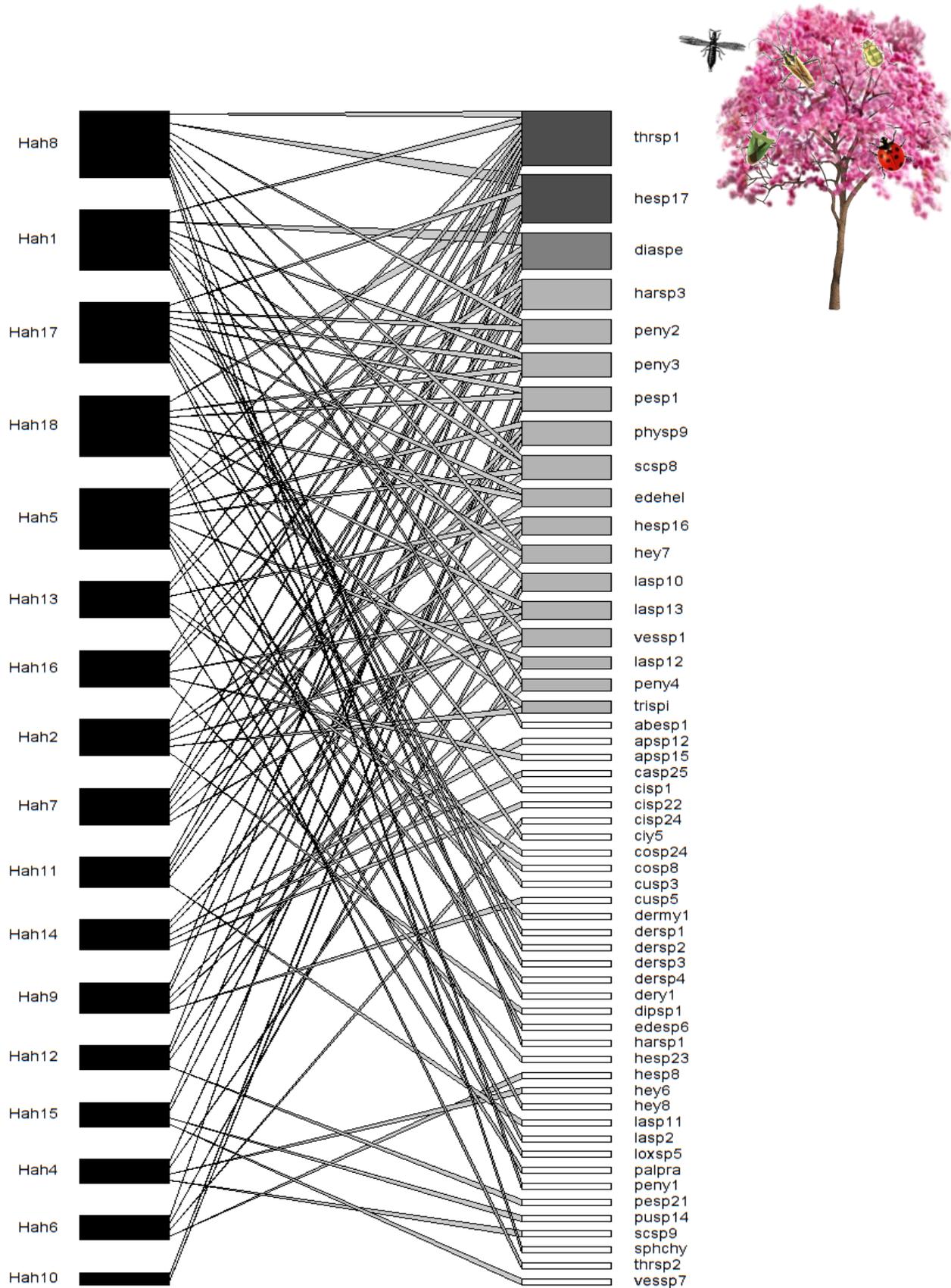
A florivoria exerceu uma perda média de 5.44% (SE=4.88) de tecido floral para os insetos de todas as espécies de ipê juntas enquanto a herbivoria representou 4.3% (SE=3.68) de perda de tecido foliar. Entre as espécies de ipê, *H. ochraceus* apresentou a maior porcentagem média de florivoria 7.3% (SE=7.24), seguido por *T. roseoalba* 5.83% (SE=4.3), *H. heptaphyllus* 4.49% (SE= 2.2) e *H. chrysotrychus* 4.2% (SE= 4.3). *T. roseoalba* foi a espécie com maior porcentagem média de herbivoria 5.9% (SE=3.7), seguido por *H. ochraceus* 5.5% (SE=4.2), *H. heptaphyllus* 3.7% (SE= 3.8) e *H. chrysotrychus* 2.58% (SE=1.59).

Apesar disto, *Handroanthus heptaphyllus* foi à espécie, dentre todos os ipês, que registrou a maior porcentagem de todas as interações (40.08 %), sendo 27.34 % destas com florívoros e 16.73 % com herbívoros (Figs. 1,5 e 6). *Handroanthus chrysotrichus*

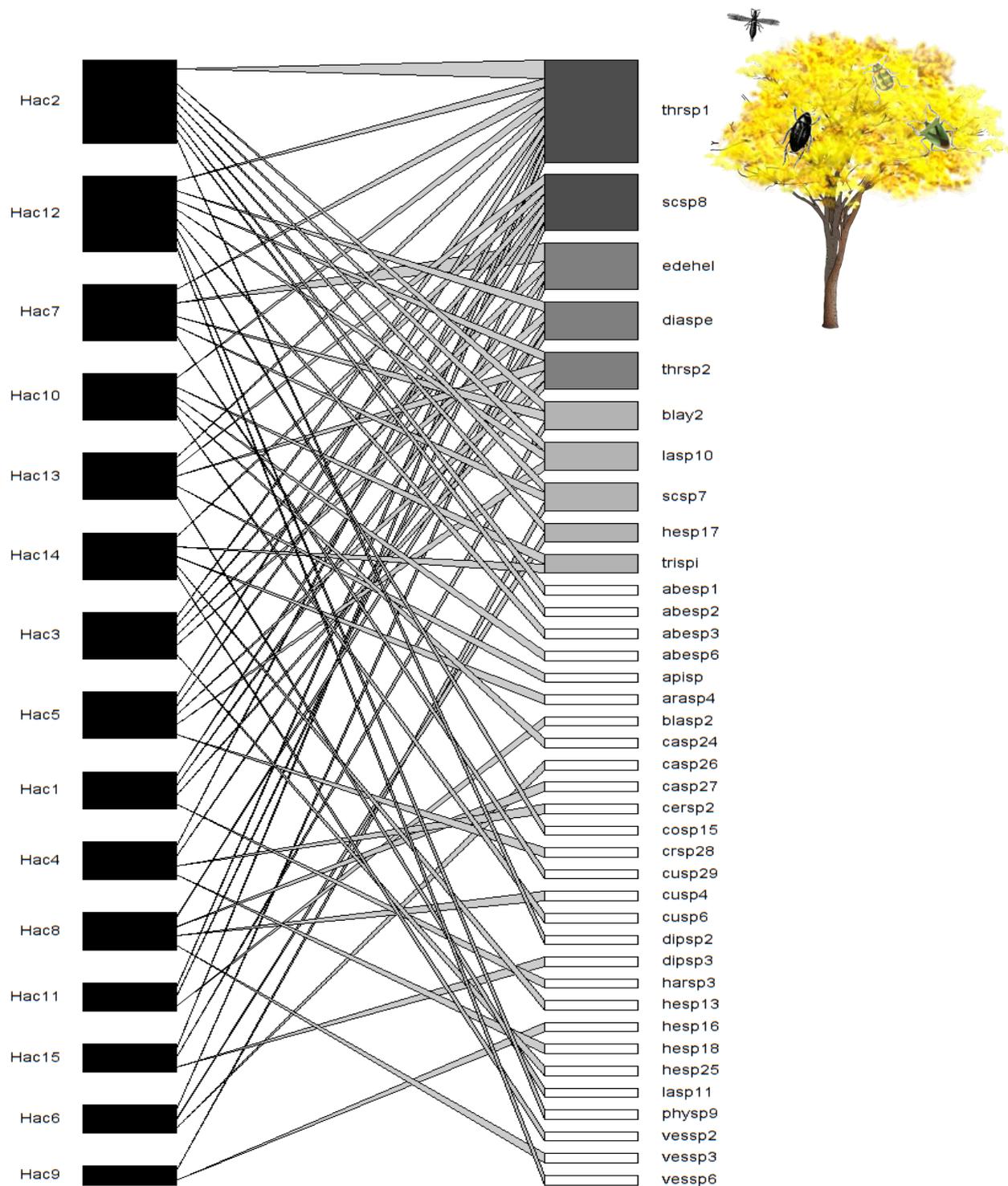
teve a segunda maior porcentagem de interações (28.9 %) sendo, 16.32 % com florívoros e 12.65 % com herbívoros (Figs. 2,7 e 8). Para *Handroanthus ochraceus* e seus insetos, registrou-se um total de 14.6 %, sendo 10.1% com florívoros e 4.5% com herbívoros (Figs. 3,9 e 10). *Tabebuia roseoalba* apresentou a menor porcentagem de interações dentre as espécies de plantas estudadas (12.24%), menos da metade de *H. heptaphyllus* - sendo 1.6% com florívoros e 10.6% com herbívoros (Figs. 4,10 e 11).

### 3.1 Estrutura das redes antagônicas em plantas filogeneticamente relacionadas

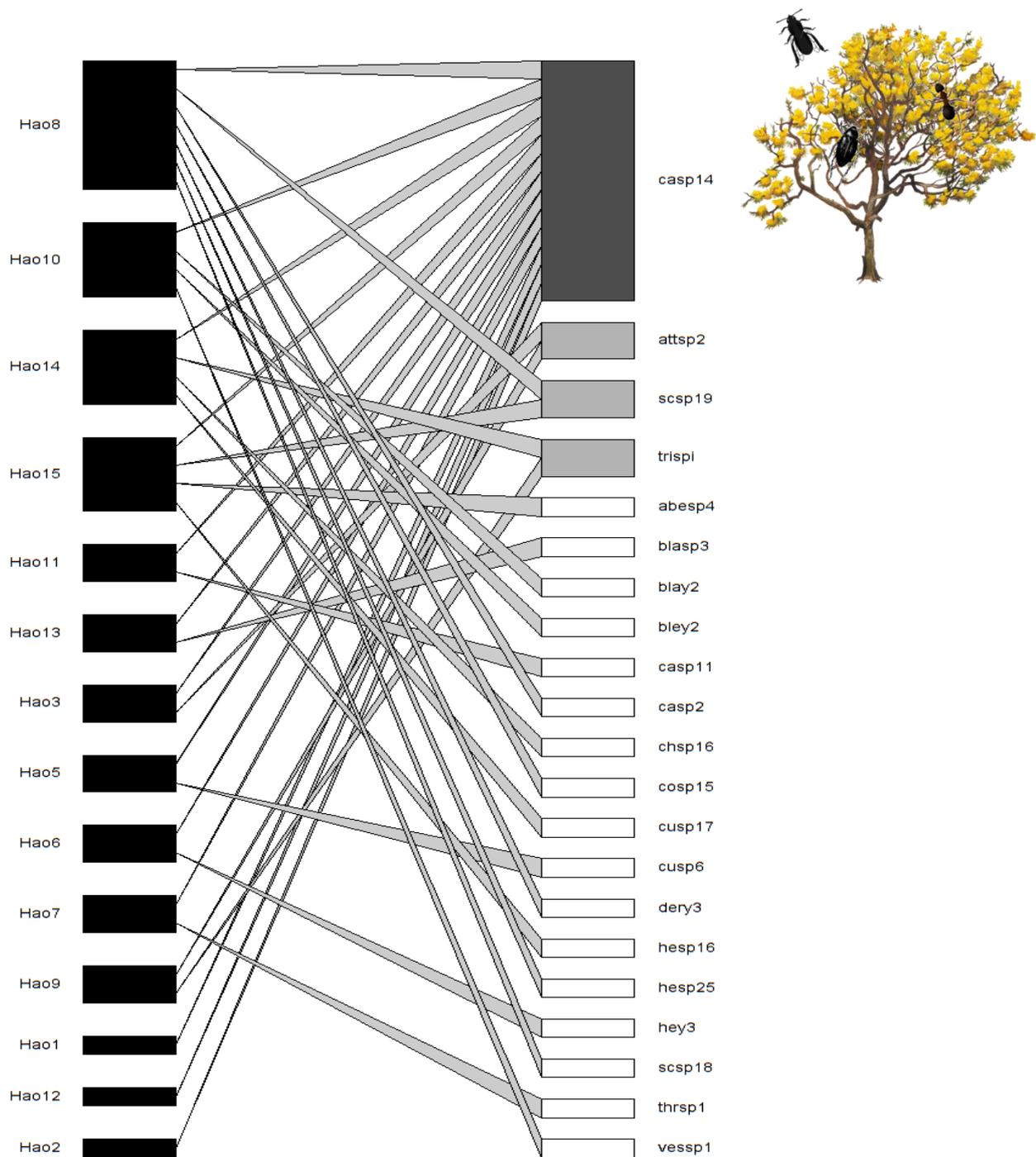
Em geral, as espécies de Bignoniaceae formaram redes antagonistas com modularidades medianas ( $0.60 \pm 0.077$  SE), sendo os valores de modularidade significativos somente para *H. chrysotrichus* e *H. heptaphyllus* (Figuras 1 a 4). As redes antagonistas possuem diversidade de interações similares e ponderadas entre as espécies de ipês ( $3.96 \pm 0.28$  SE) (Figuras 1 a 4). A sobreposição de nicho não foi similar entre as redes antagônicas ( $34.83 \pm 9.11$  SE) e foi maior em *H. heptaphyllus* (56.39) e menor em *T. roseoalba* (17.65) (Figuras 1 a 4).



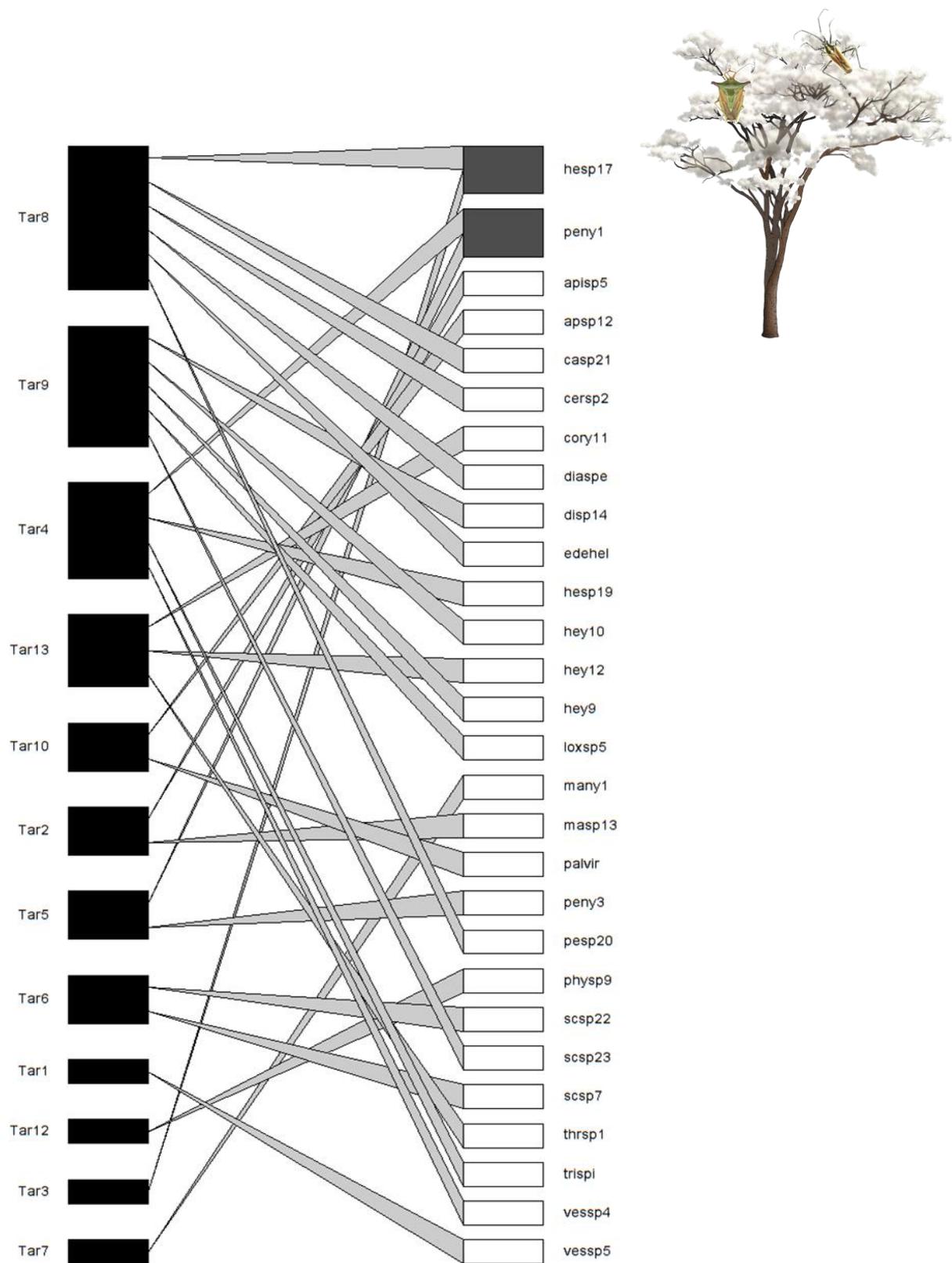
**Fig.1. Rede antagonista formada pela espécie *Handroanthus heptaphyllus* (*Hah*) e seus insetos consumidores de material vegetal.** As barras escuras à esquerda representam cada indivíduo de *H. heptaphyllus* e as barras a direita as espécies de insetos com as quais elas interagiram. A espessura e a cor das barras a direita representam a frequência com que as interações aconteceram e, as linhas a existência de interação entre as duas partes da rede.



**Fig.2. Rede antagonista formada pela espécie *Handroanthus chrysotrichus* (Hac) e seus insetos consumidores de material vegetal.** As barras escuras à esquerda representam cada indivíduo de *H. chrysotrichus* e as barras a direita as espécies de insetos com as quais elas interagiram. A espessura e a cor das barras a direita representam a frequência com que as interações aconteceram e, as linhas a existência de interação entre as duas partes da rede.



**Fig.3. Rede antagonista formada pela espécie *Handroanthus ochraceus* (*Hao*) e seus insetos consumidores de material vegetal.** As barras escuras à esquerda representam cada indivíduo de *H. ochraceus* e as barras a direita as espécies de insetos com as quais elas interagiram. A espessura e a cor das barras a direita representam a frequência com que as interações aconteceram e, as linhas a existência de interação entre as duas partes da rede.



**Fig.4. Rede antagonista formada pela espécie *Tabebuia roseoalba* (Tar) e seus insetos consumidores de material vegetal.** As barras escuras à esquerda representam cada indivíduo de *T. roseoalbae* as barras a direita as espécies de insetos com as quais elas interagiram. A espessura e a cor das barras a direita representam a frequência com que as interações aconteceram e, as linhas a existência de interação entre as duas partes da rede.

### 3.2 Diferenças entre as redes antagônicas

As redes de florívoros e herbívoros de cada espécie de ipê não diferiram em nenhuma das métricas testadas sendo, portanto, estruturalmente semelhantes (Tabela 1; Figs. 5 a 12). A modularidade, apesar de não ser diferente entre as redes antagônicas de cada espécie de ipê ( $R^2=0.76$ ;  $P=0.12$ ), apresentou valores medianos nas redes de herbívoros e significativos para apenas *H. heptaphyllus* (Tabela 1; Figs. 5 a 12). Nas redes de florívoros, por outro lado, a modularidade foi alta e significativa apenas para *H. heptaphyllus* e *H. chrysotrychus* (Tabela 1; Figs. 5 a 12).

A diversidade de interações  $H'$  não diferiu entre as redes e foi relativamente similar entre elas, variando de 1.38 a 4.2. Tais resultados indicam que flores e folhas têm o mesmo grau de heterogeneidade de interações ( $R^2=0.054$ ;  $P=0.76$ ) (Tabela 1; Figuras 5 a 12). Não existem diferenças entre as assembléias de insetos florívoros e herbívoros, indicando a existência de sobreposição de nicho entre essas redes ( $R^2=0.52$ ;  $P=0.27$ ) (Tabela 1; Figuras 5 a 12). Os valores do índice de sobreposição de nicho entre florívoros e herbívoros de cada espécie de ipê foram muito similares entre si. Dentre as redes de herbívoros *H. heptaphyllus* apresentou a maior sobreposição de nicho (30.6) e *H. ochraceus* a menor (8.19) (Tabela 1; Figuras 5 a 12). *H. heptaphyllus* apresentou também a maior sobreposição de nicho dentre as redes de florívoros (41.84) e *T. roseoalba* a menor (5.65) (Tabela 1; Figuras 5 a 12).

### 3.3 O núcleo formado pelas espécies centrais

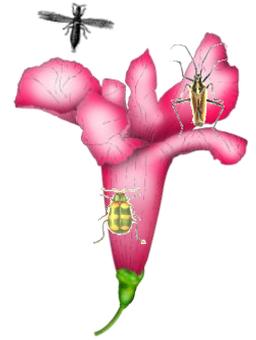
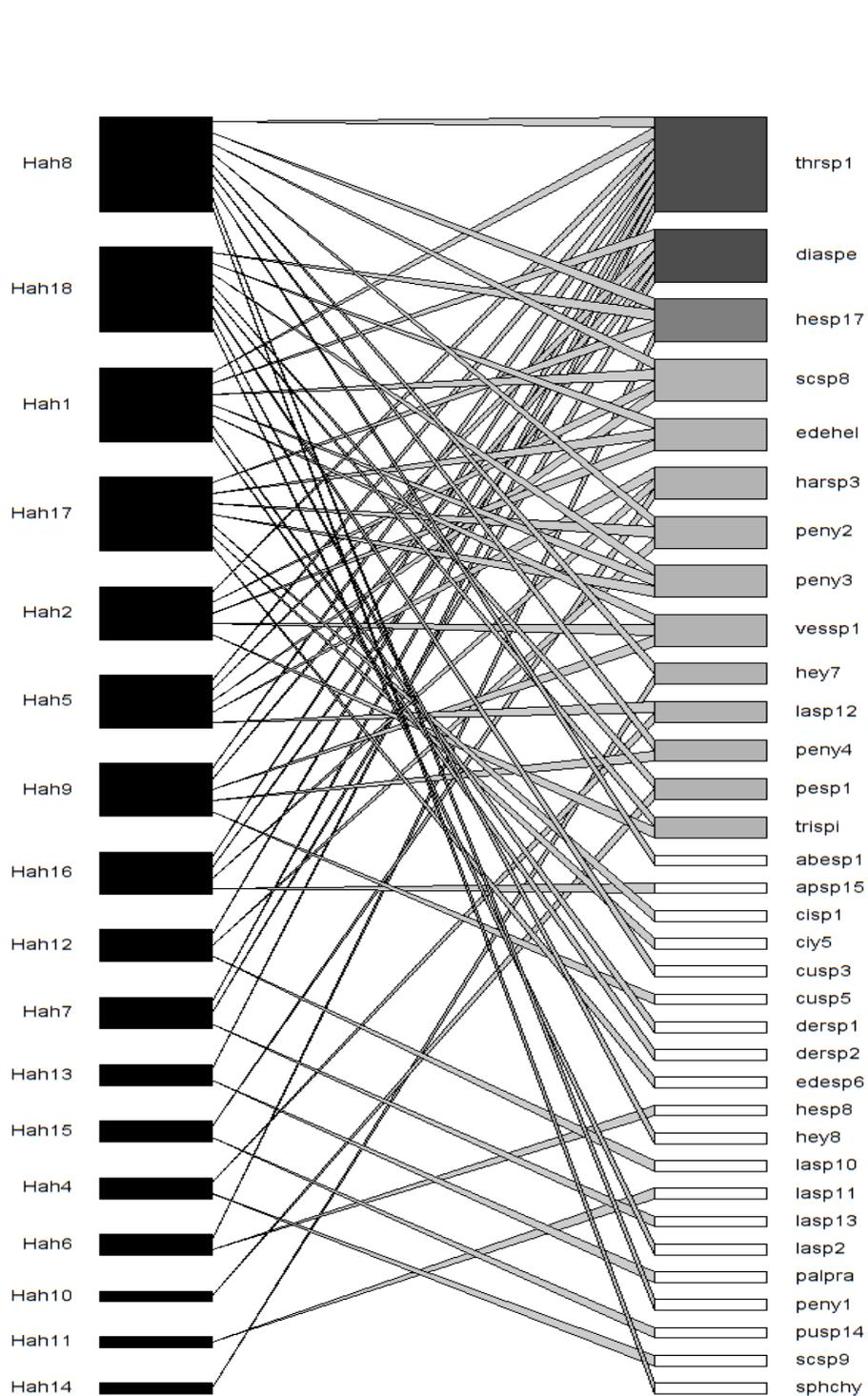
As redes antagônicas das espécies relacionadas apresentaram pouca similaridade na composição e tamanho dos núcleos de espécies centrais. *H. chrysotrichus* e *H. heptaphyllus* formaram núcleos maiores (com 10 e 18 espécies, respectivamente), com

composição mais heterogênea e relativamente mais similar em relação ao das demais espécies de ipês (Fig. 1 e 2). *H. ochraceus* e *T. rosealba* apresentaram núcleos menores (com quatro e duas espécies, respectivamente) e mais dissimilares entre as espécies (Fig. 3 e 4).

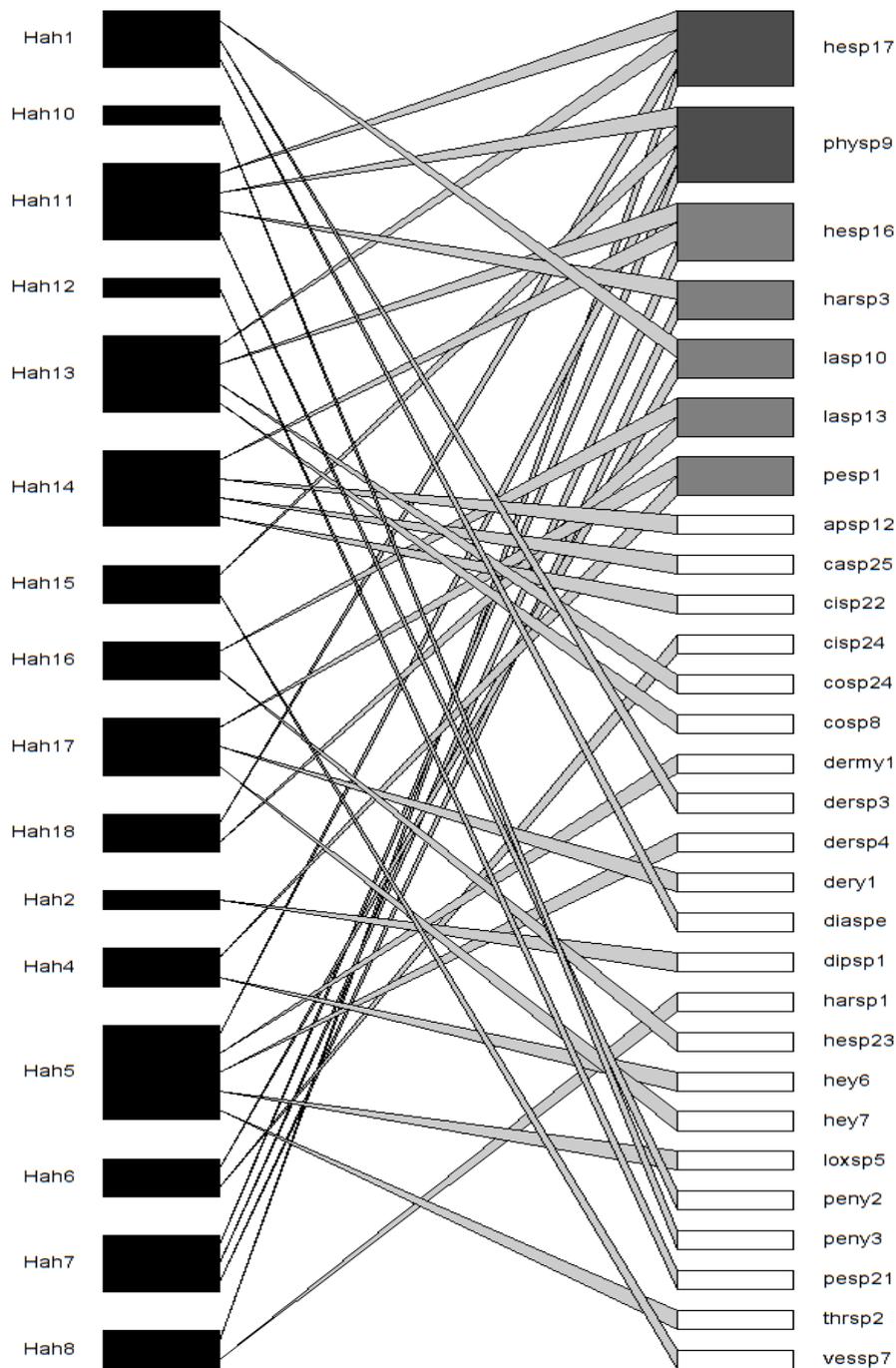
Os núcleos de cada antagonismo foram formados por 1 a 14 espécies centrais e não são similares entre as redes de florívoros e herbívoros de cada espécie de ipê (PERMANOVA:  $R^2= 0.18$ ;  $P= 0.02$ ;  $n= 8$ ) (Figs. 5 a 12). Os núcleos de *H. ochraceus* foram formados predominantemente por espécies de Coleoptera (Figuras 9 e 10). Na rede de florívoros *T. rosealba* todos os insetos encontrados estavam presentes no núcleo, mas o núcleo da rede de herbívoros foi formado por apenas espécies de Hemiptera (Figuras 11 a 12). A composição dos núcleos em *H. chrysotrichus* e *H. heptaphyllus* foi mais heterogênea, formados por insetos em várias ordens diferentes e pertencentes às guildas dos mastigadores e sugadores, predominantemente das ordens Coleoptera, Hemiptera e Thysanoptera (Figuras 5 a 8). Apesar disso, as redes de florívoros dessas duas espécies apresentaram um predomínio de insetos mastigadores enquanto que as de herbívoros houve um predomínio de espécies sugadoras de seiva.

**Tabela 1. Comparação entre as estruturas das redes antagonistas por tipo de tecido vegetal consumido – flor ou folha.** Os valores em negrito indicam a significância. Hah: *Handroanthus heptaphyllus*; Hac: *Handroanthus chrystrichus*; Hao: *Handroanthus ochraceus*; Tar: *Tabebuia roseoalba*.

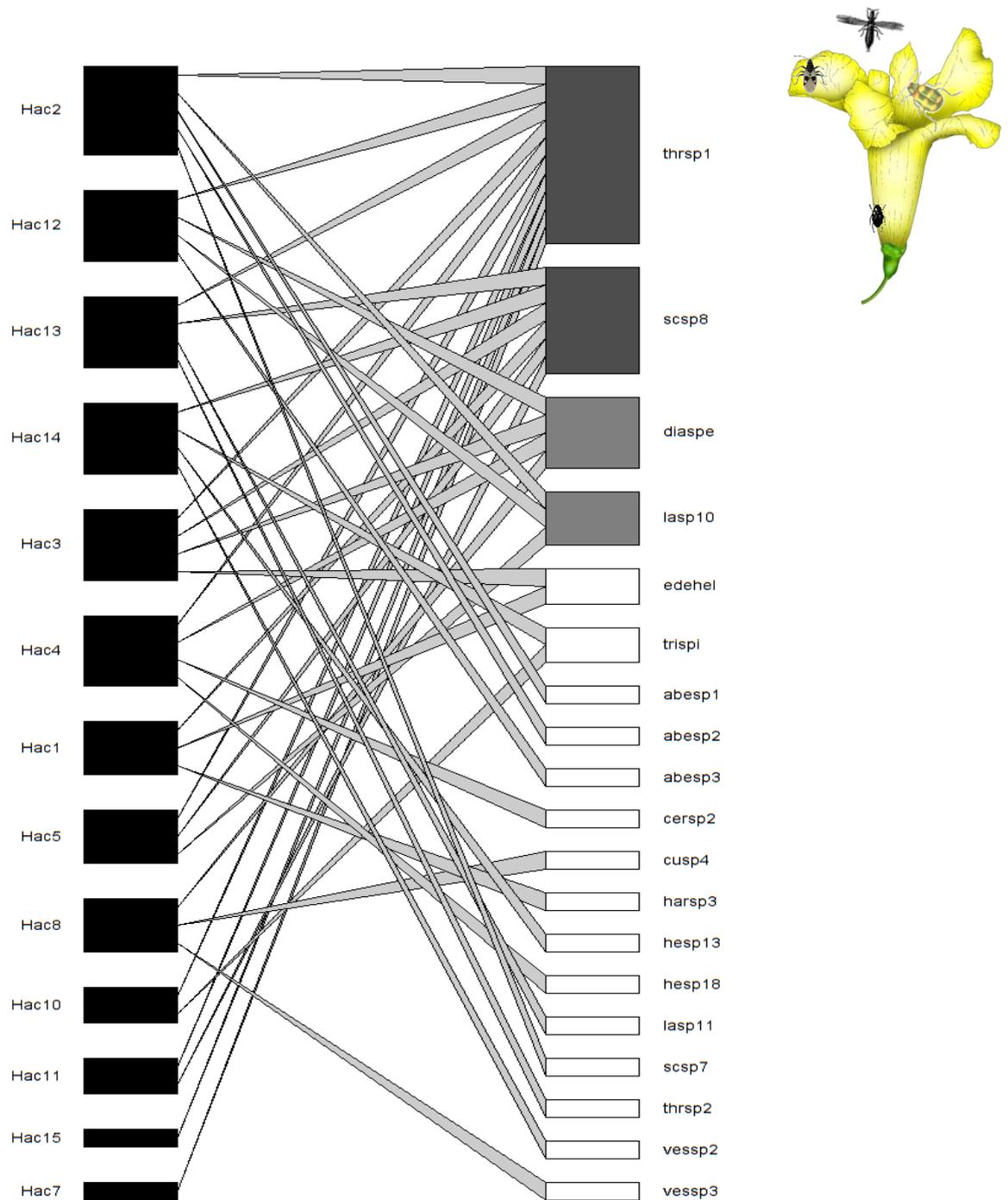
| Espécie de planta e tipo de tecido | Modularidade Q | Diversidade de Shannon H' | Sobreposição de nicho | Nº de espécies núcleo |    |
|------------------------------------|----------------|---------------------------|-----------------------|-----------------------|----|
| <b>Hah flor</b>                    | 0.51           | <b>-3.17</b>              | 4.2                   | 41.84                 | 14 |
| <b>Hah folha</b>                   | 0.73           | <b>7.74</b>               | 3.71                  | 30.60                 | 7  |
| <b>Hac flor</b>                    | 0.5            | <b>-4.38</b>              | 3.6                   | 23.34                 | 4  |
| <b>Hac folha</b>                   | 0.72           | <b>-1.23</b>              | 3.38                  | 27.02                 | 5  |
| <b>Hao flor</b>                    | 0.5            | <b>-0.74</b>              | 3.21                  | 17.17                 | 2  |
| <b>Hao folha</b>                   | 0.66           | <b>-0.33</b>              | 2.39                  | 8.19                  | 1  |
| <b>Tar flor</b>                    | 0.75           | <b>Na</b>                 | 1.38                  | 5.65                  | 4  |
| <b>Tar folha</b>                   | 0.81           | <b>-1.54</b>              | 3.25                  | 3.25                  | 2  |



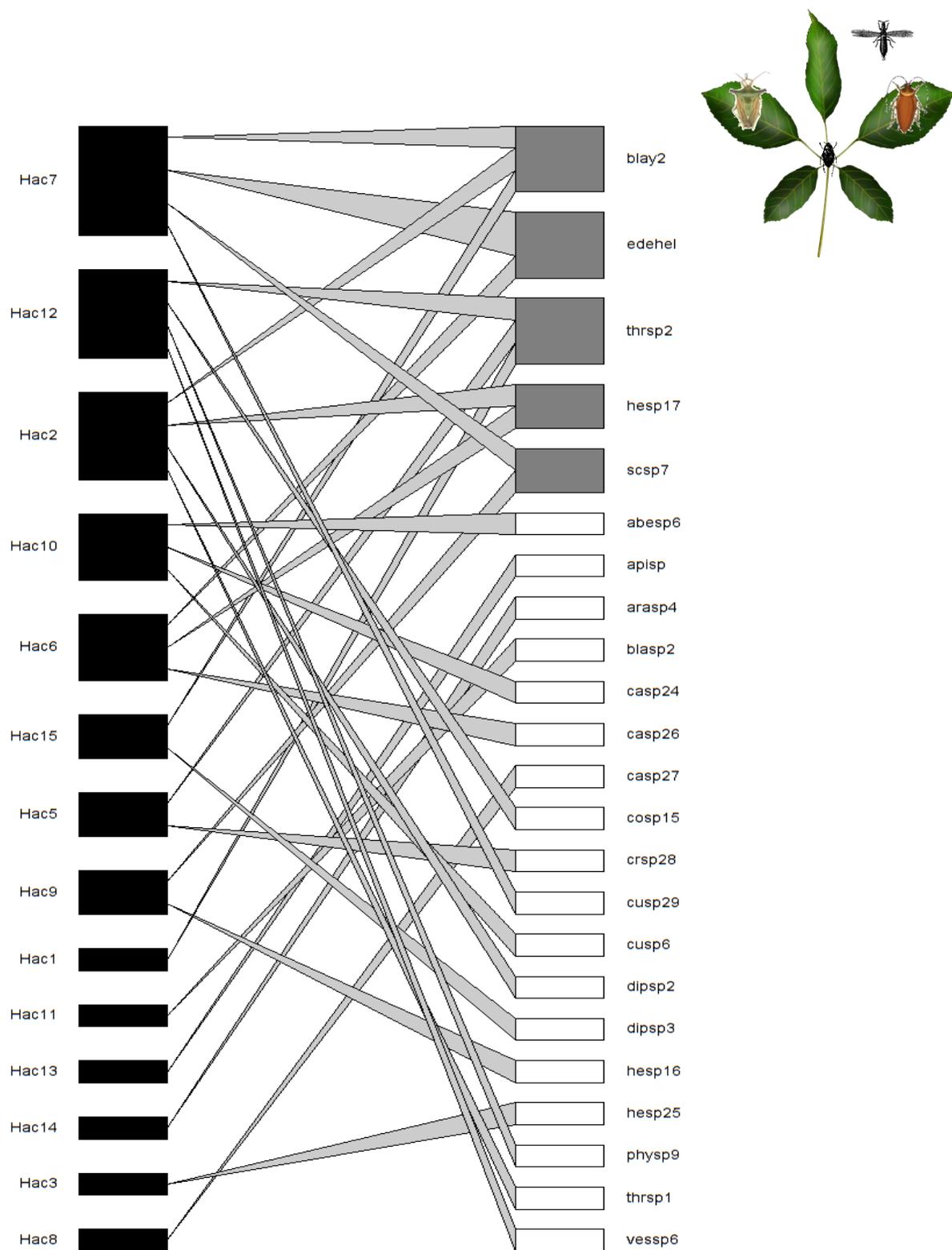
**Fig.5. Rede antagonista formada pelos florívoros de *Handroanthus heptaphyllus* (Hah).** As barras escuras à esquerda de cada uma das redes representam cada indivíduo de *H. heptaphyllus* e as barras a direita as espécies de insetos com as quais elas interagiram. A espessura e a cor das barras a direita de cada rede representam a frequência com que as interações aconteceram e, as linhas a existência de interação entre as duas partes da rede.



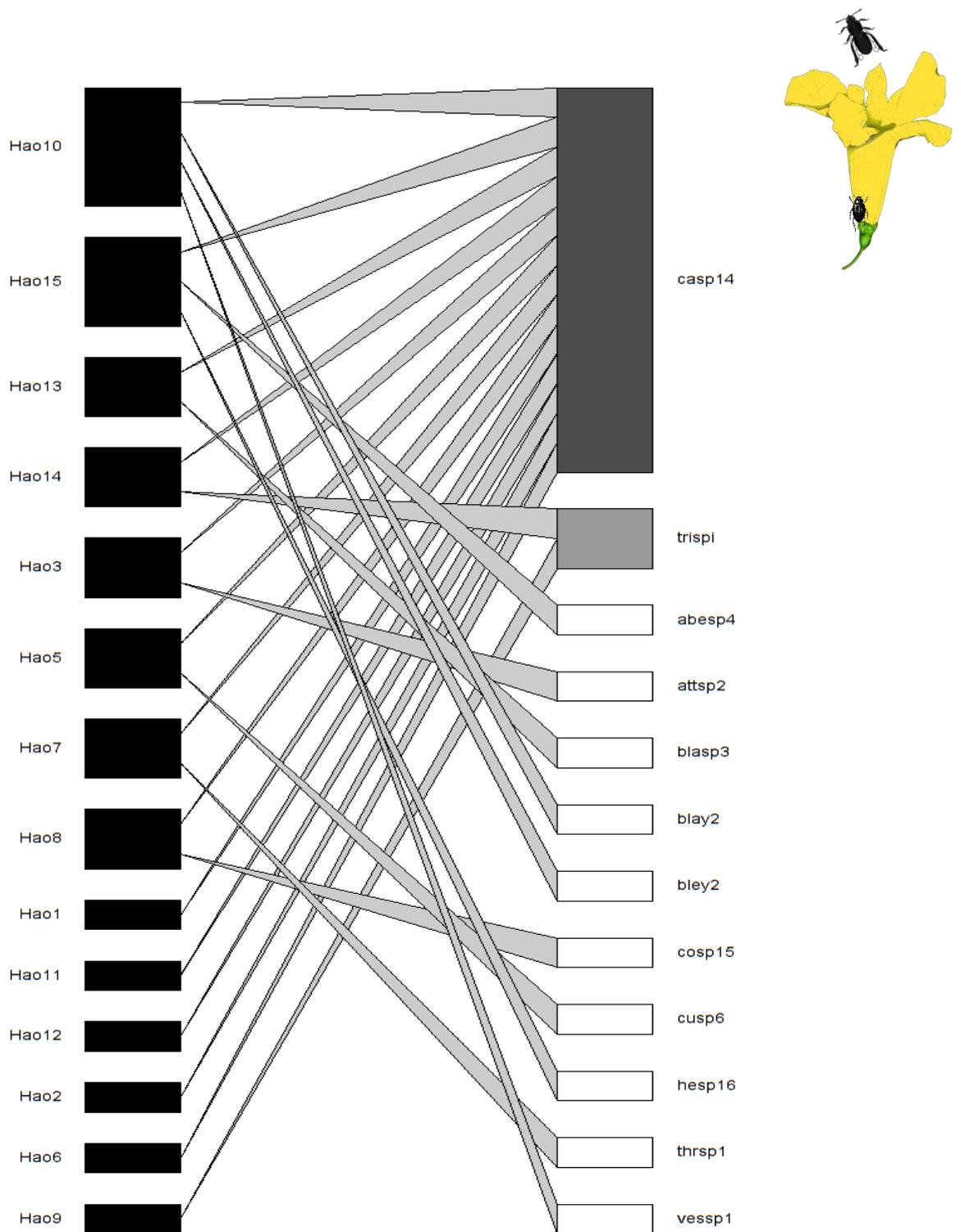
**Fig.6. Rede antagônica formada pelos herbívoros de *Handroanthus heptaphyllus* (Hah).** As barras escuras à esquerda de cada uma das redes representam cada indivíduo de *H. heptaphyllus* e as barras a direita as espécies de insetos com as quais elas interagiram. A espessura e a cor das barras a direita de cada rede representam a frequência com que as interações aconteceram e, as linhas a existência de interação entre as duas partes da rede.



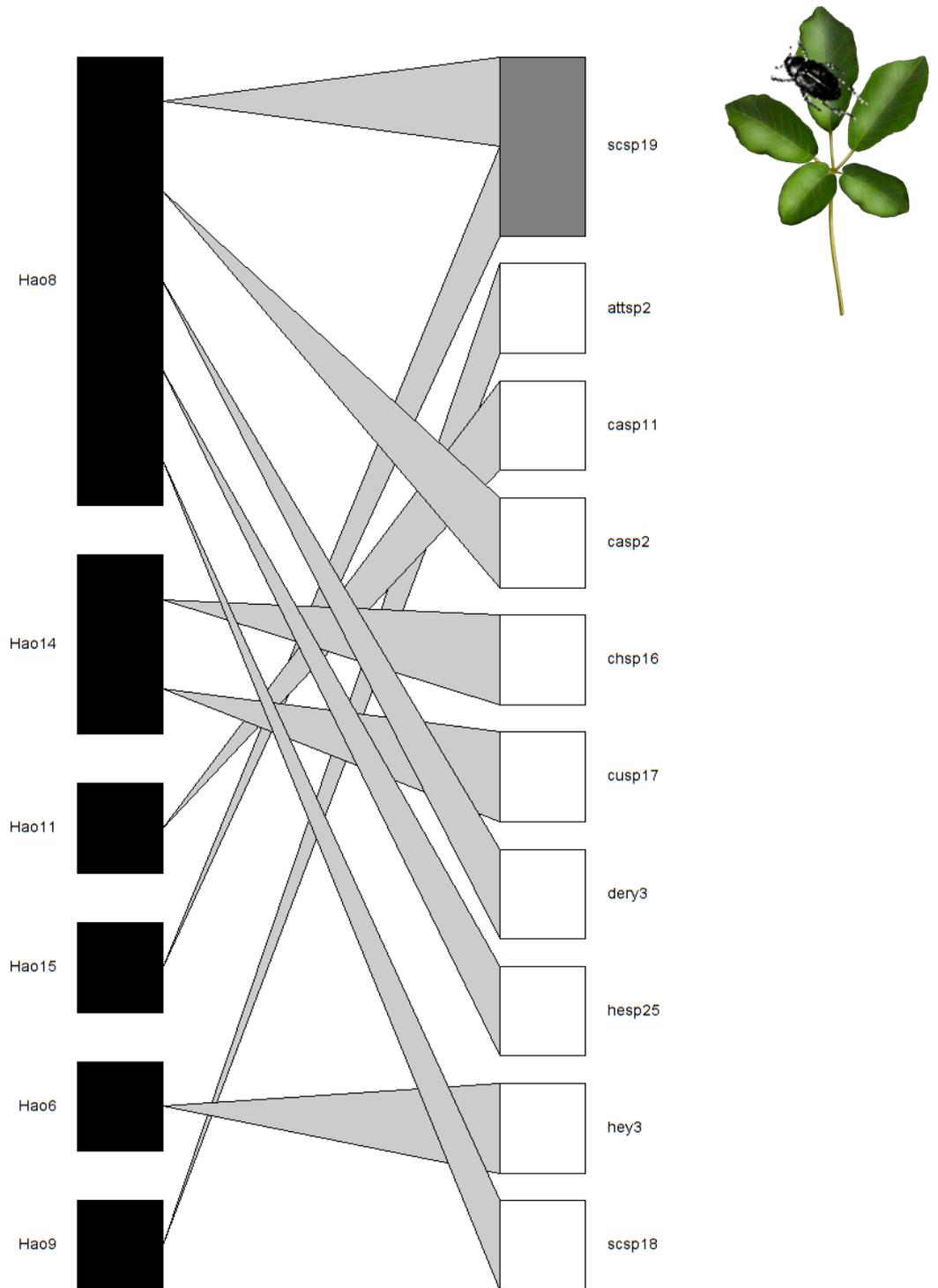
**Fig.7. Rede antagonista formada pelos florívoros de *Handroanthus chrysostrichus* (Hac).** As barras escuras à esquerda de cada uma das redes representam cada indivíduo de *H. chrysostrichus* e as barras à direita as espécies de insetos com as quais elas interagiram. A espessura e a cor das barras à direita de cada rede representam a frequência com que as interações aconteceram e, as linhas a existência de interação entre as duas partes da rede.



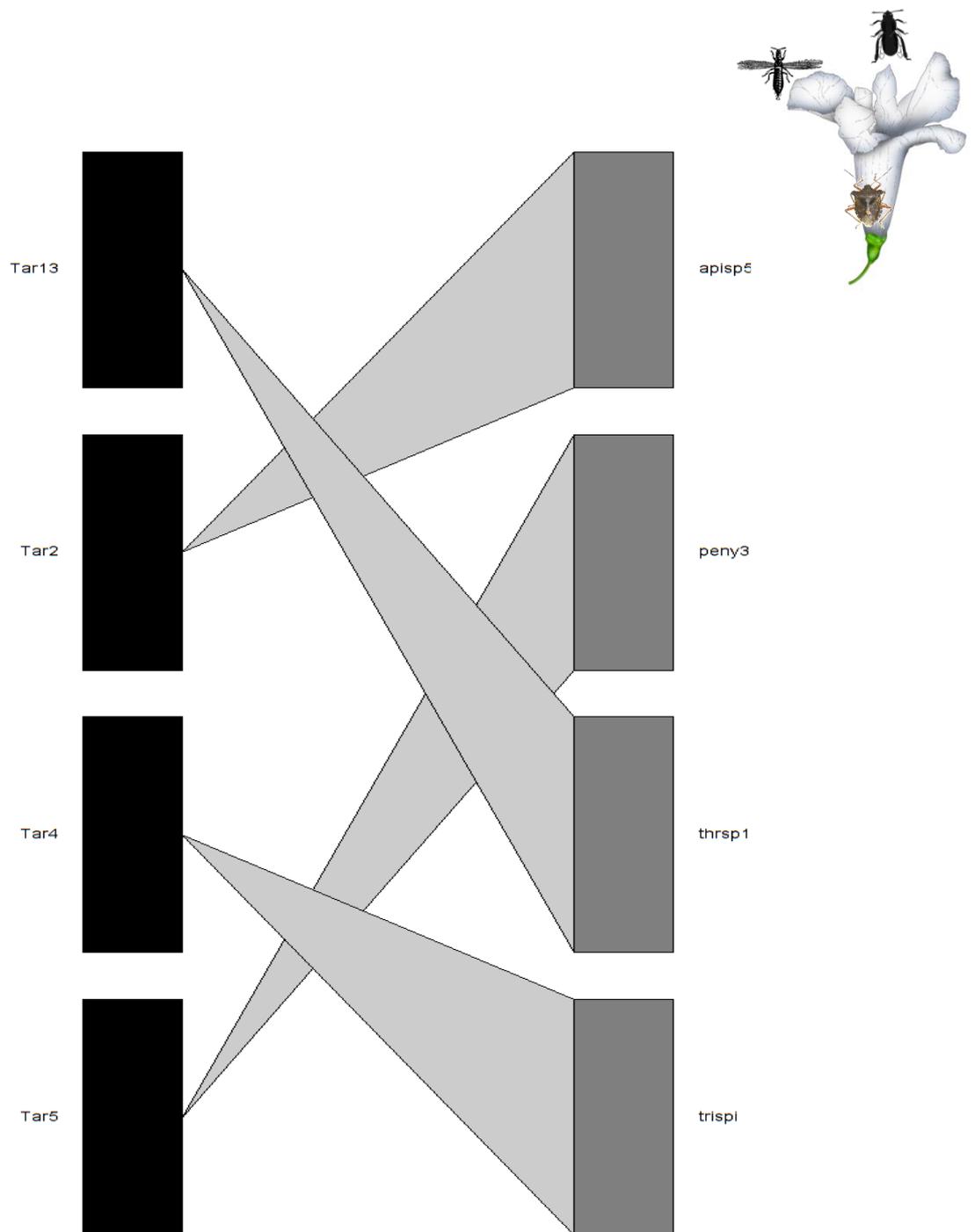
**Fig.8. Rede antagônica formada pelos herbívoros de *Handroanthus chrysostrichus* (Hac).** As barras escuras à esquerda de cada uma das redes representam cada indivíduo de *H. chrysostrichus* e as barras a direita as espécies de insetos com as quais elas interagiram. A espessura e a cor das barras a direita de cada rede representam a frequência com que as interações aconteceram e, as linhas a existência de interação entre as duas partes da rede.



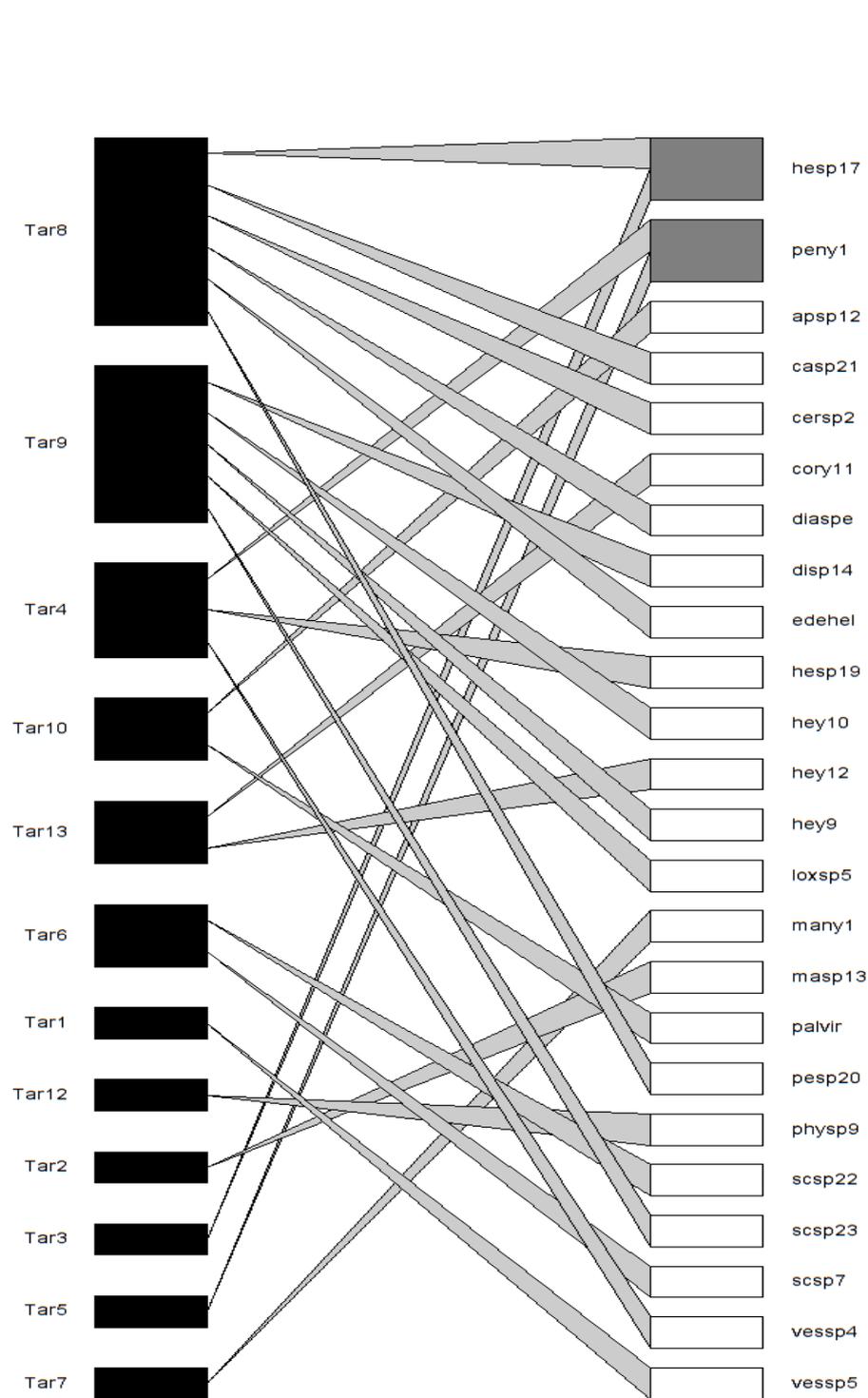
**Fig.9. Rede antagonica formada pelos florivoros de *Handroanthus ochraceus* (Hao).** As barras escuras à esquerda de cada uma das redes representam cada indivíduo de *H. ochraceus* as barras a direita as espécies de insetos com as quais elas interagiram. A espessura e a cor das barras a direita de cada rede representam a frequência com que as interações aconteceram e, as linhas a existência de interação entre as duas partes da rede.



**Fig.10. Rede antagônica formada pelos herbívoros de *Handroanthus ochraceus* (Hao).** As barras escuras à esquerda de cada uma das redes representam cada indivíduo de *H. ochraceus* as barras a direita as espécies de insetos com as quais elas interagiram. A espessura e a cor das barras a direita de cada rede representam a frequência com que as interações aconteceram e, as linhas a existência de interação entre as duas partes da rede.



**Fig.11. Rede antagonica formada pelos florívoros de *Tabebuia roseoalba* (Tar).** As barras escuras à esquerda de cada uma das redes representam cada indivíduo de *T. roseoalba* as barras a direita as espécies de insetos com as quais elas interagiram. A espessura e a cor das barras a direita de cada rede representam a frequência com que as interações aconteceram e, as linhas a existência de interação entre as duas partes da rede.



**Fig.12. Rede antagonista formada pelos herbívoros de *Tabebuia roseoalba* (Tar).** As barras escuras à esquerda de cada uma das redes representam cada indivíduo de *T. roseoalba* as barras a direita as espécies de insetos com as quais elas interagiram. A espessura e a cor das barras a direita de cada rede representam a frequência com que as interações aconteceram e, as linhas a existência de interação entre as duas partes da rede.

#### 4. Discussão

Este estudo avaliou a organização das comunidades de insetos associados a dois tipos diferentes de antagonismos para as mesmas espécies de plantas tropicais e filogeneticamente próximas, sob uma perspectiva de redes ecológicas, avaliando ainda o impacto que as estruturas dessas redes têm nas perdas de tecido foliar e floral por herbivoria e florivoria.

Os resultados do presente estudo indicam que a organização das comunidades antagonicas associadas às quatro espécies de ipê não é similar e dessa forma não corroboram a hipótese de especialização entre as comunidades de insetos associadas a plantas filogeneticamente próximas. Quando herbivoria e florivoria foram analisados como redes separadas a organização das comunidades de florívoros e herbívoros formaram redes com estrutura semelhante para cada uma das espécies de ipê. Todas as redes antagonicas analisadas possuem núcleos de espécies centrais de insetos, que diferiram entre os antagonismos e apresentaram também pouca similaridade entre as plantas relacionadas. Os núcleos centrais estruturam as redes antagonicas e refletem diretamente a porcentagem de tecido vegetal perdida para herbívoros e florívoros em todas as espécies de ipês.

##### *4.1 Redes antagonicas em plantas filogeneticamente relacionadas*

Consistentemente com o esperado as espécies de inseto formaram redes com heterogeneidade de interações considerável e modularidade moderada. Mesmo com diversidade de interações relativamente homogêneas a sobreposição de nicho não foi similar entre as redes indicando que as comunidades de insetos não se sobrepõem para realizar os antagonismos nas espécies de ipê estudadas, e conseqüentemente, não

formam redes similares. Assim, estes antagonismos criam redes relativamente distintas e modulares.

Apesar de já ter sido amplamente documentado que a evolução paralela entre insetos e plantas permitiu que as interações entre esses dois grupos fossem altamente especializadas, refletindo diretamente na identidade das comunidades de insetos que formam as redes de interação (Ehrich & Raven 1964, Coley 1998, Becerra 2015, Volf *et al.* 2017, Dáttilo & Rico-Gray 2018), esperava-se que plantas filogeneticamente próximas estivessem associadas à comunidades de insetos relativamente similares, mas para os ipês isso não aconteceu. Resultados similares foram encontrados por Volf *et al.* (2017) para plantas congêneres do Japão e estes sugerem que a importância da filogenia na determinação da comunidade antagonica associada depende principalmente da guilda alimentar dos insetos. Tanto insetos mastigadores, quanto muitas espécies sugadoras tendem à generalização, pois são capazes de menosprezar as barreiras defensivas das plantas diferentemente dos insetos galhadores e minadores, mais especialistas (Cangolo *et al.* 2011; Volf *et al.* 2017). Os resultados do presente estudo corroboram essa sugestão já que todos os insetos analisados fazem parte de alguma dessas duas guildas. Adicionalmente, a baixa especificidade entre as redes antagonicas relacionadas reflete os valores moderados de modularidade encontrados.

As redes tróficas relacionadas formaram núcleos de espécies antagonicas centrais, que estão associadas mais fortemente às espécies de ipê do que os demais insetos que compõem a rede. O número de espécies-núcleo foi maior nas redes com maior sobreposição de nicho e menor onde a sobreposição de nicho foi baixa, indicando que a dissimilaridade das comunidades antagonicas entre as redes de espécies relacionadas refletiu na composição e no tamanho desses núcleos. Nos núcleos menores houve um predomínio de uma ordem específica de espécies de insetos (Hemiptera ou Coleoptera)

em comparação aos núcleos maiores, que foram mais heterogêneos e apresentaram distribuição mais equitativa com espécies de insetos em várias ordens. Ainda, associadas a todas as espécies relacionadas e mais fortemente a *H. ochraceus* e *T. roseoalba* - as espécies de ipê que formaram redes antagônicas com núcleos menores - também foram encontradas várias espécies de formigas. Mesmo não sendo consumidoras de tecidos vegetais (como flor e folha), essas formigas podem potencialmente afetar a estrutura e a identidade das comunidades antagônicas associadas. A territorialidade expressa por muitas espécies de formigas é um processo largamente documentado e capaz de limitar a coexistência interespecífica através de comportamentos agressivos e dominantes e dessa forma pode ser responsável por estruturar as redes antagônicas das espécies relacionadas estudadas (Adams 2016, Costa *et al.* 2016, Fagundes *et al.* 2016).

#### 4.2 Redes de herbivoria e florivoria

As redes antagônicas de florívoros e herbívoros são modulares, com diversidade de interações ponderada e alta sobreposição de nicho. Dessa forma, florívoros e herbívoros apesar de estarem associados a diferentes órgãos vegetativos e ocorrerem em períodos sazonais distintos, possuem redes tróficas estruturalmente similares e que se sobrepõem para realizar os antagonismos em todas as espécies de ipê estudadas. Esses resultados não indicam que as redes de herbívoros e florívoros sejam estruturalmente diferentes e, portanto, não corroboram a hipótese proposta.

Apesar dos antagonismos estarem estruturados por redes similares o padrão de modularidade não-aleatório encontrado mais fortemente tanto nas redes de herbívoros quanto nas de florívoros de *H. heptaphyllus* (Tabela 1) indica que elas sejam mais

estáveis em comparação às redes das outras espécies de ipê (Stouffer & Bascompte 2011, Dormann & Strauss 2014, Dáttilo *et al.* 2016). Um padrão de compartimentalização não-aleatório torna as redes ecológicas mais resilientes e robustas à perturbação, porque a tendência é que perturbações que ocorram apenas dentro do módulo não se propaguem facilmente para os outros módulos da rede (Stouffer & Bascompte 2011, Dáttilo *et al.* 2016, Dáttilo & Rico-Gray 2018). Dessa forma, acredita-se acreditam que comunidades modulares sejam mais persistentes a longo prazo (Stouffer & Bascompte 2011).

A estrutura similar das redes de herbívoros e florívoros coloca em questionamento a Hipótese da Defesa Ótima (Rhoades 1979), que sugere as flores, como órgãos reprodutivos, as partes vegetativas mais valiosas para o *fitness* das plantas e conseqüentemente as mais bem protegidas de potenciais antagonismos em detrimento das folhas. Tal sugestão não se sustenta para os ipês analisados, já que esperava-se que as comunidades florívoras apresentassem uma maior tendência à especialização em comparação às herbívoras, o que não ocorreu. A flor apesar de ser o órgão reprodutor, é um recurso sazonal e efêmero para as comunidades antagônicas, disponível por no máximo duas semanas por ano o que pode tornar as interações entre elas e os florívoros mais facultativas e menos especializadas e, os custos de uma possível especialização maiores que os ganhos (Dáttilo *et al.* 2016, Costa *et al.* 2016). Adicionalmente, a similaridade entre as redes florívoras e herbívoras indica que as comunidades antagônicas, apesar da sazonalidade, se sustentam no tempo e estejam relacionadas mais fortemente à espécie de ipê do que ao tipo de recurso disponível no momento.

As redes de florívoros e herbívoros formaram núcleos de espécies de insetos centrais, com maior influência sobre a estrutura da comunidade do que as espécies mais periféricas (Mello *et al.* 2015, Dáttilo & Rico-Gray 2018). A composição e o tamanho

desses núcleos diferiu tanto entre as redes de florívoros e herbívoros de cada espécie como também apresentou pouca similaridade entre as espécies de ipê relacionadas. Apesar da composição de espécies insetos ter sido similar entre as redes de florívoros e herbívoros de todos os ipês a forma com que os insetos se organizaram para formar os núcleos centrais foi diferente, refletindo diretamente na identidade desses insetos-núcleo. A sobreposição de nicho parece ter influenciado diretamente o grau de centralidade das espécies nas redes e levado à formação de núcleos compostos por um número variável espécies de insetos. As redes que formaram núcleos com maior abundância de espécies e grupos funcionais apresentaram maiores índices de sobreposição de nicho em relação às redes com menor sobreposição de nicho, que foram compostas por núcleos pouco diversos com insetos apenas em uma guilda ou ordem. Esses núcleos maiores tiveram composição mais equitativa com insetos de várias espécies nas ordens como Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera e Thysanoptera. Os núcleos menores foram compostos predominantemente por espécies ou de Hemiptera ou de Coleoptera. Essas evidências sugerem que, para as comunidades florívoras e herbívoras estudadas, uma maior sobreposição de nicho parece estar associada a uma maior diferenciação ou estreitamento do nicho realizado das espécies núcleo. Além disso, uma menor sobreposição de nicho se relaciona com a indiferenciação do nicho das espécies-núcleo. Em comunidades biológicas competidoras por recurso em potencial só há coexistência se houver entre eles alguma diferenciação de nicho (Becera *et al.* 2015), normalmente expressa sob a forma de diferenciação morfológica ou no uso do recurso, como parece ter acontecido em parte das comunidades estudadas (Adler *et al.* 2013). Quando essa diferenciação não ocorre a tendência é que essas espécies se tornem competidoras e limitem os recursos disponíveis não promovendo coexistência (Adler *et al.* 2013, Becera *et al.* 2015).

Um maior ou menor particionamento do nicho entre as espécies-núcleo parece estar relacionado também ao tamanho dos indivíduos de cada espécie de ipê. Apesar de todas as espécies de ipês serem arbóreas *H. heptaphyllus* e *H. chrysotrichus* tem maior porte, com altura que pode variar entre 10.0 e 20.0 metros (Lorenzi 2014), enquanto *H. ochraceus* e *T. roseoalba* possuem porte menor e podem alcançar no máximo 16.0 metros de altura (Lorenzi 2014). Árvores de maior porte podem potencialmente apresentar maior diversidade de nichos a serem ocupados e melhores condições microclimáticas (Silva *et al.* 2012) em comparação a árvores menores e, dessa forma, as comunidades de insetos associada às primeiras seriam mais diversa porque um número maior de espécies de insetos poderiam coexistir.

A estrutura dos núcleos refletiu diretamente a quantidade de tecido vegetal perdido por herbivoria e florivoria em todas as espécies de ipê. *H. ochraceus* e *T. roseoalba* - as espécies que formaram núcleos com sobreposição de nicho mais baixa e menos diversos em número e composição de espécies de insetos - sofreram as maiores perdas de biomassa por florivoria e herbivoria, respectivamente. *H. chrysotrichus* e *H. heptaphyllus* que apresentaram núcleos centrais mais diversos e heterogêneos - sofreram perdas de tecido relativamente menores. Os principais florívoros de todas as espécies de ipê parecem ser besouros das famílias Chrysomelidae e Carabidae e duas espécies de *Thrips* (Thysanoptera), enquanto que os principais herbívoros são Hemipteras de famílias como Pentatomidae e Largidae. As formigas, presentes em todas as comunidades antagônicas relacionadas e mais predominantemente nas de *H. ochraceus* e *T. roseoalba*, parecem estar relacionadas às perdas de tecido por herbivoria e florivoria em todas as espécies de ipê. Fernandes *et al.* (2005) demonstraram que formigas - incluindo espécies de *Camponotus*, gênero predominante nas comunidades de herbívoros e florívoros - podem modificar a estrutura de comunidades influenciando

negativamente tanto a ocorrência quanto a dominância dos demais herbívoros mastigadores e sugadores através de seus comportamentos agressivos e territorialistas, já discutidos neste estudo. Apesar das formigas *Camponotus* serem generalistas e a interações entre nectários extra-florais e diversas espécies deste gênero já terem sido amplamente documentadas (e.g., Del-Claro *et al.* 1996, Costa *et al.* 2016), não existem evidências que indiquem que elas se alimentam de tecidos vegetais, tanto que no presente estudo elas não foram classificadas nem como herbívoras nem como florívoras. Por outro lado, evidências apontam que espécies desse gênero possam ser mirmecófilas (veja Davidson & McKey 1993, Del-Claro *et al.* 1996) e predarem outros grupos de insetos. Dessa forma, as formigas podem estar moldando as estruturas das comunidades de insetos associadas a todas as espécies de ipês, através da dominância mediada pela abundância do recurso alimentar (insetos florívoros e herbívoros), ou mesmo por habitat. Adicionalmente, a baixa diversidade de espécies de insetos florívoros e herbívoros em *H. ochraceus* e *T. roseoalba* - onde há predominância de formigas - e as maiores perdas de tecido por herbivoria e florivoria nessas mesmas espécies, poderia indicar um reflexo disso.

Em conclusão, este estudo sugere que a similaridade entre os padrões estruturais das redes de florivoria e herbivoria ocorre devido à natureza oportunista dos florívoros e herbívoros responsáveis por mediar essas interações. As estratégias de forrageamento empregadas pelas formigas parece promover maior ou menor particionamento de nicho, tornando-as espécies-chave de todas as comunidades antagônicas analisadas, mesmo não sendo consumidoras de matéria vegetal. A dominância de formigas ocorre de forma oportunista, mediada pela abundância do recurso alimentar e reflete diretamente as porcentagens de tecido perdido por herbivoria e florivoria. As formigas, mesmo não sendo antagonistas, são responsáveis por mediar os processos ecológicos que estruturam

as comunidades antagônicas analisadas. Análises posteriores serão necessárias para descobrir a identidade e a importância que cada espécie de formiga tem para a estruturação das comunidades de insetos associados aos ipês.

## 5. Referências Bibliográficas

- Abdalsamee MK and Müller C (2015) Uncovering different parameters influencing florivory in a specialist herbivore. *Ecological Entomology* 40:258-268.
- Adams ES (2016) Territoriality in ants (Hymenoptera: Formicidae): a review. *Myrmecology News* 23:101-118.
- Adler PB, Fajardo A, Kleinhesselink AR, Kraft NJB (2013) Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters* 16:1294–1306.
- Bascompte J and Jordano P (2007) Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic* 38:567–593.
- Bagchi R, Gallery RE, Gripenberg S (2014) Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature* 506:85–88.
- Becerra J (2015) On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112:6098–6103.
- 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.
- 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.
- Coley PD (1998) Possible effects of climate change on plant/herbivore interactions in moist tropical forests. In: Markham A (ed) *Potential impacts of climate change on tropical forest ecosystems*. Springer, Netherlands 315–332.
- 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* 11:e0167161.
- Costa LF and Silva FN (2006) Hierarchical Characterization of Complex Networks. *Journal of Statistical Physics*. 125: 841–872.
- 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 Royal Society* 283:20161564.
- Dáttilo W and 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*. Springer international publishing, México.
- Del-Claro K, Berto V, Réu W (1996) Effect of herbivore deterrence by ants on the fruit set of an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). *Journal of Tropical Ecology* 12:887-8.
- Donatti CI, Guimarães PR Jr, Galetti M *et al.* (2011) Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. *Ecology Letters* 14:773–781.

- 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.
- Fagundes R, Dáttilo W, Ribeiro SP, Rico-Gray V, Del-Claro K (2016) Food source availability and interspecific dominance as structural mechanisms of ant-plant-hemipteran multitrophic networks. *Arthropod-Plant Interactions* 10:207–220.
- Fernandes GW, Fagundes M, Greco MKB, Barbeitos SM, Santos JC (2005). Ants and their effects on an insect herbivore community associated with the inflorescences of *Byrsonima crassifolia* (Linnaeus) H.B.K. (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 49:264-269.
- Forister ML, Novotny AK, Panorska L et al (2015) The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112:442–447.
- Gentry AH (1974) Flowering Phenology and Diversity in Tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6:64-68.
- Gentry AH (1982) Neotropical Floristic Diversity: Phytogeographic Connections Between Central and South America, Pleistocene Climatic Fluctuations, or an Accident of the Andean Orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 557-593.
- Gonzaga APD, Oliveira-Filho AT, Machado ELM, Hargreaves P, Machado JNM. 2008. Diagnóstico florístico-estrutural do componente arbóreo da floresta da Serra de São José, Tiradentes, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 22: 505-520.
- Gorden NLS and Adler, LS (2016) Florivory shapes both leaf and floral interactions. *Ecosphere* 7:e01326.
- Gotelli NJ (2009) *Ecologia*. 4ª edição, Editora Planta, Londrina.
- Gullan PJ and Cranston (2007) *Os insetos: um resumo de entomologia*. 3ª Ed.
- Inouye DW (1980) The terminology of floral larceny. *Ecology* 67:1251-1253,
- Janzen DH (1993) Caterpillar seasonality in a costa Rican dry forest. 448–477. In: Stamp NE and Casey TM (eds) *Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging*, New York, Chapman and Hall Inc.
- Lorenzi H (2014) *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do brasil*. 6ª ed. Instituto Platarum de Estudos da Flora.
- MCcall AC (2008) Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. *Oecologia* 155:729–737.
- MCcall AC and Irwin RE (2006) Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters* 9:1351–1365.
- MCcall AC, Case S, Espy K, Adams G, Murphy SJ (2018) Leaf herbivory induces resistance against florivores in *Raphanus sativus*. *Botany*, 96: 337-343.
- Mello MAR, Rodrigues FA, Costa L da F, Kissling WD, Şekerciöğlü C, H, Marquitti FMD, et al. (2015) Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos*. 124:1031–1039.

- Oliveira-Filho AT and Machado JNM (1993) Composição florística de uma Floresta Semidecídua Montana, na Serra de São José, Tiradentes, Minas Gerais. *Acta Botânica Brasílica* 7:71-88.
- Price PW (2002) Species interactions and the evolution of biodiversity. In: Herrera CM and Pellmyr O (eds) *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, 3–26.
- Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE (2007) *Biologia Vegetal*. 7ª edição. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- R Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ribeiro SP and Wilson GW (2000) Interações entre insetos e plantas no cerrado: teoria e hipóteses de trabalho. In: Martins RP, Lewinsohn TM, Barbeitos MS. *Ecologia e comportamento de Insetos*. *Oecologia Brasiliensis*, PPGE-UFRJ 8:299-320.
- Ribeiro SP and Brown VK (1999) Insect herbivory in tree crowns of *Tabebuia aurea* and *T. ochracea* (Bignoniaceae) in Brazil: contrasting the Cerrado with the "Pantanal Matogrossense". *Selbyana* 20:159-17.
- Ribeiro SP, Pimenta HR, Fernandes GW (1994) Herbivory by chewing and sucking insects on *Tabebuia ochracea*. *Biotropica* 26: 302-307.
- Rhoades DF (1979) Evolution of plant chemical defense against herbivores. 3-54. In: Rosenthal GA and Jazen DH. *Herbivores - their interactions with secondary plant metabolites*. Academic Press, London.
- Santos SR (2017) A Atual classificação do antigo gênero *Tabebuia* (Bignoniaceae) sob o ponto de vista da anatomia da madeira. *Balduinia* 58:10-24.
- Scherrer S, Lepesqueur C, Vieira MC *et al.* (2016) Seasonal variation in diet breadth of folivorous Lepidoptera in the Brazilian cerrado. *Biotropica* 48:491–498.
- Silva JO, Espírito-Santo MM, Melo GO (2012) Herbivory on *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest. *Arthropod-Plant Interactions* 6:45-57.
- Stouffer DB, Bascompte J (2011) Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:3648–3652.
- Vasconcelos MF (2011) O que são campos rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do Leste do Brasil? *Revista Brasileira de Botânica* 34: 241-246.
- Volf M, Pyszko P, Abe T *et al.* (2017) Phylogenetic composition of the host plant communities drives plant-herbivore food web structure. *Journal of Animal Ecology*, 86:556- 565.
- 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.
- Wilkinson L (1992) *SYSTAT for Windows: statistics, graphics, data, getting started*. Systat, Evanston.

## **Conclusão Geral**

Apesar da riqueza e diversidade de espécies de plantas e insetos a região tropical e, especialmente o Brasil, ainda vêm sendo muito pouco representados em estudos mecanísticos sobre os padrões de herbivoria e florivoria. Este estudo é o primeiro a analisar os padrões de herbivoria e florivoria para as mesmas espécies de plantas tropicais, bem como as comunidades de insetos florívoros e herbívoros que mediam essas interações. Ao analisar as interações antagônicas sob a perspectiva tanto das plantas quanto dos insetos separadamente, este estudo possibilitou a análise e compreensão dessas interações de uma forma mais ampla e detalhada. E ainda contribuiu para o acúmulo de informações sobre os padrões de ocorrência da florivoria e herbivoria em plantas da região tropical.

A florivoria tende a ultrapassar a herbivoria em forma, magnitude e impacto para a maioria das espécies estudadas. Entretanto, a florivoria e a herbivoria aconteceram de forma independente na maioria das espécies de plantas. Características funcionais intrínsecas de espécies e grupos de plantas foram capazes de explicar a preferência dos insetos por se alimentar de flores e folhas de espécies com determinadas características como aquelas com, folhas mais macias e flores com corolas não-tubulares. A forma com que os núcleos das redes de florívoros e herbívoros são estruturados, em parte dessas espécies também foi capaz de explicar as perdas de tecido floral e foliar. Nas espécies de ipês estudadas as redes tróficas são estruturadas por formigas, que apesar de não serem consumidoras de tecidos vegetais influenciam diretamente as estruturas das comunidades estudadas, promovendo ou não a coexistência com distintas espécies e grupos de insetos. Essa coexistência é mediada pela abundância do recuso alimentar para as formigas e reflete diretamente as porcentagens de tecido perdido por herbivoria e florivoria.

## Material Suplementar

**Tabela S1:** Relação de todas as espécies de insetos encontradas associadas às espécies de ipê. Os códigos representam a forma com que elas foram representadas nas figuras de redes do capítulo 2.

| <b>Código da espécie</b> |                             |
|--------------------------|-----------------------------|
|                          | <b>Hymenoptera</b>          |
| attsp2                   | <i>Atta sp2</i>             |
| vessp1                   | <i>Vespidae sp1</i>         |
| vessp2                   | <i>Vespidae sp2</i>         |
| vessp3                   | <i>Vespidae sp3</i>         |
| vessp4                   | <i>Vespidae sp4</i>         |
| vessp5                   | <i>Vespidae sp5</i>         |
| vessp6                   | <i>Vespidae sp6</i>         |
| vessp7                   | <i>Vespidae sp7</i>         |
| abesp1                   | <i>Abelha sp1</i>           |
| abesp2                   | <i>Abelha sp2</i>           |
| abesp3                   | <i>Abelha sp3</i>           |
| abesp4                   | <i>Abelha sp4</i>           |
| apisp5                   | <i>Apis sp5</i>             |
| trispi                   | <i>Trigona spinipis</i>     |
|                          | <b>Hemiptera</b>            |
| edehel                   | <i>Edessa helix</i>         |
| edesp6                   | <i>Edessa sp6</i>           |
| physp9                   | <i>Physopeita sp9</i>       |
| Lasp2                    | <i>Largidae sp2</i>         |
| lasp10                   | <i>Largidae sp10</i>        |
| lasp11                   | <i>Largidae sp11</i>        |
| lasp12                   | <i>Largidae sp12</i>        |
| lasp13                   | <i>Largidae sp13</i>        |
| hesp16                   | <i>Hemiptera sp16</i>       |
| hesp17                   | <i>Hemiptera sp17</i>       |
| hesp18                   | <i>Hemiptera sp18</i>       |
| hesp19                   | <i>Hemiptera sp19</i>       |
| hesp23                   | <i>Hemiptera sp23</i>       |
| hesp25                   | <i>Hemiptera sp25</i>       |
| sphchy                   | <i>Sphictyrtus chryseis</i> |
| cory11                   | <i>Coreidae nymph sp11</i>  |
| pesp1                    | <i>Pellea sp1</i>           |
| pesp20                   | <i>Pellea sp20</i>          |
| pesp21                   | <i>Pellea sp21</i>          |
| palpra                   | <i>Palomena prasina</i>     |
| palvir                   | <i>Palomena viridissima</i> |
| loxsp5                   | <i>Loxa sp5</i>             |
| cisp1                    | <i>Cicadellidae sp1</i>     |

---

|         |                               |
|---------|-------------------------------|
| cisp22  | <i>Cicadellidae sp22</i>      |
| cisp24  | <i>Cicadellidae sp24</i>      |
| ciy5    | <i>Cicadellidae nymph sp5</i> |
| disp14  | <i>Dictyopharidae sp14</i>    |
| pusp14  | <i>Aphididae sp14</i>         |
| pusp15  | <i>Aphididae sp15</i>         |
| peny1   | <i>Pentatomidae nymf sp1</i>  |
| peny2   | <i>Pentatomidae nymf sp2</i>  |
| peny3   | <i>Pentatomidae nymf sp3</i>  |
| peny4   | <i>Pentatomidae nymf sp4</i>  |
| hey3    | <i>Hemiptera nymph sp13</i>   |
| hey6    | <i>Hemiptera nymph sp6</i>    |
| hey7    | <i>Hemiptera nymph sp7</i>    |
| hey8    | <i>Hemiptera nymph sp8</i>    |
| hey9    | <i>Hemiptera nymph sp9</i>    |
| hey10   | <i>Hemiptera nymph sp10</i>   |
| hey12   | <i>Hemiptera nymph sp12</i>   |
|         | <b>Coleoptera</b>             |
| diaspe  | <i>Diabrotica speciosa</i>    |
| cersp2  | <i>Ceratoma sp2</i>           |
| cersp20 | <i>Ceratoma sp20</i>          |
| chsp16  | <i>Chrysomellidae sp16</i>    |
| crsp28  | <i>Chrysomellidae sp20</i>    |
| crsp28  | <i>Chrysomellidae sp28</i>    |
| harsp3  | <i>Harmonia sp3</i>           |
| harsp1  | <i>Harmonia sp1</i>           |
| cusps3  | <i>Curculionidae sp3</i>      |
| cusps4  | <i>Curculionidae sp4</i>      |
| cusps5  | <i>Curculionidae sp5</i>      |
| cusps6  | <i>Curculionidae sp6</i>      |
| cusps17 | <i>Curculionidae sp17</i>     |
| cusps29 | <i>Curculionidae sp29</i>     |
| scsp7   | <i>Scarabaeidae sp7</i>       |
| scsp8   | <i>Scarabaeidae sp8</i>       |
| scsp9   | <i>Scarabaeidae sp9</i>       |
| scsp18  | <i>Scarabaeidae sp18</i>      |
| scsp19  | <i>Scarabaeidae sp19</i>      |
| scsp22  | <i>Scarabaeidae sp22</i>      |
| scsp23  | <i>Scarabaeidae sp23</i>      |
| casp2   | <i>Carabidae sp2</i>          |
| casp11  | <i>Carabidae sp11</i>         |
| casp14  | <i>Carabidae sp14</i>         |
| casp21  | <i>Carabidae sp21</i>         |
| casp24  | <i>Carabidae sp24</i>         |
| casp25  | <i>Carabidae sp25</i>         |
| casp26  | <i>Carabidae sp26</i>         |
| casp27  | <i>Carabidae sp2</i>          |
| apisp   | <i>Apisoma sp</i>             |
| apsp12  | <i>Apisoma sp12</i>           |
| masp13  | <i>Apisoma sp13</i>           |

---

---

|        |                             |
|--------|-----------------------------|
| cosp15 | <i>Coleoptera sp15</i>      |
|        | <b>Dermaptera</b>           |
| dersp1 | <i>Dermaptera sp1</i>       |
| dersp2 | <i>Dermaptera sp2</i>       |
| dersp3 | <i>Dermaptera sp3</i>       |
| dersp4 | <i>Dermaptera sp4</i>       |
| dery3  | <i>Dermaptera nymph sp3</i> |
| dermy1 | <i>Dermaptera nymph sp1</i> |
|        | <b>Blattodea</b>            |
| blay2  | <i>Blattodea nymph sp2</i>  |
| bley2  | <i>Blattellidae sp1</i>     |
| blasp2 | <i>Blattodea sp2</i>        |
| blasp3 | <i>Blattodea sp3</i>        |
|        | <b>Thysanoptera</b>         |
| thrsp1 | <i>Thrips sp1</i>           |
| thrsp2 | <i>Thrips sp1</i>           |
|        | <b>Mantodea</b>             |
| many1  | <i>Mantodea nymph sp1</i>   |

---