

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

“Impacto de insetos herbívoros e do fogo no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo de plantas de cerrado”

“Versão Corrigida”

Rodrigo do Rosario Nogueira

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Entomologia

Ribeirão Preto - SP
2023

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

“Impacto de insetos herbívoros e do fogo no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo de plantas de cerrado”

Rodrigo do Rosario Nogueira

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Entomologia

Orientador: Kleber Del Claro

Ribeirão Preto - SP
2023

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Nogueira, Rodrigo do Rosario

Impacto de insetos herbívoros e do fogo no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo de plantas de cerrado. Ribeirão Preto, 2023.

112 p.

Tese apresentada a Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação. Área: Entomologia.

Orientador: Del-Claro, Kleber.

1. *Byrsonima intermedia*. 2. *Peixotoa tomentosa*. 3. *Banisteriopsis malifolia*. 4. herbivoria. 5. NEFs.

Nogueira, R. R. **“Impacto de insetos herbívoros e do fogo no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo de plantas de cerrado”**. Tese - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, 2023, 112 folhas.

Aprovado em: 22/08/2023

Banca Examinadora

Prof. Dr.: Rodrigo Augusto Santineli Pereira
Instituição: Universidade de São Paulo
Julgamento: Aprovado

Prof. Dr.: Vanessa Stefani Sul Moreira
Instituição: Universidade Federal de Uberlândia
Julgamento: Aprovado

Prof. Dr.: Larissa Nahas Domingues de Oliveira
Instituição: Universidade Federal de Uberlândia
Julgamento: Aprovado

Agradecimentos

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. Agradeço à Capes, pelo financiamento oferecido a este projeto, sem o qual seria muito mais difícil a realização do mesmo. Agradeço também à minha mãe, pelo apoio ao longo do trabalho e pelas inúmeras caronas até a reserva onde o estudo foi realizado. Agradeço também ao restante da minha família, pelo apoio motivacional que me deram ao longo do doutorado, principalmente durante a pandemia e durante os inúmeros imprevistos e dificuldades que apareceram no caminho, como a geada e o incêndio que ocorreram na reserva do estudo em 2021. Também não posso deixar de agradecer ao Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia por permitir que o trabalho fosse realizado na reserva ecológica pertencente ao clube. Agradeço também a USP (Universidade de São Paulo) pelo apoio e estrutura oferecidos ao longo do curso e, por fim, mas não menos importante, agradeço ao meu orientador, professor Kleber, pelo apoio e auxílio ao longo do projeto, em todas as suas etapas, desde a criação do projeto de pesquisa, coletas de campo, revisão do trabalho escrito e finalização da defesa.

RESUMO GERAL

Nogueira, R. R. “**Impacto de insetos herbívoros e do fogo no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo de plantas de cerrado**”. Tese - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, 2023, 112 folhas.

A herbivoria é uma das principais interações entre plantas e insetos, que estão entre os principais herbívoros do planeta e podem causar um impacto significativo nas plantas ao se alimentarem dos tecidos vegetais. Muitas plantas possuem defesas para se proteger dos herbívoros, podendo ser físicas, químicas ou bióticas, sendo estas últimas constituídas por insetos e outros artrópodes que forrageiam nas plantas e as protegem do ataque dos insetos herbívoros. Muitas formigas são atraídas pelos nectários extraflorais (NEFs) da planta e se alimentam do néctar e, em troca, protegem as plantas do ataque de insetos fitófagos, em um mutualismo protetivo. Plantas com NEFs podem compartilhar suas formigas com plantas sem essas estruturas e beneficiá-las, em uma facilitação ecológica indireta. Esse compartilhamento de formigas pode melhorar o desempenho vegetativo e reprodutivo das plantas sem NEFs, devido à maior proteção conferida contra herbivoria pelas formigas. Plantas com NEFs que estiverem próximas de plantas sem NEFs podem beneficiá-las, da mesma forma que elas mesmas podem ser prejudicadas ao perder suas formigas. Portanto, a distância das plantas vizinhas pode ter impacto no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo de plantas de cerrado. Além disso, o fogo, que é um importante agente modulador do cerrado, também pode impactar de maneira significativa e geralmente positiva o desenvolvimento das plantas. Dessa forma, o presente trabalho objetivou investigar o impacto de insetos herbívoros e do fogo no desenvolvimento de plantas comuns de cerrado, além de analisar o impacto que a distância de plantas vizinhas com e sem NEFs pode ter no desenvolvimento das plantas. Os resultados mostraram que a herbivoria teve impacto significativo em uma variável de *Byrsonima intermedia*, que foi afetada de maneira negativa, sofrendo um impacto no número de folhas jovens. Além disso, a proximidade de plantas vizinhas sem NEFs afeta de forma negativa a produção de botões florais e a produção foliar em *P. tomentosa*, enquanto a proximidade das plantas com NEFs afeta a produção de botões de maneira positiva. Em *B. intermedia*, a proximidade de plantas sem NEFs impacta de forma negativa a produção de folhas jovens e a proximidade com plantas com NEFs impacta essa variável de forma positiva. Por fim, o fogo teve uma resposta bastante positiva nas plantas do estudo, impactando as variáveis vegetativas e reprodutivas das espécies estudadas (*P. tomentosa*, *B. intermedia* e *Banisteriopsis malifolia*). Apenas a altura e o número total de folhas de *B.*

intermedia não sofreram impacto do fogo, enquanto que, em *P. tomentosa*, o fogo foi benéfico para o número total de folhas, para a altura, para a produção de botões, de flores e de frutos. Em *B. malifolia*, também beneficiou a produção de botões, de flores e de frutos. Isso pode indicar que, além do fogo, as formigas, mais presentes em *P. tomentosa* e *B. malifolia* do que em *B. intermedia*, devido à presença de NEFs nas duas primeiras e ausência na última, também parecem ter um efeito positivo no desenvolvimento das plantas em questão, já que *B. intermedia*, a única das três plantas sem NEFs, foi a única planta que teve variáveis não significativas nessa parte do estudo. Portanto, conclui-se que tanto os insetos herbívoros, quanto o fogo, além do tipo de vizinho que as plantas têm, podem impactar de maneira significativa no seu desenvolvimento.

Palavras-chave: *Byrsonima intermedia*, *Peixotoa tomentosa*, *Banisteriopsis malifolia*, herbivoria, NEFs.

GENERAL ABSTRACT

NOGUEIRA, R. R. “Impact of herbivorous insects and fire on the vegetative and reproductive development of cerrado plants.”. Tese - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, 2023, 112 folhas.

Herbivory is one of the main interactions between plants and insects, which are among the planet's primary herbivores and can have a significant impact on plants by feeding on plant tissues. Many plants have defenses to protect themselves from herbivores, which can be physical, chemical, or biotic, the latter consisting of insects and other arthropods that forage on plants and protect them from attack by herbivorous insects. Many ants are attracted to the plant's extrafloral nectaries (EFNs) and feed on the nectar and in return, they protect the plants from attack by phytophagous insects, in a protective mutualism. Plants with EFNs can share their ants with plants lacking these structures, providing indirect ecological facilitation and benefiting them. Ant sharing can enhance the vegetative and reproductive performance of plants without EFNs due to the increased protection provided by ants against herbivory. Plants with EFNs that are close to plants without EFNs can benefit them, just as they themselves can be harmed by losing their ants. Therefore, the distance from neighboring plants can have an impact on the vegetative and reproductive development of cerrado plants. In addition, fire, which is an important modulating agent in the cerrado, can also significantly and generally positively impact plant development. Thus, the present study aimed to investigate the impact of herbivorous insects and fire on the development of common cerrado plants, in addition to analyzing the impact that the distance from neighboring plants with and without EFNs can have on plant development. The results showed that herbivory had a significant impact on one *Byrsonima intermedia* variable, which was negatively affected, with an impact on the number of young leaves. Furthermore, proximity to neighboring plants without EFNs negatively affects flower bud production and leaf production in *P. tomentosa*, while proximity to plants with EFNs positively affects bud production. In *B. intermedia*, proximity to plants without EFNs negatively impacts the production of young leaves and proximity to plants with EFNs impacts this variable positively. Finally, fire had a very positive response in the studied plants, impacting the vegetative and reproductive variables of the studied species (*P. tomentosa*, *B. intermedia* and *Banisteriopsis malifolia*). Only the height and the total number of leaves of *B. intermedia* were not impacted by fire, while, in *P. tomentosa*, fire was beneficial for the total number of leaves, for the height, for the

production of buds, of flowers and of fruits. In *B. malifolia*, it also benefited the production of buds, flowers and fruits. This may indicate that, in addition to fire, ants, more present in *P. tomentosa* and *B. malifolia* than in *B. intermedia*, due to the presence of EFNs in the former two and absence in the latter, also seem to have a positive effect on development of the plants in question, since *B. intermedia*, the only one of the three plants without EFNS, was the only plant that had non-significant variables in this part of the study. In conclusion, both herbivorous insects and fire, along with the type of neighbors, can significantly impact plant development.

Keywords: *Byrsonima intermedia*, *Peixotoa tomentosa*, *Banisteriopsis malifolia*, herbivory, EFNs.

Sumário

1 Introdução Geral.....	12
Referências.....	17
2 Capítulo 1 - Impacto dos insetos herbívoros foliares no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo de duas espécies de Malpighiaceae no cerrado.....	20
Resumo.....	20
Abstract.....	21
2.1 Introdução.....	23
2.2 Metodologia.....	28
2.2.1 Plantas do estudo.....	28
2.2.2 Local de estudo.....	30
2.2.3 Experimento.....	31
2.2.4 Análises estatísticas.....	32
2.3 Resultados.....	32
2.4 Discussão.....	35
2.5 Conclusões.....	41
Referências.....	42
3 Capítulo 2 - Facilitação nas relações entre plantas com nectários extraflorais e suas plantas vizinhas no cerrado.....	47
Resumo.....	47
Abstract.....	48
3.1 Introdução.....	49
3.2 Metodologia.....	53
3.2.1 Plantas e local do estudo.....	53
3.2.2 Experimento.....	53
3.2.3 Análises estatísticas.....	54
3.3 Resultados.....	54
3.4 Discussão.....	63
3.5 Conclusões.....	68
Referências.....	69
4 Capítulo 3 - Impacto do fogo no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo de Malpighiaceae com e sem nectários extraflorais no cerrado.....	72
Resumo.....	72
Abstract.....	73
4.1 Introdução.....	75
4.2 Metodologia.....	78
4.2.1 Plantas e local do estudo.....	78
4.2.2 Experimento.....	79
4.2.3 Análises estatísticas.....	79
4.3 Resultados.....	80
4.4 Discussão.....	85

4.5 Conclusões.....	90
Referências.....	92
Considerações finais.....	95
Material suplementar (Capítulo 1).....	96
Material suplementar (Capítulo 2).....	100
Material suplementar (Capítulo 3).....	104

1 Introdução Geral

As espécies animais e vegetais interagem entre si das mais diversas maneiras, podendo ser interações positivas, como mutualismo e polinização, ou interações negativas, como herbivoria, parasitismo e predação. O comportamento animal influencia nas interações animal-planta e pode direcionar o futuro de uma interação. As interações ecológicas e o comportamento animal estão entre as áreas mais importantes da ecologia e seu estudo contribui para uma melhor compreensão das redes tróficas entre os mais diversos ecossistemas (DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2021).

As interações positivas beneficiam ambos os membros da interação e tendem a se manter mais facilmente na história evolutiva das espécies (PEREIRA; KJELLBERG, 2021). Já as interações negativas resultam em efeitos negativos para um dos membros da interação, enquanto conferem benefícios ao outro. (DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2021). Essas interações geram uma verdadeira “corrida armamentista”, em que, conforme a espécie prejudicada cria meios de sobrepujar os ataques da outra espécie, a primeira espécie cria meios de continuar se beneficiando da interação (THOMPSON, 2013). Por exemplo, uma espécie pode desenvolver resistência ao parasitismo de um parasita específico e o parasita, por outro lado, pode se tornar mais patogênico em resposta a isso (PRICE *et al.*, 1986), interação essa prevista pela hipótese da rainha vermelha, de Leigh van Valen, de 1973, que afirma que as espécies precisam se adaptar constantemente nessa “corrida armamentista”, a fim de superar as adaptações das outras espécies. O mesmo vale para os predadores e herbívoros. Uma presa pode desenvolver meios de se defender do ataque do predador, de fugir ou de se esconder. O predador vai desenvolver meios de sobrepujar as defesas, de perseguir mais rapidamente ou de encontrar a presa em esconderijos. Da mesma forma, uma planta desenvolve defesas contra herbivoria, como tricomas e cutícula espessa (defesa física), compostos químicos secundários tóxicos (RUTTAN; LORTIE, 2014), como taninos e alcaloides (defesa química) ou associação com insetos mutualistas protetores, como formigas (DEL-CLARO *et al.*, 2016) e aranhas (NAHAS; GONZAGA; DEL-CLARO, 2012) (defesa biótica) e os herbívoros vão desenvolver meios de consumir o tecido vegetal mais espesso (mandíbulas mais potentes), de tolerar compostos tóxicos no seu sistema digestivo e de escapar da predação dos mutualistas protetivos (DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2021).

Estudos de ecologia comportamental raramente levam em consideração as diferenças individuais dentro de uma espécie. Aspectos individuais, como a variação genética e a história natural do indivíduo, melhoram nossa compreensão sobre redes de interação entre espécies, tanto

em termos qualitativos, quanto em termos quantitativos (DEL-CLARO *et al.*, 2013).

Os insetos são os animais mais abundantes e diversos do planeta (HOLTOF *et al.*, 2019) e, portanto, as interações inseto-planta são um dos principais tipos de interação e, provavelmente, as interações que mais afetam a diversidade e as redes tróficas nos ecossistemas (DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2021). O estudo da interação planta-inseto pode melhorar nossa compreensão das complexas redes bióticas do planeta e auxiliar nas estratégias de conservação da biodiversidade e também no desenvolvimento de uma agricultura mais sustentável, mas ainda existem muitos desafios a serem superados e muitos caminhos para futuras pesquisas na área (GIRON *et al.*, 2018).

As interações inseto-planta devem ser abordadas, não só sob o ponto de vista microbiológico, mas também sob o ponto de vista microbiológico (REVERCHON; MÉNDEZ-BRAVO, 2021). Microrganismos associados ao sistema digestivo dos insetos podem auxiliar na tolerância dos herbívoros a compostos tóxicos e, por outro lado, os microrganismos associados com as raízes das plantas podem auxiliar na resistência sistêmica induzida das plantas, melhorando as defesas químicas e morfológicas (SHARMA; MALTHANKAR.; MATHUR, 2020).

Os polinizadores também são muito importantes na manutenção da biodiversidade e conservação das espécies, porque expandiram a capacidade das plantas para ocupar novos nichos. É uma das interações mais importantes entre insetos e plantas e se desenvolveu ao longo de milhões de anos (FAHEEM; ASLAM; RAZAQ, 2004; OLLERTON; WINFREE; TARRANT, 2011). Porém, a degradação ambiental crescente e o uso de inseticidas no cultivo estão reduzindo drasticamente as populações de insetos polinizadores no planeta, o que prejudica o sucesso reprodutivo de muitas plantas, incluindo plantas de cultivo (NICHOLLS; ALTIERI, 2012). Considerando que 35% da produção global de plantas cultivadas depende dos polinizadores, em pelo menos 800 plantas, é necessário haver uma mudança na forma atual de cultivo para formas mais agroecológicas (NICHOLLS; ALTIERI, 2012).

Outro mutualismo que pode ocorrer entre insetos e plantas é a dispersão de sementes, que é realizada geralmente por formigas (BRONSTEIN; ALARCÓN; GEBER, 2006, ANJOS *et al.*, 2020), e que já foi registrada em mais de 3.000 espécies vegetais, pertencentes a mais de 80 famílias e é reconhecida por melhorar o sucesso reprodutivo das plantas (BRONSTEIN; ALARCÓN; GEBER, 2006).

A herbivoria está entre as mais importantes interações inseto-planta, influenciando bastante no desempenho das espécies vegetais e, conseqüentemente, nas redes tróficas dos diversos ecossistemas (WAR *et al.*, 2018). As folhas são as partes mais atacadas e os herbívoros são mais abundantes em regiões tropicais em comparação com as regiões temperadas do planeta (COLEY;

BARONE, 1996). As defesas das plantas podem ser induzidas, que somente são ativadas quando há um ataque de herbívoro, ou constitutivas, que estão sempre presentes nas plantas, independente de haver ou não um ataque (WAR *et al.*, 2012). As defesas induzidas consomem menos recursos e energia das plantas e, portanto, são mais adaptativas que as constitutivas (AGRAWAL; KARBAN, 1999). As plantas desenvolvem diversos tipos de defesas contra a herbivoria, como defesas químicas, utilizando compostos tóxicos, conhecidos como compostos secundários, que são substâncias produzidas pela planta sem função no crescimento ou na reprodução (RUTTAN; LORTIE, 2014). Esses compostos podem ser taninos, alcaloides, dentre outros. Os insetos herbívoros podem desenvolver maneiras de tolerar esses compostos (THOMPSON, 2013), como, por exemplo, fazendo associações simbióticas no seu sistema digestivo com micro-organismos que são capazes de quebrar esses compostos em substâncias inofensivas (SHARMA; MALTHANKAR; MATHUR, 2020). Além disso, as plantas também podem possuir defesas físicas, como cutícula espessa das folhas e tricomas, que reduzem a digestibilidade do tecido vegetal. Os insetos herbívoros podem, em contrapartida, desenvolver mandíbulas mais potentes para conseguir mastigar o tecido vegetal (COLEY; AIDE, 1991). E, por fim, as plantas podem desenvolver associações com insetos ou outros artrópodes protetores, como formigas (DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2012; RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007) e aranhas (NAHAS; GONZAGA; DEL-CLARO, 2012), que são as defesas bióticas (WAR *et al.*, 2018, DEL-CLARO *et al.*, 2016).

Entre as principais defesas bióticas das plantas contra herbivoria está o mutualismo protetivo formiga-planta (HEIL; MCKEY, 2003), em que as plantas atraem formigas através da secreção açucarada produzida pelos nectários extraflorais (NEFs), que são estruturas nectaríferas não associadas à reprodução e que se encontram fora das flores ou das estruturas florais (DEL-CLARO *et al.*, 2016). Em contrapartida, as formigas forrageando nas plantas predam ou afugentam possíveis herbívoros que tentam se alimentar do tecido vegetal (JUNKER; CHUNG; BLÜTHGEN, 2006). Isso pode reduzir os níveis de herbivoria, que podem chegar a dobrar em plantas sem formigas e os números de herbívoros podem ser 50% maiores quando as formigas estão ausentes (ROSUMEK *et al.*, 2009). Plantas sem formigas podem ter redução na biomassa, na produção de folhas e na reprodução e, nas regiões tropicais, esse efeito protetivo das formigas é mais pronunciado do que nas regiões temperadas (ROSUMEK *et al.*, 2009). Além disso, o pico de atividade dos NEFs coincide com o pico de atividade das formigas forrageando as plantas e essa interação também é influenciada pela sazonalidade climática (CALIXTO *et al.*, 2020). A efetividade desse mutualismo pode variar dependendo da agressividade da espécie de formiga e das estratégias dos herbívoros para evitar as formigas, além da espécie da planta (OLIVEIRA; PIE, 1998).

As plantas com NEFs podem compartilhar formigas com outras plantas próximas a elas, beneficiando seu desenvolvimento (MOURA; DEL-CLARO, 2022). Em um estudo investigando se *Smilax polyantha* (uma liana portadora de NEFs comum no cerrado) compartilha defesas indiretas (formigas) com plantas vizinhas, Moura e Del-Claro (2022) constataram que *S. polyantha* teve uma herbivoria três vezes menor quando tinha uma planta suporte com NEFs muito próxima dela e, quando adicionados nectários artificiais em *S. polyantha*, houve uma redução de herbivoria de 2,5 vezes nas plantas suporte. Além disso, quando as plantas de suporte tinham NEFs, *S. polyantha* teve uma maior abundância de formigas. Isso demonstra que plantas portadoras de NEFs podem compartilhar suas formigas com plantas vizinhas e beneficiar indiretamente seu desenvolvimento em um processo de facilitação ecológica. Além disso, o acúmulo considerável de gramíneas e biomassa seca no cerrado o torna vulnerável a incêndios durante períodos de baixa umidade (SIMON; PENNINGTON, 2012; VILELA *et al.*, 2017; DURIGAN; RATTER, 2015), que são um importante fator modulador deste ambiente, que é impactado por queimadas há milhares de anos (DURIGAN; RATTER, 2015). O fogo pode criar um impacto no desenvolvimento de muitas espécies vegetais, geralmente de maneira positiva (FIDELIS; ZIRONDI, 2021), quando ocorre em frequência natural. Após um evento de incêndio, as plantas de cerrado geralmente florescem melhor do que antes desse evento (FIDELIS; ZIRONDI, 2021). Porém, quando a frequência do fogo aumenta muito, como no caso de incêndios causados pelo ser humano, pode haver prejuízos consideráveis, já que a influência do fogo como um modulador do ambiente pode ser perturbada pela ocorrência de incêndios de origem antrópica (GOMES; MIRANDA; BUSTAMANTE, 2018). Diferentemente das queimadas naturais, que tipicamente ocorrem ao final da estação seca, antes do início das chuvas e na transição da estação seca para a chuvosa, os incêndios antrópicos podem acontecer em qualquer período do ano, especialmente durante as épocas com menos umidade (GOMES; MIRANDA; BUSTAMANTE, 2018). Esse tipo de fogo antrópico se estende por períodos mais prolongados e causa um impacto mais severo em comparação aos incêndios naturais. Além disso, sua frequência mais alta pode prejudicar a capacidade de rebrota de diversas espécies vegetais, resultando na redução da riqueza e diversidade da região (GOMES; MIRANDA; BUSTAMANTE, 2018). Em muitos casos, os incêndios antrópicos são deliberadamente provocados com o propósito de limpar áreas para a agricultura de cultivos ou para o pastoreio de gado (GOMES; MIRANDA; BUSTAMANTE, 2018). Essa prática tem contribuído significativamente para a destruição desse bioma (DEL-CLARO; DIRZO, 2021).

Isso demonstra a importância de estudos envolvendo o fogo e seu impacto no desenvolvimento das espécies vegetais e seu papel sobre as interações ecológicas e no resultado das defesas bióticas.

Recentemente, Del-Claro e Torezan-Silingardi (2019) argumentaram que, por ser considerado um importante hotspot para preservação da biodiversidade no planeta, o cerrado precisa ser estudado em um nível mais amplo, integrando não somente as variações individuais, fenológicas, genéticas e interações entre espécies, mas também variáveis climáticas e outras variáveis abióticas com modelos matemáticos, para, não somente melhorar a nossa compreensão desse ambiente como um todo, mas também tentar prever futuros resultados em um planeta em constante transformação, principalmente devido às mudanças climáticas.

Levando em consideração a importância de estudos de herbivoria e seu impacto no desenvolvimento vegetal, que o compartilhamento de defesas bióticas ainda é pouco estudado (e.g. MOURA; DEL-CLARO, 2022) e pode ter impactos significativos no desempenho das espécies vegetais e que o fogo tem um importante papel modulador na estrutura vegetacional do cerrado (DURIGAN; RATTER, 2015), a presente tese foi dividida em três capítulos que buscam investigar:

1. Capítulo 1 - o impacto da herbivoria no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo de duas espécies de Malpighiaceae comuns no cerrado brasileiro (*Byrsonima intermedia* e *Peixotoa tomentosa*).
2. Capítulo 2 - a influência da distância de plantas vizinhas com e sem NEFs no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo das mesmas duas espécies, avaliando se essas distâncias impactam no desenvolvimento vegetal.
3. Capítulo 3 - o impacto do fogo no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo de três espécies de Malpighiaceae comuns do cerrado brasileiro (*Byrsonima intermedia*, *Peixotoa tomentosa* e *Banisteriopsis malifolia*).

O somatório desses estudos visa contribuir para um melhor entendimento das relações formigas-herbívoros-plantas na vegetação de cerrado, mediada pelo impacto do fogo. Visto que os cerrados estão sendo extintos e fragmentados a passos acelerados no Brasil (DEL-CLARO; DIRZO, 2021), estudos como esse se fazem pertinentes no que tange a preservação desse bioma.

Referências

AGRAWAL, A. A.; KARBAN, R. K. Why Induced Defenses May Be Favored Over Constitutive Strategies in Plants. **The Ecology and Evolution of Inducible Defenses**. [S.l.]: Princeton University Press. p. 45–61, 1999.

ANJOS, D. V. *et al.* Ants as diaspore removers of non-myrmecochorous plants: a meta-analysis. **Oikos**, v. 129, n. 6, p. 775–786, 2020.

BRONSTEIN, J. L.; ALARCÓN, R.; GEBER, M. The evolution of plant–insect mutualisms. **New Phytologist**, v. 172, n. 3, p. 412–428, 2006.

CALIXTO, E. S. *et al.* Climate seasonality drives ant–plant–herbivore interactions via plant phenology in an extrafloral nectary-bearing plant community. **Journal of Ecology**, v. 109, n. 2, p. 639–651, 2020.

COLEY, P. D.; BARONE, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, n. 1, p. 305–335, 1996.

COLEY, P. D.; AIDE, T. M. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In: **Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. New York: John Wiley and Sons, 1991.

DEL-CLARO, K. *et al.* Loss and gains in ant–plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. **Insectes Sociaux**, v. 63, n. 2, p. 207–221, 2016.

DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. **Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva**. [s.l.]: Technical Books, 2012.

DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. The study of biotic interactions in the Brazilian Cerrado as a path to the conservation of biodiversity. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 91, n. suppl 3, 2019.

DEL-CLARO, K.; DIRZO, R. Impacts of Anthropocene Defaunation on Plant-Animal Interactions. In: DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. **Plant-Animal Interactions**. Springer International Publishing, p. 333–345, 2021.

DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. **Plant-Animal Interactions: Source of Biodiversity**. [S.l.]: Springer Nature, 2021.

DEL-CLARO, K. *et al.* The importance of natural history studies for a better comprehension of animal-plant interaction networks. **Bioscience Journal**, p. 439–448, 2013.

DURIGAN, G.; RATTER, J. A. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. **Journal of Applied Ecology**, v. 53, n. 1, p. 11–15, 2015.

FAHEEM, M., ASLAM, M.; RAZAQ, M. Pollination ecology with special reference to insects - a review. **Journal of Research Science**, v. 4, p. 395–409, 2004.

FIDELIS, A.; ZIRONDI, H. L. And after fire, the Cerrado flowers: A review of post-fire flowering in a tropical savanna. **Flora**, v. 280, p. 151849, 2021.

GIRON, D. *et al.* Promises and challenges in insect-plant interactions. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 166, n. 5, p. 319–343, 2018.

GOMES, L.; MIRANDA, H. S.; BUSTAMANTE, M. M. DA C. How can we advance the knowledge on the behavior and effects of fire in the Cerrado biome? **Forest Ecology and Management**, v. 417, p. 281–290, 2018.

HEIL, M.; MCKEY, D. Protective Ant-Plant Interactions as Model Systems in Ecological and Evolutionary Research. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, n. 1, p. 425–553, 2003.

HOLTOF, M. *et al.* Extracellular nutrient digestion and absorption in the insect gut. **Cell and Tissue Research**, v. 377, n. 3, p. 397–414, 2019.

JUNKER, R.; CHUNG, A. Y. C.; BLÜTHGEN, N. Interaction between flowers, ants and pollinators: additional evidence for floral repellence against ants. **Ecological Research**, v. 22, n. 4, p. 665–670, 2006.

MOURA, R. F.; DEL-CLARO, K. Plants with extrafloral nectaries share indirect defenses and shape the local arboreal ant community. **Oecologia**, v. 201, n. 1, p. 73–82, 2022.

NAHAS, L.; GONZAGA, M. O.; DEL-CLARO, K. Emergent Impacts of Ant and Spider Interactions: Herbivory Reduction in a Tropical Savanna Tree. **Biotropica**, v. 44, n. 4, p. 498–505, 2012.

NICHOLLS, C. I.; ALTIERI, M. A. Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. **Agronomy for Sustainable Development**, v. 33, n. 2, p. 257–274, 2012.

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

OLIVEIRA, P. S.; PIE, M. R. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 27, n. 2, p. 161–176, 1998.

PEREIRA, R. A. S.; KJELLBERG, F. **Mutualism as a source of evolutionary innovation: insights from insect-plant interactions**. IN: DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. (eds). *Plant-Animal Interactions*. Cham: Springer, p. 307–332, 2021.

PRICE, P. W. *et al.* Parasite mediation in ecological interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 17, n. 1, p. 487–505, 1986.

REVERCHON, F.; MÉNDEZ-BRAVO, A. Plant-Mediated Above- Belowground Interactions: A Phytobiome Story. *In*: Del-Claro, K., Torezan-Silingardi, H. M. (eds) **Plant-Animal Interactions**. Springer International Publishing, p. 205–231, 2021.

RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S. **The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions**. [s.l.]: University of Chicago Press, 2007.

ROSUMEK, F. B. *et al.* Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. **Oecologia**, v. 160, n. 3, p. 537–549, 2009.

RUTTAN, A.; LORTIE, C. J. A systematic review of the attractant-decoy and repellent-plant hypotheses: do plants with heterospecific neighbours escape herbivory? **Journal of Plant Ecology**, v. 8, n. 4, p. 337–346, 2014.

SHARMA, G.; MALTHANKAR, P. A.; MATHUR, V. Insect–Plant Interactions: A Multilayered Relationship. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 114, n. 1, p. 1–16, 2020.

SIMON, M. F.; PENNINGTON, T. Evidence for Adaptation to Fire Regimes in the Tropical Savannas of the Brazilian Cerrado. **International Journal of Plant Sciences**, v. 173, n. 6, p. 711–723, jul. 2012. Acesso em: 7 set. 2023.

THOMPSON, J. N. **Relentless Evolution**. [S.l.]: University of Chicago Press, 2013.

VILELA, A. A.; DEL CLARO, V. T. S.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. *et al.* Climate changes affecting biotic interactions, phenology, and reproductive success in a savanna community over a 10-year period. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 12, n. 2, p. 215–227, 2017.

WAR, A. R. *et al.* Mechanisms of plant defense against insect herbivores. **Plant Signaling & Behavior**, v. 7, n. 10, p. 1306–1320, 2012.

WAR, A. R. *et al.* Plant Defense Against Herbivory and Insect Adaptations. **AoB PLANTS**, 2018.

2 Capítulo 1 - Impacto dos insetos herbívoros foliares no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo de duas espécies de Malpighiaceae no cerrado

Resumo

A herbivoria é uma interação crucial entre insetos e plantas em ambientes naturais, contribuindo para a formação de comunidades vegetais. Insetos herbívoros exercem pressão significativa sobre as plantas que consomem e têm efeitos adversos em seu crescimento vegetativo e reprodutivo. Em resposta, as plantas se defendem contra herbívoros usando mecanismos físicos, químicos e bióticos. O presente estudo visou investigar como a herbivoria impacta variáveis vegetativas e reprodutivas em duas espécies de Malpighiaceae, que apresentam diferentes tipos de defesas contra a ação de herbívoros. Essas espécies são comuns no cerrado brasileiro, um ambiente suscetível a queimadas e com solo relativamente pobre. *Peixotoa tomentosa* possui defesas bióticas, através das associações com formigas atraídas por seus nectários extraflorais; já *Byrsonima intermedia* não possui NEFs, mas conta com defesas físico/químicas (constitutivas), folhas mais duras e com mais investimento em defesa química. Nosso estudo levanta a hipótese de que plantas sem herbivoria, independentemente de seu mecanismo de defesa, experimentarão maior crescimento, produzirão mais folhas e produzirão mais botões, flores e frutos do que plantas expostas à herbivoria natural. Além disso, postulamos que as defesas bióticas e físico/químicas podem ter diferentes efeitos nos tecidos vegetativos e reprodutivos das plantas do cerrado. As plantas do estudo foram divididas em dois grupos: controle, mantidas em estado natural e sujeitas à herbivoria, e o grupo isolamento, sem herbivoria. O isolamento foi feito através da aplicação de uma resina atóxica no caule, impedindo o acesso de insetos terrestres à planta a partir do solo, e da proteção dos ramos foliares com um saco de filó, impedindo a chegada de herbívoros alados. Os resultados comprovaram parcialmente a hipótese principal. A comparação entre grupos mostrou que, em *P. tomentosa*, espécie com defesa biótica, não houve impacto significativo da herbivoria na produção de folhas em geral, no número de folhas jovens e nem na taxa de crescimento das plantas. Em relação ao desenvolvimento reprodutivo nessa espécie, não houve diferença significativa em nenhuma das variáveis analisadas (número de botões e flores), apesar de haver diferença no percentual de botões que florescem entre os grupos. Em *B. intermedia*, planta com defesa constitutiva, não houve impacto significativo na produção de folhas em geral e nem na taxa de crescimento das plantas. Porém, houve uma diferença significativa no número de folhas jovens presentes na planta. Portanto, o estudo conclui que a herbivoria tem algum impacto negativo em certas estruturas vegetativas de *B. intermedia*, mas não de *P. tomentosa*, que também não é muito

afetada em relação ao desenvolvimento reprodutivo.

Palavras-chave: impacto vegetativo, impacto reprodutivo, herbívoros, *Peixotoa tomentosa*, *Byrsonima intermedia*.

Abstract

Herbivory is a crucial interaction between insects and plants in natural environments, contributing to the formation of plant communities. Herbivorous insects exert significant pressure on the plants they consume and have adverse effects on their vegetative and reproductive growth. In response, plants defend against herbivores using physical, chemical, and biotic mechanisms. The present study aimed to investigate how herbivory impacts vegetative and reproductive variables in two species of Malpighiaceae, which present different types of defenses against the action of herbivores. These species are common in the Brazilian cerrado, an environment susceptible to fires and with relatively poor soil. *Peixotoa tomentosa* has biotic defenses, through associations with ants attracted by its extrafloral nectaries; *Byrsonima intermedia* does not have EFNs, but has physical/chemical (constitutive) defenses, harder leaves and more investment in chemical defense. Our study hypothesizes that plants without herbivory, regardless of their defense mechanism, will exhibit greater growth and produce more leaves, buds, flowers, and fruits compared to plants exposed to natural herbivory. Furthermore, we postulate that biotic and physical/chemical defenses may have different effects on the vegetative and reproductive tissues of cerrado plants. The plants in the study were divided into two groups: control, kept in a natural state and subject to herbivory, and the isolation group, without herbivory. Isolation was carried out by applying a non-toxic resin to the stem, preventing terrestrial insects from accessing the plant from the soil, and protecting the leaf branches with a filo bag, preventing the arrival of winged herbivores. The results partially confirmed the main hypothesis. Comparison between groups showed that, in *P. tomentosa*, a species with biotic defense, there was no significant impact of herbivory on leaf production in general, on the number of young leaves or on the plant growth rate. Regarding reproductive development in this species, there was no significant difference in any of the variables analyzed (number of buds and flowers), despite there being a difference in the percentage of buds that flower between the groups. In *B. intermedia*, a plant with constitutive defense, there was no significant impact on leaf production in general or on the plant growth rate. However, there was a significant difference in the number of young leaves present on the plant. Therefore, the study concludes that herbivory has some negative impact on certain vegetative structures of *B. intermedia*, but not *P. tomentosa*, which is also not greatly affected in relation to reproductive development.

Keywords: vegetative impact, reproductive impact, herbivores, *Peixotoa tomentosa*, *Byrsonima intermedia*.

2.1 Introdução

Existem diversas formas de interação planta-inseto e uma das principais é a herbivoria, que pode ser definida como o dano causado por insetos que se alimentam de partes vegetais, sendo as folhas e flores as partes mais atacadas (COLEY; BARONE, 1996; DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2009). A herbivoria impacta, em geral, negativamente a reprodução dos produtores. Os insetos herbívoros podem alterar a dinâmica populacional das plantas hospedeiras, reduzir sua abundância, reprodução e sobrevivência (COLEY; BARONE, 1996; DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2009). Assim, o estudo da herbivoria causada por insetos contribui para uma melhor compreensão das interações tróficas, principalmente em ambientes tropicais, nos quais são mais diversas. Dada a pressão dos herbívoros, as plantas desenvolveram defesas contra a herbivoria e os herbívoros buscaram sobrepujar essas defesas, em uma verdadeira “corrida armamentista” de mudanças genéticas. A resistência das plantas à herbivoria pode impor uma seleção sobre os herbívoros, influenciando sua dinâmica populacional e aumentando sua coexistência nas plantas que atacam, aumentando a diversidade das comunidades herbívoras associadas a plantas hospedeiras individuais (FORNONI, 2010). Em contrapartida, os insetos herbívoros podem criar mecanismos de tolerância a certos compostos tóxicos, em uma relação de coevolução com a planta (THOMPSON, 2013), resistindo a algumas dessas defesas, podendo, inclusive, utilizar os metabólitos secundários em seu próprio benefício, como pistas de reconhecimento do hospedeiro ou como fonte de nutrientes (RUTTAN; LORTIE, 2014). Além disso, pode haver um custo, muitas vezes alto, para as plantas, para manter essas defesas, alocando energia que poderia ser utilizada para o crescimento e reprodução (RUTTAN; LORTIE, 2014).

As principais defesas vegetais são físicas (e.g, dureza foliar, espinhos) ou químicas (e.g., alcaloides), defesas constitutivas úteis quando há um ataque de herbívoro (RUTTAN; LORTIE, 2014; MARQUIS; MOURA, 2021). As defesas químicas, que agem reduzindo o dano e a palatabilidade das partes vegetais pelos herbívoros, ocorrem, por exemplo, com a presença de compostos tóxicos nas partes vegetais (MARQUIS; MOURA, 2021), tais como os fenóis, que estão presentes com concentração quase duas vezes maior em folhas jovens do que em folhas velhas (COLEY; AIDE, 1991). Pode-se citar, ainda, os taninos, outro importante composto relacionado às defesas químicas, que também estão presentes em maior concentração nas folhas jovens do que em folhas velhas, sendo que as folhas de regiões temperadas possuem uma concentração bem menor desse composto em relação às folhas de regiões tropicais (COLEY; AIDE, 1991; MARQUIS; MOURA, 2021).

As defesas físicas são constituídas por depósitos cuticulares, epiderme espessada, abundância de cristais, tricomas ou fibras nas folhas, sendo que a cutícula e a epiderme constituem a principal barreira mecânica contra a ação de fatores bióticos e abióticos (COLEY; AIDE, 1991). Além disso, os tricomas constituem também uma excelente estratégia de defesa, dificultando a oviposição de insetos sobre as folhas (LEVIN, 1973) e com forma e função variadas ao longo da planta, além de poder desenvolver espessas paredes, ocasionalmente impregnadas com sílica ou carbonato de cálcio. Outros tipos de tricomas, os glandulares, armazenam terpenos, ácidos e outros compostos tóxicos, que agem como repelentes de insetos fitófagos (LEVIN, 1973). Os tricomas são bastante relacionados a adaptações para proteger contra o aquecimento excessivo da folha e perda de água por transpiração. Em habitats onde as plantas estão muito expostas à radiação solar, é comum a ocorrência de plantas de coloração clara que refletem a luz do sol, diminuindo o aquecimento da folha, como em *Verbascum thapsus* (Scrophulariaceae) (WOODMAN; FERNANDES, 1991). Em outros grupos, a trama pilosa pode proteger contra a ação de insetos fitófagos, como ocorre em *Miconia albicans* (Melastomataceae) (PALEARI; SANTOS, 1998).

Já as defesas bióticas, que podem ser consideradas induzidas (CALIXTO *et al.*, 2020; HEIL; KOST, 2006), juntamente com as defesas químicas, que também podem ser induzidas, são aquelas realizadas, por exemplo, por animais que podem proteger a planta em uma relação de mutualismo, como formigas (DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2012; RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007) e aracnídeos (NAHAS; GONZAGA; DEL-CLARO, 2012). As defesas induzidas podem ser entendidas como sendo as defesas que ocorrem quando a planta expressa a resistência somente após o dano do herbívoro, e as constitutivas quando a planta sempre apresenta a resistência, independentemente de ter sido atacada ou não (KARBAN, MYERS, 1989; FROST *et al.*, 2008; ARIMURA; KOST; BOLAND, 2005; FÜRSTENBERG-HÄGG; ZAGROBELNY; BAK, 2013; KANT *et al.*, 2015). Por esse motivo, a defesa induzida aloca menos energia que a constitutiva para ser expressa (AGRAWAL; KARBAN, 1999).

Muitas espécies vegetais possuem nectários extraflorais, que agem como defesas bióticas (ELIAS, 1983; HEIL, 2015) e podem atrair formigas e aranhas, que se alimentam do néctar e, em contrapartida, podem atacar ou afugentar possíveis herbívoros da hospedeira (DEL-CLARO *et al.*, 2016). O mutualismo formiga-planta, apesar de ser um importante mutualismo protetivo, pode também ser prejudicial para a capacidade reprodutiva, quando as formigas atacam os insetos polinizadores, reduzindo as taxas de visitas florais e frutificação (NOGUEIRA, *et al.*, 2021; ASSUNÇÃO; TOREZAN-SILINGARDI; DEL-CLARO, 2014; BARÔNIO; DEL-CLARO, 2017). Além disso, plantas atacadas por herbívoros podem alocar menos energia para as partes

reprodutivas (flores), em um trade-off para recuperar o tecido foliar perdido, fazendo com que as flores tenham menos pólen e néctar ou coloração menos atrativa, o que reduz as visitas e o tempo gasto pelos polinizadores (JACOBSEN, RAGUSO, 2018). Fora isso, as plantas também podem produzir flores com compostos secundários, que reduzem a aptidão dos polinizadores que se alimentam delas, para combater os ladrões de néctar ou os florívoros, apesar de haver relatos de polinizadores que conseguiram se beneficiar desses compostos secundários tóxicos, ficando mais protegidos contra predação ou parasitas (JACOBSEN, RAGUSO, 2018).

Em ambientes tropicais, os herbívoros exercem uma forte pressão seletiva nas plantas que utilizam, afetando suas estruturas vegetativas, no crescimento e produção de folhas jovens, e reprodutivas, na produção de botões, flores, frutos e sementes (SAGERS, COLEY, 1995). Porém, o impacto da herbivoria nas plantas pode também ter efeitos benéficos, aumentando a resistência à herbivoria das plantas descendentes, como é o caso da lagarta *Manduca sexta* (Lepidoptera) e do nematoide galhador *Meloidogyne incognita* (Heteroderidae) que aumentam a resistência à herbivoria dos descendentes de *Nicotiana attenuata* (Solanaceae) (KAFLE, WURST, 2018).

Além das defesas físicas, químicas e bióticas das plantas, outros fatores podem afetar a herbivoria, como fatores abióticos, que independem da fisiologia da planta, como o clima, o solo e a poluição (SCHOWALTER; HARGROVE; CROSSLEY, 1986; HAMANN *et al.*, 2020). Temperaturas mais altas aumentam a atividade dos insetos e a umidade favorece o crescimento e o desenvolvimento da maioria dos insetos herbívoros (JAWORSKI; HILSZCZAŃSKI, 2013). Fortes precipitações e ventos intensos podem remover muitos dos folívoros das suas plantas hospedeiras e a emissão de gases atmosféricos, como fluoretos, enxofre e ozônio podem afetar os padrões da herbivoria, impactando a sobrevivência dos insetos herbívoros e influenciando a suscetibilidade das plantas hospedeiras (SCHOWALTER; HARGROVE; CROSSLEY, 1986). Além disso, a disponibilidade de nutrientes nas folhas pode afetar também a abundância das populações de herbívoros. Folhas com baixo teor de alguns nutrientes, como nitrogênio, podem limitar as populações dos insetos fitófagos. Por outro lado, essa baixa disponibilidade de nutrientes pode também ter o efeito inverso, fazendo com que os insetos consumam mais tecido foliar para compensar a baixa assimilação de nutrientes (SCHOWALTER; HARGROVE; CROSSLEY, 1986).

A herbivoria também pode afetar significativamente a reprodução das plantas, por meio da florivoria, que afeta a produção de sementes pelas flores ou reduz as taxas de visitas florais pelos polinizadores, ao tornar as flores mais assimétricas e menos atrativas para insetos e outros animais que buscam o pólen floral (HAAS; LORTIE, 2020). Danos vegetativos (folhas, caules e raízes) também podem afetar a reprodução das plantas, reduzindo a produção de flores, frutos e sementes,

ou fazendo com que a planta produza flores menores e em menor quantidade. As plantas podem, inclusive, realizar mais autopolinização para sobrepujar as perdas da herbivoria (HAAS; LORTIE, 2020).

Hass e Lortie (2020), em uma extensa meta-análise sobre os efeitos positivos e negativos da herbivoria nas plantas, observaram que 86% dos estudos analisados perceberam que a florivoria tem algum efeito negativo na reprodução da planta, sendo que apenas 24% dos estudos perceberam algum impacto positivo ou neutro. Além disso, 81% dos estudos constataram que a folivoria tem algum impacto negativo ou neutro na reprodução da planta, contra apenas 31% dos estudos que encontraram algum efeito positivo. Por fim, o pastoreio afeta negativamente ou de forma neutra em 67% dos artigos, contra apenas 33% com efeito positivo. Além disso, os autores constataram que há poucos estudos investigando o impacto que os insetos herbívoros têm na reprodução das plantas, sendo que a maioria desses estudos foram realizados em regiões de clima temperado.

Além dos efeitos que os insetos folívoros causam nas plantas, insetos sugadores de seiva também podem impactar negativamente as plantas hospedeiras das quais eles se alimentam. Zvereva, Lanta e Kozlov (2010) analisaram, por meio de uma meta-análise, vários estudos que investigam os danos causados às plantas por insetos sugadores de seiva. Dos estudos analisados, 29% perceberam redução no crescimento da planta, 17% perceberam redução na reprodução e 27% perceberam redução na taxa fotossintética, quando atacados por um inseto sugador de seiva (e.g. DEL-CLARO, K.; ALVES-SILVA, E. 2016).

Normalmente, esse impacto que a herbivoria tem sobre o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo das espécies vegetais se deve ao fato de que as plantas alocam recursos de forma diferencial (trade-off) para defesa, reprodução ou crescimento (GONG; ZHANG, 2014; ZÜST; AGRAWAL, 2017). Quando é atacada, a planta aloca mais energia em defesas química e física e menos energia em crescimento e reprodução, para reduzir o impacto da herbivoria (GONG; ZHANG, 2014; CIPOLLINI; WALTERS; VOELCKEL, 2017; ZÜST; AGRAWAL, 2017). Porém, isso normalmente só ocorre em regiões com condições mais estressantes (poucos recursos e muita competição), já que em regiões com alta quantidade de recursos ou pouca competição entre as espécies, o trade-off é menos perceptível e, geralmente, nessas regiões, as plantas conseguem investir muita energia tanto em crescimento e reprodução, quanto em defesa contra herbívoros, sem precisar alocar mais energia para determinadas funções (ZÜST; AGRAWAL, 2017).

O impacto negativo que os herbívoros têm na frutificação e na produção de sementes (menos sementes e de tamanho menor) não impacta somente a reprodução atual, mas também a

reprodução futura, como em *Primula veris* (Primulaceae), que, quando pastadas, há uma redução na sobrevivência no ano seguinte e diminuição na quantidade de flores adultas da próxima florada, além de atrasar o início da florada seguinte ao pastejo, indicando que a herbivoria cria custos não somente para a floração atual, como para as futuras floradas e para a sobrevivência (BRYS; SHEFFERSON; JACQUEMYN, 2010).

O impacto da herbivoria também pode ser percebido pela assimetria de partes vegetais, como a assimetria flutuante (AF), que pode ser definida como pequenas diferenças aleatórias na simetria foliar e que, geralmente, é um indicativo de estresse vegetal. Áreas de mangue perto da costa atlântica do México, com perturbações como desmatamento, pecuária, turismo e agricultura, podem criar um estresse para plantas como *Avicennia germinans* (Acanthaceae), *Laguncularia racemosa* (Combretaceae) e *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae). Essas plantas nessas áreas são mais atacadas por insetos e têm taxas mais altas de herbivoria. Além disso, a assimetria flutuante dessas espécies é maior em áreas perturbadas do que em áreas conservadas nessa região e os níveis de herbivoria estão positivamente relacionados com assimetria flutuante para estas três espécies (MALDONADO-LÓPEZ *et al.*, 2019). Em um estudo avaliando os efeitos da urbanização em *Solanum lycocarpum* (Solanaceae), em relação à herbivoria e à assimetria flutuante, Cuevas-Reyes *et al.* (2013) constataram um nível de herbivoria e assimetria flutuante significativamente maiores em áreas mais urbanizadas em relação a áreas mais naturais. Os níveis de área foliar removida também foram correlacionados positivamente de maneira significativa à assimetria flutuante, indicando um estresse dessas plantas nas áreas mais urbanizadas.

Assim sendo, essa breve revisão permite perceber que a herbivoria está entre as interações mais importantes e entre as que mais impactam a estrutura das comunidades vegetais (COLEY; BARONE, 1996; DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2009). Seu estudo pode auxiliar em uma melhor compreensão das interações tróficas e em programas de manejo que visam reduzir a ação dos herbívoros e, conseqüentemente, a recuperação mais rápida de ambientes degradados. Além disso, existem poucos estudos investigando o impacto da herbivoria no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo concomitantemente, com a maioria dos estudos analisando somente o impacto vegetativo ou somente o impacto reprodutivo (HAAS; LORTIE, 2020).

Dessa forma, neste capítulo, foi aventada a hipótese de que a proteção conferida por defesas bióticas ou físico/químicas às plantas possa resultar em diferentes impactos sobre os tecidos vegetativos ou reprodutivos das plantas de cerrado. Para isso, este estudo teve como objetivo investigar como a herbivoria impacta variáveis vegetativas e reprodutivas em duas espécies vegetais (*Byrsonima intermedia* e *Peixotoa tomentosa*, ambas pertencendo à família Malpighiaceae) que

apresentam diferentes tipos de defesas contra a ação de insetos herbívoros; além de serem plantas comuns no cerrado brasileiro, com solo relativamente pobre, com sazonalidade climática e suscetível à queimadas (VILELA *et al.*, 2017). *Peixotoa tomentosa* possui defesas bióticas, através das associações com formigas atraídas por seus nectários extraflorais (DEL-CLARO, 1998; DEL-CLARO; MARQUIS, 2015) e *Byrsonima intermedia* possui defesas físico/químicas, folhas mais duras e com mais defesas químicas (OLIVEIRA *et al.*, 2007).

Como objetivos específicos, foi proposto:

1. Avaliar o impacto que os insetos herbívoros têm sobre a taxa de crescimento, número de folhas e produção de folhas jovens, destas duas espécies de plantas do cerrado com diferentes estratégias de defesa contra a herbivoria (biótica e química).
2. Avaliar o impacto dos insetos herbívoros sobre a quantidade de botões, flores e frutos produzidos, em cada espécie vegetal estudada, com diferentes estratégias de defesa contra a herbivoria (biótica e química).

Como hipóteses do estudo, foi proposto que, independentemente do tipo de defesa vegetal:

1. As plantas livres de herbivoria crescerão mais, produzirão mais folhas de maneira geral e produzirão mais folhas jovens do que as plantas com herbivoria natural.
2. As plantas livres de herbivoria produzirão mais botões, mais flores e mais frutos do que as plantas com herbivoria natural.

2.2 Metodologia

2.2.1 Plantas do estudo

A família Malpighiaceae é uma das famílias mais numerosas do cerrado brasileiro, possuindo cerca de 1.300 espécies, distribuídas em 77 gêneros. As espécies dessa família possuem folhas opostas alternas simples, com simetria bilateral e flores com cinco pétalas e cinco sépalas, 10 estames e um gineceu tricarpelado, com um óvulo por lóculo. Os frutos podem ser secos ou carnosos, indeiscentes ou deiscentes, e lisos, eriçados ou alados (DAVIS; ANDERSON, 2010).

Byrsonima intermedia (A. Juss.) é uma Malpighiaceae arbustiva (Figura 1a) que possui folhas com tricomas (SANTOS *et al.*, 2020) e flores unguiculadas, hermafroditas, zigomorfas, pentâmeras, com pétalas amarelas e sépalas com um par de elaióforos (portanto, produz óleo como

um dos recursos florais para polinizadores). O pólen é esbranquiçado e tem 86,16% de viabilidade. O ovário é súpero, tricarpelar, trilocular e o gineceu possui três estiletes longos. Os botões são amarelos e unidos e as flores duram cerca de um dia (OLIVEIRA *et al.*, 2007). Essa espécie não possui nectários extraflorais. A floração ocorre com mais frequência no período chuvoso, de outubro a março.

Peixotoa tomentosa é uma Malpighiaceae arbustiva (Figura 1c), com altura variando de 0,5-2,5 metros. Possui um par de nectários extraflorais na base de cada folha, que atraem formigas, as quais se alimentam do néctar dos NEFs e podem agir como mutualistas protetivos. A floração ocorre de abril a julho, com pico entre maio e junho (DEL-CLARO; MARQUIS, 2015). Tripes são os herbívoros mais comuns na época de florada da planta, seguidos de longe por ortópteros, hemípteros, coleópteros e larvas de lepidópteros. *Ectatomma* e *Camponotus* são os gêneros de formiga mais comuns visitando os nectários extraflorais dessa planta (VILELA; TOREZAN-SILINGARDI; DEL-CLARO, 2014; BÄCHTOLD; ALVES-SILVA; DEL-CLARO, 2017).

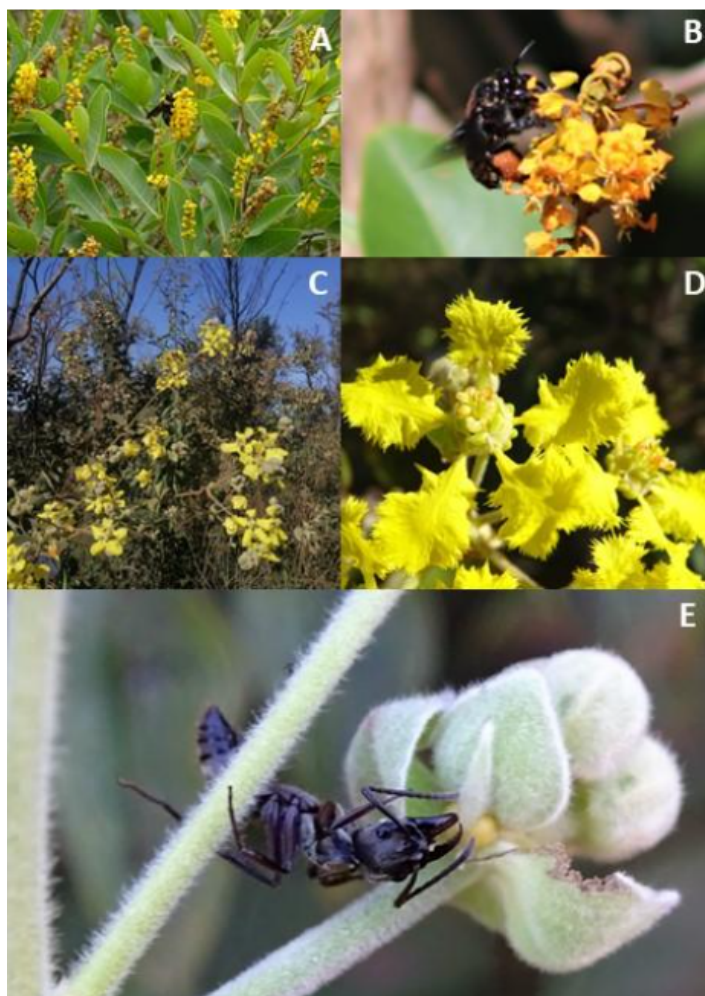


Figura 1 - Arbusto com flores (A) de *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae), e uma flor sendo visitada por uma abelha *Centris* (*Ptilotopus* sp) (B). Arbusto (C), flores (D), e uma formiga *Neoponera villosa* (E) conseguindo néctar em uma flor com NEF de *Peixotoa tomentosa* (Malpighiaceae) no cerrado.

2.2.2 Local de estudo

O presente estudo foi realizado no final do ano de 2020 e ao longo do ano de 2021, em uma área de savana neotropical, no cerrado brasileiro, dentro da reserva ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó na cidade de Uberlândia, estado de Minas Gerais, Brasil (18° 59' S, 48° 18' W). Esse bioma possui duas estações bem definidas, a chuvosa e quente, de outubro a março, com precipitação média de 270 ± 50 mm e temperatura média de 23 ± 5 °C e a seca e fria, de abril a setembro, com precipitação média de 22 ± 20 mm e temperatura média de 19 ± 3 °C (VILELA, *et al.*, 2017), o que configura o clima do tipo Aw de Köpen. Existem pastagens e propriedades com diferentes níveis de conservação cercando a área do estudo.

2.2.3 Experimento

Inicialmente, no mês de dezembro de 2020, foram escolhidas 15 plantas de cada espécie estudada, *P. tomentosa* e *B. intermedia*, no interior da reserva. Essas plantas foram marcadas para servirem como grupo controle no estudo. Utilizando linhas de algodão azuis, cinco folhas maduras e sem sinais de herbivoria foram marcadas em cada planta. A herbivoria foliar natural foi quantificada por meio de fotografias, que eram capturadas mensalmente e processadas no aplicativo BioLeaf (versão 3.0) para calcular a área danificada. Simultaneamente, também em dezembro de 2020, a quantidade de folhas presentes em cada planta foi avaliada, assim como a altura das plantas, utilizando uma fita métrica.

Concomitantemente, a partir de dezembro de 2020, outras 15 plantas foram selecionadas como grupo isolamento. As plantas do grupo controle permaneceram no estado natural, enquanto as do grupo isolamento passaram por uma manipulação experimental. Nessa manipulação, as plantas foram isoladas através da aplicação de resina Tanglefoot® (The Tanglefoot Company Rapids, Michigan) ao redor do caule, impedindo a acessibilidade de insetos provenientes do solo. Além disso, as plantas tiveram suas conexões com gramíneas e outros vegetais no entorno removidas, juntamente com quaisquer insetos presentes. Para isolar os ramos de herbívoros voadores, sacos de filó (que permitem a passagem de luz solar) foram colocados em todos os ramos das plantas. Portanto, um total de 30 plantas de cada espécie foi marcado nessa etapa: 15 para o grupo controle e 15 para o grupo isolamento, totalizando 60 plantas. No grupo isolamento, o número de folhas e a altura de cada planta também foram contabilizados, em dezembro de 2020

Após 5 meses, em maio de 2021, o número de folhas e a altura de cada planta foram novamente contabilizados nos dois grupos, além de uma contagem das folhas jovens. A diferença entre o número de folhas em maio e dezembro (número de folhas em maio menos o número em dezembro) foi calculada para determinar a produção líquida de folhas durante esse período. O mesmo procedimento foi aplicado para a altura das plantas (altura em maio menos a altura em dezembro) para obter a taxa de crescimento. Durante o período de floração, o número de botões, flores e frutos de cada espécie foi registrado semanalmente nos dois grupos (controle e isolamento). Todas essas variáveis foram comparadas entre os grupos controle e isolamento.

2.2.4 Análises estatísticas

Para a produção total de folhas e para a taxa de crescimento, em *B. intermedia*, foi utilizado o teste T de Welch (ver apêndices A e B, no final da tese, para mais informações), porque os dados não desviam muito da distribuição normal, com variâncias um pouco diferentes. Em relação à produção de folhas jovens na espécie, o teste de Poisson mostrou superdispersão (deviance residual: 239.05 em 28 graus de liberdade), portanto, o teste usado foi o quasipoisson (apêndice C). Em *P. tomentosa*, a produção total de folhas foi analisada utilizando-se um teste T de Welch (apêndice D), com dados que se aproximam da distribuição normal, com variâncias levemente heterogêneas, e a taxa de crescimento foi analisada pelo teste T (apêndice E), sem grandes desvios da distribuição normal e variâncias homogêneas, e para a produção de folhas jovens nessa espécie foi utilizado o teste binomial negativo (apêndice F), após testar a inflação de zeros (DHARMA zero-inflation test, ratioObsSim = 1.0709, p-value = 0.824) e o ajuste do modelo não ter mostrado nenhum problema significativo com o pacote DHARMA. Durante o período de florada, a produção de botões foi analisada com um teste binomial negativo, após testar a inflação de zeros (DHARMA zero-inflation test, ratioObsSim = 1.0309, p-value = 0.928) e o ajuste do modelo não ter mostrado nenhum problema significativo com o pacote DHARMA, e a produção de flores com o teste binomial negativo inflacionado de zeros (apêndice G), após testar pelo pacote DHARMA que havia muitos zeros na variável (DHARMA zero-inflation test, ratioObsSim = 1.6, p-value < 2.2e-16). Não foi possível analisar a frutificação de *P. tomentosa*, porque a quantidade de zeros foi muito alta e as plantas tiveram uma frutificação extremamente baixa no ano deste estudo. Em relação às variáveis reprodutivas de *B. intermedia*, para controle e isolamento, não foi possível coletar os dados de florada dessa espécie, porque houve um incêndio na reserva em setembro de 2021, época em que se iniciaria a florada de *B. intermedia*. Todos os testes estatísticos foram analisados no programa R (versão 4.2.2, <https://www.r-project.org>). Em todos os testes inflacionados por zero, os pacotes utilizados foram "car", "pscl", "MASS" e "boot". Todos os gráficos foram feitos utilizando o GraphPad (versão 9.5.1).

2.3 Resultados

Em relação à *B. intermedia*, na comparação da produção líquida de folhas, não houve diferença significativa ($t = -1.5082$, $gl = 19.775$, $p = 0.1473$) entre os grupos controle e isolamento, sendo que isolamento perdeu um pouco menos de folhas (Figura 2a). Para a taxa de crescimento, na

mesma espécie, também não houve diferença significativa ($t = 1.74$, g.l. = 18.4, $p = 0.099$) nessa variável entre as plantas dos dois grupos (Figura 2b). E, em relação à produção de folhas jovens da espécie, houve diferença significativa nessa variável entre os grupos analisados ($t = 3.579$, $p = 0.001284$), sendo a média de isolamento (19.73) significativamente maior do que controle (4.53), representado na figura 2c.

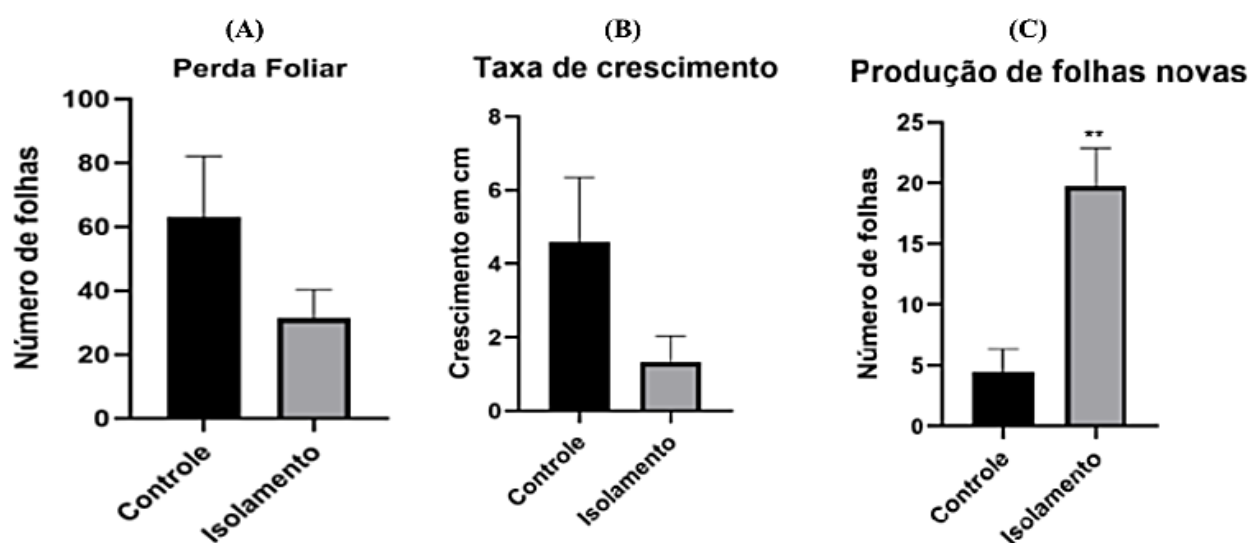


Figura 2 - (A) Perda foliar, de dezembro de 2020 a maio de 2021, em *Byrsonima intermedia*, em função da ocorrência ou não da ação de insetos herbívoros foliares no cerrado. (B) Taxa de crescimento, de dezembro de 2020 a maio de 2021, em *Byrsonima intermedia*, em função da ocorrência ou não da ação de insetos herbívoros foliares no cerrado. (C) Número de folhas jovens, em maio de 2021, em *Byrsonima intermedia*, em função da ocorrência ou não da ação de insetos herbívoros foliares no cerrado. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU). As barras representam as médias \pm o erro padrão.

Em relação à *P. tomentosa*, para a comparação da produção líquida de folhas, não houve diferença significativa nessa variável entre as plantas dos grupos controle e isolamento ($t = -0.26348$, gl = 23.149, $p = 0.7945$). Isolamento perdeu um pouco menos de folhas (5.07 contra 6.27), mas não significativo (Figura 3a). Para a comparação da taxa de crescimento na mesma espécie, também não houve diferença significativa (Figura 3b) entre as plantas dos dois grupos ($t = 1.94$, g.l. = 28, $p = 0.063$). E em relação à produção de folhas jovens na espécie, também não houve diferença significativa entre as plantas dos grupos analisados ($z = 1.267$, $p = 0.205$), como representado na figura 3c.

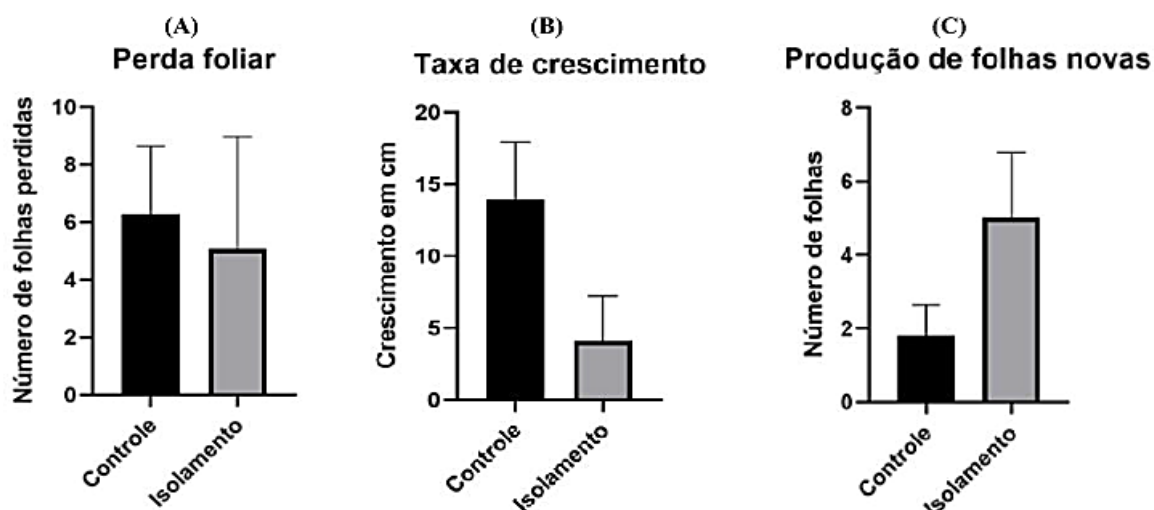


Figura 3 - (A) Perda foliar, de dezembro a maio de 2021, em *Peixotoa tomentosa*, em função da ocorrência ou não da ação de insetos herbívoros foliares no cerrado. (B) Taxa de crescimento, de dezembro de 2020 a maio de 2021, em *Peixotoa tomentosa*, em função da ocorrência ou não da ação de insetos herbívoros foliares no cerrado. (C) Número de folhas jovens, em maio de 2021, em *Peixotoa tomentosa*, em função da ocorrência ou não da ação de insetos herbívoros foliares no cerrado. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU). As barras representam as médias \pm o erro padrão.

Em relação à produção de botões de *P. tomentosa*, houve uma diferença marginalmente significativa entre as plantas dos grupos controle e isolamento ($z = 1.763$, $p = 0.078$), com as plantas do grupo isolamento produzindo mais botões, mas não significativo, como representado na figura 4a. E para a produção de flores na mesma espécie, não há diferença significativa entre os dois grupos ($z = 0.138$, $p = 0.890$), como representado na figura 4b. O percentual de botões que floresceram em controle foi de 0% e em isolamento foi de 63,94%.

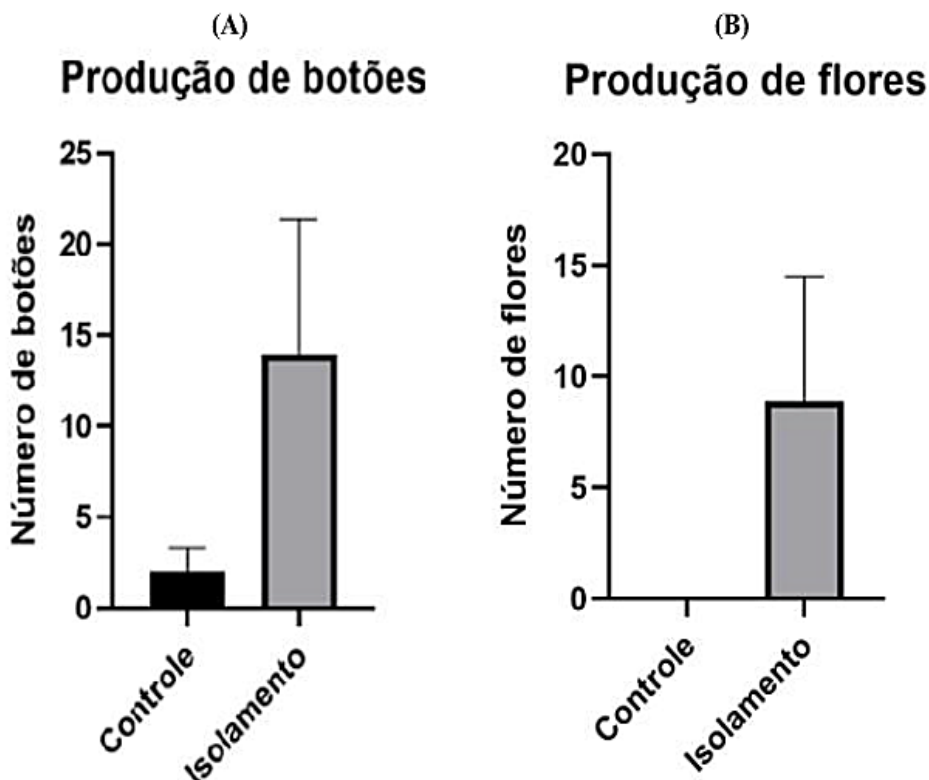


Figura 4 - (A) Número de botões, de abril a junho de 2021, em *Peixotoa tomentosa*, em função da ocorrência ou não da ação de insetos herbívoros foliares no cerrado. (B) Número de flores, de abril a junho de 2021, em *Peixotoa tomentosa*, em função da ocorrência ou não da ação de insetos herbívoros foliares no cerrado. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU). As barras representam as médias \pm o erro padrão.

2.4 Discussão

A primeira hipótese do estudo (de que haveria impacto significativo da herbivoria nas estruturas vegetativas das plantas) foi parcialmente corroborada. Nem para *Byrsonima intermedia* e nem para *Peixotoa tomentosa* houve diferença significativa na produção líquida de folhas entre os grupos do estudo, o que significa que a herbivoria foliar em ambas as espécies não afeta de maneira muito impactante a quantidade de folhas que a planta possui. *P. tomentosa* também não apresentou diferença significativa na produção de folhas jovens entre os dois grupos estudados. Porém, o mesmo não pode ser dito para a produção de folhas jovens de *B. intermedia*, que foi impactada significativamente entre os grupos controle e isolamento, sendo que isolamento produziu mais folhas jovens do que controle. Isso significa que, nessa espécie, apesar do número total de folhas não variar muito ao longo do tempo em relação à herbivoria, o mesmo não se aplica para a idade das folhas, pois a herbivoria impacta negativamente no número de folhas jovens nessa espécie. Em relação à diferença de altura entre os meses mencionados, nenhuma das espécies apresentou

diferença significativa nessa variável, o que sugere que a herbivoria não afeta de forma muito impactante a taxa de crescimento de nenhuma das duas espécies.

Em relação ao impacto reprodutivo de *P. tomentosa*, houve uma diferença marginalmente significativa na produção de botões, mas não houve diferença significativa na produção de flores, entre os grupos controle e isolamento, o que sugere que a herbivoria não impacta de maneira significativa a produção de estruturas reprodutivas nessa espécie, mesmo tendo impactado a parte vegetativa. Portanto, a segunda hipótese de estudo (que a herbivoria teria impacto significativo nas estruturas reprodutivas das espécies) não foi corroborada. Apesar disso, o percentual de botões que floresceram foi diferente entre os grupos, sendo de 0% em controle e de quase 64% em isolamento, o que sugere um possível impacto na parte reprodutiva em *P. tomentosa*.

Del-Claro (1998) evidenciou que o efeito benéfico da relação de mutualismo protetivo entre formigas e *Peixotoa tomentosa* é sujeito a variações tanto temporalmente quanto espacialmente. O estudo revelou que durante certos períodos do ano, nos quais o principal herbívoro floral da planta, o tisanóptero *Heterothripes peixotoa*, é menos abundante, o benefício mútuo proporcionado pelas formigas é consideravelmente reduzido. Em contrapartida, nas épocas em que a abundância do herbívoro é mais elevada, a presença das formigas acarreta um benefício amplificado (Del-Claro, 1998). Plantas com maior abundância de formigas também tiveram redução na florivoria de forma significativa. Porém, no estudo, a associação biótica com formigas não teve efeito na frutificação. Isso evidencia que o impacto dos herbívoros sobre as plantas é afetado pela abundância de formigas, o que pode explicar porque, no presente estudo, *B. intermedia* foi a única espécie a apresentar uma variável significativa (produção de folhas jovens), sendo que *P. tomentosa* não apresentou nenhuma variável significativa. Outro estudo que também ajuda a explicar essa diferença de impacto entre as plantas do atual trabalho é Pereira *et al.* (2020), que demonstraram que plantas de cerrado com nectários extraflorais apresentam níveis de herbivoria mais baixos do que plantas sem os nectários extraflorais, mesmo quando essas plantas tinham mais defesas físicas do que as plantas com NEFs, o que indica que a defesa biótica oferecida, principalmente pelas formigas, é mais efetiva do que as defesas físicas, como tricomas e dureza foliar, para as espécies do estudo. Os autores utilizaram várias plantas com NEFs comuns em cerrado, incluindo *Peixotoa tomentosa*, e várias plantas sem NEFs, incluindo *Byrsonima intermedia*, indicando que as formigas mais presentes em *P. tomentosa*, devido aos NEFs, devem criar um mecanismo protetivo contra herbivoria melhor do que outras defesas apresentadas por *B. intermedia*. Por ser mais afetada pela herbivoria do que *P. tomentosa*, *B. intermedia* pode ter mais efeitos de impacto vegetativo em relação à outra espécie.

Ainda considerando o impacto reprodutivo da herbivoria, Monique *et al.* (2022), por exemplo, analisaram a diferença de produção de botões florais e frutos entre plantas com e sem formigas (tratamento de exclusão de formigas), incluindo *P. tomentosa*. Eles concluíram que, no grupo controle (com formigas), a frutificação de *P. tomentosa* era significativamente maior do que no grupo de exclusão de formigas, o que indica que a presença de formigas e, portanto, a redução subsequente dos níveis de herbivoria, pode afetar de forma muito positiva a frutificação das plantas da espécie. Não foi possível confirmar isso com o presente estudo, porque a geada que ocorreu na reserva ecológica impediu a frutificação de *P. tomentosa*.

O clima desempenha um papel crucial na reprodução das espécies de cerrado. Um recente e extenso estudo realizado ao longo de aproximadamente 10 anos na região do cerrado investigou o impacto das condições climáticas na fenologia e nas taxas de herbivoria das plantas. Vilela *et al.* (2017) conduziram essa pesquisa e constataram que *P. tomentosa*, devido à sua capacidade significativa de frutificação por autopolinização espontânea (atingindo até 43% nessa espécie) e à sincronização de sua floração com outras espécies, como a *Banisteriopsis leavifolia*, apresentou uma taxa de herbivoria menor em comparação com as demais espécies estudadas. Esses resultados sugerem que a capacidade da espécie de realizar autopolinização espontânea, combinada com a coincidência da floração com outras espécies, pode atuar de forma favorável na redução dos efeitos da herbivoria. Além disso, os pesquisadores utilizaram um modelo matemático para confirmar que as mudanças climáticas têm a capacidade de alterar o período de floração de diversas espécies vegetais do cerrado. Essa mudança na fenologia pode impactar a sobreposição de períodos de floração entre as espécies, afetando, assim, os níveis de herbivoria, polinização e frutificação. Esses achados destacam a importância da pesquisa de modelos climáticos em conjunto com estudos ecológicos para compreender as interações complexas que ocorrem em ecossistemas como o cerrado.

O impacto da herbivoria nas estruturas vegetativas das plantas também é um fator que deve ser levado em consideração. Koptur, Primoli e Pimenta (2023) demonstraram que, em *Senna sp.*, a herbivoria intensa faz com que as plantas tenham menor altura (3 de 5 espécies estudadas), menos folhas (2 de 5 espécies estudadas) e, em menor grau, menos NEFs (1 de 5 espécies estudadas), o que demonstra que a herbivoria pode afetar as espécies de maneira diferente, mesmo quando pertencem ao mesmo gênero, com algumas espécies sendo mais afetadas e outras pouco afetadas pela herbivoria. Nas espécies do presente estudo, a taxa de crescimento e o número de folhas não foi afetado, o que reforça a variação que pode haver de impacto dos herbívoros no desenvolvimento entre as espécies vegetais.

Pessoa-Queiroz, Morais e Diniz (2008) demonstram que, em *Byrsonima pachyphylla*, a abundância de lagartas (principal herbívoro dessa espécie) tem uma correlação positiva com a disponibilidade de folhas maduras (seu principal recurso alimentar), que, apesar de possuir taxas menores de proteína bruta e nitrogênio, essa diferença é pequena na época de abundância da lagarta. Já em *Byrsonima intermedia*, Ibarra-Isassi e Oliveira (2017) conseguiram demonstrar que membracídeos produtores de “honeydew”, uma secreção açucarada, podem impactar a polinização e consequente frutificação das plantas da espécie ao atrair formigas com essa substância. Já está bem documentado que a presença de formigas em plantas com NEFs de cerrado pode estar associada a um efeito negativo da interação com uma possível redução na polinização e frutificação pela presença da formiga afugentar polinizadores (BARÔNIO; DEL-CLARO, 2017; ASSUNÇÃO; TOREZAN-SILINGARDI; DEL-CLARO, 2014; NOGUEIRA *et al.*, 2021). Isso faz esses membracídeos terem um efeito indireto na capacidade reprodutiva de *B. Intermedia*, porque os autores não constataram efeitos diretos do dano de herbivoria causado por esses insetos às plantas. Nas plantas do presente estudo, não foi constatada a presença desses membracídeos em nenhum local dos indivíduos e também não foi percebida uma quantidade significativa de formigas nessa espécie, sendo que *P. tomentosa* teve uma maior abundância de formigas forrageando as plantas em relação à *B intermedia* (observação pessoal).

Além disso, *B. intermedia* também pode ser afetada por abrigos feitos por engenheiros do ecossistema. Velasque e Del-Claro (2016) mostraram que larvas da lagarta *Cerconota achatina* (principal herbívoro de *B. Intermedia*), agem como engenheiros do ecossistema em *B. intermedia*, construindo abrigos na planta para se proteger das altas temperaturas e maior intensidade de insolação nas horas mais quentes do dia e do ataque de predadores. Esses abrigos servem de proteção também para mais de 153 espécies de artrópodes, incluindo aranhas, formigas e gafanhotos. Ou seja, além de *B. intermedia* ser mais suscetível à herbivoria em relação a *P. tomentosa* por não possuir as defesas bióticas, ainda pode ter uma quantidade significativa de herbívoros vivendo nesses abrigos e escapando de predadores, o que pode aumentar os níveis de herbivoria e o impacto no desenvolvimento da planta, novamente explicando a diferença de impacto dos herbívoros entre *P. tomentosa* e *B. intermedia* no presente estudo. Porém, apesar disso, algumas plantas sem NEFs podem se beneficiar por estar próximas de plantas com NEFs, recebendo as formigas destas, mas esse assunto será tratado com mais detalhes no capítulo 2.

Além do impacto da herbivoria nas estruturas vegetativas e reprodutivas (como no presente estudo, com impacto em folhas jovens de *B. intermedia*), os efeitos podem ir além, inclusive afetando a taxa fotossintética. Em alguns casos, o impacto da herbivoria no desenvolvimento

vegetativo e reprodutivo das plantas pode ser bastante elevado, como em *Hydrilla verticillata*, em que plantas com níveis intermediários ou altos de herbivoria têm uma redução significativa na produção de biomassa e produzem menos de 15% de flores pistiladas. Sob alta herbivoria, elas produzem menos tubérculos e com uma herbivoria de 10 a 30%, há uma redução de 30 a 40% da taxa máxima fotossintética saturada de luz e, finalmente, com uma herbivoria foliar de 70 a 90%, há uma redução de 60% na taxa de fotossíntese (DOYLE *et al.*, 2002). Além disso, a competição com *Vallisneria americana* impacta mais ainda plantas de *Hydrilla verticillata*, com as plantas desenvolvendo menos biomassa total, menos caules basais e menos tubérculos (DOYLE *et al.*, 2007), demonstrando novamente que muitas espécies vegetais podem ser impactadas pela herbivoria, em diferentes aspectos do desenvolvimento vegetal.

Além dos herbívoros foliares, os galhadores também podem afetar o desenvolvimento vegetal. No presente estudo, nenhuma das duas espécies vegetais foi afetada por galhadores, que, por outro lado, afetaram *Nicotiana attenuata*, no trabalho de Kafle e Wurst (2018). Os autores demonstraram que tanto a herbivoria acima do solo (pela lagarta *Manduca sexta*) quanto a herbivoria abaixo do solo (pelo nematoide galhador subterrâneo *Meloidogyne incognita*) impactam negativamente a planta, tanto em características vegetativas, como a biomassa, conteúdo de nutrientes e metabólitos secundários, quanto em características reprodutivas, como a produção e qualidade das sementes. Além disso, a herbivoria da lagarta tem um efeito facilitador no nematoide galhador subterrâneo (MACHADO *et al.*, 2018). A herbivoria também teve um efeito transgeracional nos descendentes, aumentando sua resistência aos herbívoros e aumentando sua biomassa radicular (no caso dos danos causados às raízes da geração parental). Além disso, plantas que são mais herbivoradas produzem descendentes que emergem mais cedo, florescem antes e produzem mais flores e sementes em relação aos descendentes de plantas que sofreram pouca herbivoria (NIHRANZ *et al.*, 2020). Quando *Manduca sexta* danifica as plantas de *Nicotiana attenuata*, também há uma redução na concentração de açúcares nas folhas (MACHADO; BALDWIN; ERB; 2017).

Ao contrário do presente estudo, Mothershead e Marquis (2000), demonstraram que, em *Oenothera macrocarpa*, a herbivoria não impacta de forma negativa somente o desenvolvimento vegetativo, mas também o desenvolvimento reprodutivo. Plantas com dano foliar induzido artificialmente produzem menos flores, que apresentam diâmetro da corola e comprimento do tubo floral menores. Nessas plantas, a frutificação e a produção de sementes também são significativamente menores. Além disso, as flores alteradas pela florivoria se tornam menos atrativas para os polinizadores e fazem a frutificação cair mais ainda nas plantas em que o diâmetro

da corola e comprimento do tubo floral estão reduzidos.

Em *Cucurbita moschata*, também há um efeito negativo da herbivoria na reprodução da planta. Quando as plantas da espécie são atacadas por *Acalymma vittatum*, há redução a produção de flores estaminadas, o número de frutos e o peso das sementes, porém, a herbivoria radicular tem um impacto mínimo nessa espécie e a herbivoria como um todo não afeta a visita dos polinizadores, nem as características florais (HLADUN; ADLER, 2009).

Ainda tratando de impacto reprodutivo por herbivoria, em *Quercus alba*, a herbivoria foliar também afeta negativamente a frutificação das plantas (com alta taxa de aborto de frutos em alta herbivoria), porém o impacto nos frutos varia de acordo com a altura dos galhos no dossel, com os frutos de ramos superiores da copa tendo maior taxa de aborto em relação a ramos mais baixos, embora não haja diferença significativa nas taxas de herbivoria entre os ramos superiores e inferiores, o que pode indicar um efeito da maior insolação nesse micro-habitat (HOCHWENDER; SORK; MARQUIS, 2003).

Já Spotswood, Bradley e Knops (2002) encontraram um efeito maior da herbivoria de meristemas do que das folhas em *Rosa arkansana* e *Phlox pilosa* causada por veados. Além disso, eles não encontraram impacto no número de flores devido à desfolha, mas perceberam um impacto da herbivoria foliar na massa das sementes. Já a remoção do meristema afetou o número de flores em *Phlox* e o número de flores e massa das sementes em *Rosa*. Em *Cardamine cordifolia*, por exemplo, a exclusão de herbivoria foliar aumenta significativamente a área das folhas, a altura das plantas e a produção de frutos, além da produção de folhas jovens e sobrevivência das folhas maduras (LOUDA, 1984).

Apesar dos inúmeros efeitos negativos da herbivoria descritos na literatura, existem casos em que a herbivoria pode ter efeitos benéficos para a planta hospedeira, pelo menos indiretamente, como em *Oenothera biennis*, que, ao ter suas folhas atacadas pelo folívoro *Popillia japonica*, produz ácido jasmônico e compostos fenólicos nas estruturas reprodutivas, que reduz em 77% o consumo de sementes das plantas por lepidópteros. A indução de compostos tóxicos nas partes reprodutivas devido à herbivoria foliar pode ser uma característica adaptativa (MCART *et al.*, 2013). Isso pode ajudar a explicar por que a herbivoria não teve impacto na produção de botões e flores de *P. tomentosa* no presente estudo. A herbivoria pode ter feito as plantas aumentarem as defesas induzidas nas estruturas reprodutivas, diminuindo a taxa de ataques de florívoros, ou produzindo mais néctar nos NEFs para atrair mais formigas mutualísticas.

2.5 Conclusões

Dessa forma, a herbivoria tem um impacto negativo no desenvolvimento vegetativo, para *B. intermedia*, pelo menos na produção de folhas jovens, o que não ocorreu em *P. tomentosa*, que além de não ter sido afetada na parte vegetativa, também não foi na parte reprodutiva, indicando que a herbivoria não tem um grande impacto reprodutivo nas plantas dessa espécie. Apesar disso, houve uma diferença marginalmente significativa na produção de botões em *P. tomentosa* entre os grupos controle e isolamento e o percentual de botões que florescem também é diferente entre os grupos, o que pode sugerir um possível impacto reprodutivo nessa espécie. Em *B. intermedia*, o incêndio que ocorreu na reserva não permitiu fazer a análise da parte reprodutiva da planta. Esses resultados condizem com a maioria dos estudos que demonstram um impacto de herbivoria mais na parte vegetativa do que na parte reprodutiva das plantas, indicando que pode estar ocorrendo um trade-off para alocar mais energia para as partes reprodutivas quando há ataque dos herbívoros. Mas, apesar disso, neste estudo, as plantas se mostraram bastante resistentes à herbivoria, com apenas uma variável impactada significativamente, o que demonstra que espécies de cerrado são bastante resilientes.

Referências

- AGRAWAL, A. A.; KARBAN, R. K. Why Induced Defenses May Be Favored Over Constitutive Strategies in Plants. **The Ecology and Evolution of Inducible Defenses**. [S.l.]: Princeton University Press. p. 45–61, 1999.
- ARIMURA, G.; KOST, C.; BOLAND, W. Herbivore-induced, indirect plant defences. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular and Cell Biology of Lipids**, v. 1734, n. 2, p. 91–111, 2005.
- ASSUNÇÃO, M. A.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO, K. Do ant visitors to extrafloral nectaries of plants repel pollinators and cause an indirect cost of mutualism? **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 209, n. 5–6, p. 244–249, 2014.
- BARÔNIO, G. J.; DEL-CLARO, K. Increase in ant density promotes dual effects on bee behaviour and plant reproductive performance. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 12, n. 2, p. 201–213, 2017.
- BÄCHTOLD, A.; ALVES-SILVA, E.; DEL-CLARO, K. Ant-related oviposition is not associated to low parasitism of the myrmecophilous butterfly *Allosmaitia strophius* in an extrafloral nectaried shrub. **Acta Oecologica**, v. 83, p. 15–21, 2017.
- BRYN, R.; SHEFFERSON, R. P.; JACQUEMYN, H. Impact of herbivory on flowering behaviour and life history trade-offs in a polycarpic herb: a 10-year experiment. **Oecologia**, v. 166, n. 2, p. 293–303, 2010.
- CALIXTO, E. S. *et al.* Optimal Defense Theory in an ant–plant mutualism: Extrafloral nectar as an induced defence is maximized in the most valuable plant structures. **Journal of Ecology**, v. 109, n. 1, p. 167–178, 2020.
- CIPOLLINI, D.; WALTERS, D.; VOELCKEL, C. Costs of Resistance in Plants: From Theory to Evidence. **Annual Plant Reviews online**. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd., p. 263–307, 2017.
- COLEY, P. D.; AIDE, T. M. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In: **Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. New York: John Wiley and Sons, 1991.
- COLEY, P. D.; BARONE, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, n. 1, p. 305–335, 1996.
- CUEVAS-REYES, P.; GILBERTI, L.; GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ, A.; *et al.* Patterns of herbivory and fluctuating asymmetry in *Solanum lycocarpum* St. Hill (Solanaceae) along an urban gradient in Brazil. **Ecological Indicators**, v. 24, p. 557–561, 2013.
- DAVIS, C. C.; ANDERSON, W. R. A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. **American Journal of Botany**, v. 97, n. 12, p. 2031–2048, 2010.
- DEL-CLARO, K. A importância do comportamento de formigas em interações: Formigas e tripses em *Peixotoa tomentosa* (Malpighiaceae), no cerrado. **Rev. Etol.** v. 1, p. 3-10, 1998.

DEL-CLARO, K.; ALVES-SILVA, E. Wasps are better plant-guards than ants in the extrafloral nectaried shrub *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae). **Sociobiology**, v. 63, n. 1, p. 705, 2016.

DEL-CLARO, K.; RICO-GRAY, V.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; *et al.* Loss and gains in ant–plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. **Insectes Sociaux**, v. 63, n. 2, p. 207–221, 2016.

DEL-CLARO, K.; MARQUIS, R. J. Ant Species Identity has a Greater Effect than Fire on the Outcome of an Ant Protection System in Brazilian Cerrado. **Biotropica**, v. 47, n. 4, p. 459–467, 2015.

DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. Insect-plant interactions: new pathways to a better comprehension of ecological communities in Neotropical savannas. **Neotropical Entomology**, v. 38, n. 2, p. 159–164, 2009.

DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. **Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva**. [s.l.]: Technical Books, 2012.

DOYLE, R. D.; GRODOWITZ, M.; SMART, M. R.; *et al.* Impact of herbivory by *Hydrellia pakistanae* (Diptera: Ephydriidae) on growth and photosynthetic potential of *Hydrilla verticillata*. **Biological Control**, v. 24, n. 3, p. 221–229, 2002.

DOYLE, R.; GRODOWITZ, M.; SMART, M.; *et al.* Separate and interactive effects of competition and herbivory on the growth, expansion, and tuber formation of *Hydrilla verticillata*. **Biological Control**, v. 41, n. 3, p. 327–338, 2007.

ELIAS, T. S. **Extrafloral nectaries: their structure and distribution**. In: BENTLEY, B.; ELIAS, T. S. (Eds.). *The Biology of Nectaries*. Columbia University Press, New York, p. 174–203, 1983.

FORNONI, J. Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory. **Functional Ecology**, v. 25, n. 2, p. 399–407, 2010.

FROST, C. J. *et al.* Plant Defense Priming against Herbivores: Getting Ready for a Different Battle. **Plant Physiology**, v. 146, n. 3, p. 818–824, 2008.

FÜRSTENBERG-HÄGG, J.; ZAGROBELNY, M.; BAK, S. Plant Defense against Insect Herbivores. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 14, n. 5, p. 10242–10297, 2013.

GONG, B.; ZHANG, G. Interactions between plants and herbivores: A review of plant defense. **Acta Ecologica Sinica**, v. 34, n. 6, p. 325–336, 2014.

HAAS, S. M.; LORTIE, C. J. A. A systematic review of the direct and indirect effects of herbivory on plant reproduction mediated by pollination. **PeerJ**, v. 8, p. e9049, 2020.

HLADUN, K. R.; ADLER, L. S. Influence of leaf herbivory, root herbivory, and pollination on plant performance in *Cucurbita moschata*. **Ecological Entomology**, v. 34, n. 1, p. 144–152, 2009.

HAMANN, E. *et al.* Climate change alters plant–herbivore interactions. **New Phytologist**, v. 229, n. 4, p. 1894–1910, 2020.

HEIL, M. Extrafloral Nectar at the Plant-Insect Interface: A Spotlight on Chemical Ecology, Phenotypic Plasticity, and Food Webs. **Annual Review of Entomology**, v. 60, n. 1, p. 213–232, 2015.

HEIL, M.; KOST, C. Priming of indirect defences. **Ecology Letters**, v. 9, n. 7, p. 813–817, 2006.

HOCHWENDER, C. G.; SORK, V. L.; MARQUIS, R. J. Fitness Consequences of Herbivory on *Quercus alba*. **The American Midland Naturalist**, v. 150, n. 2, p. 246–253, 2003.

IBARRA-ISASSI, J.; OLIVEIRA, P. S. Indirect effects of mutualism: ant–treehopper associations deter pollinators and reduce reproduction in a tropical shrub. **Oecologia**, v. 186, n. 3, p. 691–701, 2017.

JACOBSEN, D. J.; RAGUSO, R. A. Lingering Effects of Herbivory and Plant Defenses on Pollinators. **Current Biology**, v. 28, n. 19, p. R1164–R1169, 2018.

JAWORSKI, T.; HILSZCZAŃSKI, J. The effect of temperature and humidity changes on insects development their impact on forest ecosystems in the expected climate change. **Forest Research Papers**, v. 74, n. 4, p. 345–355, 2013.

KANT, M. R. *et al.* Mechanisms and ecological consequences of plant defence induction and suppression in herbivore communities. **Annals of Botany**, v. 115, n. 7, p. 1015–1051, 2015.

KAFLE, D.; WURST, S. Legacy effects of herbivory enhance performance and resistance of progeny plants. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 1, p. 58–68, 2018.

KARBAN, R.; MYERS, J. H. Induced Plant Responses to Herbivory. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 20, n. 1, p. 331–348, 1989.

KOPTUR, S.; PRIMOLI, A. S.; PIMIANTA, M. C. Defoliation in Perennial Plants: Predictable and Surprising Results in *Senna* spp. **Plants**, v. 12, n. 3, p. 587, 2023.

LEVIN, D. A. The Role of Trichomes in Plant Defense. **The Quarterly Review of Biology**, v. 48, n. 1, Part 1, p. 3–15, 1973.

LOUDA, S. M. Herbivore Effect on Stature, Fruiting, and Leaf Dynamics of a Native Crucifer. **Ecology**, v. 65, n. 5, p. 1379–1386, 1984.

MACHADO, R. A. R.; BALDWIN, I. T.; ERB, M. Herbivory-induced jasmonates constrain plant sugar accumulation and growth by antagonizing gibberellin signaling and not by promoting secondary metabolite production. **New Phytologist**, v. 215, n. 2, p. 803–812, 2017.

MACHADO, R. A. R.; ARCE, C. C. M.; MCCLURE, M. A.; *et al.* Aboveground herbivory induced jasmonates disproportionately reduce plant reproductive potential by facilitating root nematode infestation. **Plant, Cell & Environment**, v. 41, n. 4, p. 797–808, 2018.

MALDONADO-LÓPEZ, Y.; VACA-SÁNCHEZ, M. S.; CANCHÉ-DELGADO, A. *et al.* Leaf herbivory and fluctuating asymmetry as indicators of mangrove stress. **Wetlands Ecology and Management**, v. 27, n. 4, p. 571–580, 2019.

MARQUIS, R. J.; MOURA, R. **Escape as a Mechanism of Plant Resistance Against Herbivores**. IN: DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, M. (eds), *Plant animal-interactions*. p. 39-57, 2021.

MCART, S. H.; HALITSCHKE, R.; SALMINEN, J. *et al.* Leaf herbivory increases plant fitness via induced resistance to seed predators. **Ecology**, v. 94, n. 4, p. 966–975, 2013.

MONIQUE, K.; DE SOUZA, G. R.; CALIXTO, E. S. *et al.* Temporal variation in the effect

of ants on the fitness of myrmecophilic plants: seasonal effect surpasses periodic benefits. **The Science of Nature**, v. 109, n. 4, 2022.

MOTHERSHEAD, K.; MARQUIS, R. J. Fitness Impacts of Herbivory through Indirect Effects on Plant-Pollinator Interactions in *Oenothera macrocarpa*. **Ecology**, v. 81, n. 1, p. 30, 2000.

NAHAS, L.; GONZAGA, M. O.; DEL-CLARO, K. Emergent Impacts of Ant and Spider Interactions: Herbivory Reduction in a Tropical Savanna Tree. **Biotropica**, v. 44, n. 4, p. 498–505, 2012.

NIHRANZ, C. T.; WALKER, W. S.; BROWN, S. J. *et al.* Transgenerational impacts of herbivory and inbreeding on reproductive output in *Solanum carolinense*. **American Journal of Botany**, v. 107, n. 2, p. 286–297, 2020.

NOGUEIRA, R. R.; SANTOS, D. F. B.; CALIXTO, E. S. *et al.* Negative effects of ant-plant interaction on pollination: costs of a mutualism. **Sociobiology**, v. 68, n. 4, p. e7259, 2021.

OLIVEIRA, M.I.B.; POLIDO, C.A.; COSTA, L.C.; FAVA, W. Sistema reprodutivo e polinização de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*. vol. 5. p. 756-758, 2007.

PALEARI, L.; SANTOS, F. Papel do Indumento Piloso na proteção contra herbivoria em *Miconia albicans* (Melastomataceae). **Revista Brasileira de Biologia**. v. 58. 151-157, 1998.

PEREIRA, C. C.; BOAVENTURA, M. G.; DE CASTRO, G. C. *et al.* Are extrafloral nectaries efficient against herbivores? Herbivory and plant defenses in contrasting tropical species. **Journal of Plant Ecology**, v. 13, n. 4, p. 423–430, 2020.

PESSOA-QUEIROZ, R.; MORAIS, H. C. DE; DINIZ, I. R. Abundance and temporal distribution of *Gonioterma exquisita* Duckworth (Lepidoptera, Elachistidae, Stenomatinae) on *Byrsonima pachyphylla* Griseb. (Malpighiaceae) in the Brazilian Cerrado. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 52, n. 1, p. 62–67, 2008.

RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S. **The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions**. [s.l.]: University of Chicago Press, 2007.

RUTTAN, A.; LORTIE, C. J. A systematic review of the attractant-decoy and repellent-plant hypotheses: do plants with heterospecific neighbours escape herbivory? **Journal of Plant Ecology**, v. 8, n. 4, p. 337–346, 2014.

SAGERS, C. L.; COLEY, P. D. Benefits and Costs of Defense in a Neotropical Shrub. **Ecology**, v. 76, n. 6, p. 1835–1843, 1995.

SANTOS, J. V. C.; OLIVEIRA, M. F. V.; SANTOS FILHO, F. S. *et al.* The taxonomic value of leaf anatomy for species *Byrsonima*: a difficult genus of Malpighiaceae Juss. **Acta Botanica Brasilica**, v. 34, n. 3, p. 570–579, 2020.

SCHOWALTER, T D; HARGROVE, W. W.; CROSSLEY, D. A., Jr. Herbivory in Forested Ecosystems. **Annual Review of Entomology**, v. 31, n. 1, p. 177–196, 1986.

SPOTSWOOD, E.; BRADLEY, K. L.; KNOPS, J. M. H. Effects of herbivory on the reproductive effort of 4 prairie perennials. **BMC Ecology**, v. 2, n. 1, p. 1–8, 2002.

THOMPSON, J. N. **Relentless Evolution**. [S.l.]: University of Chicago Press, 2013.

VELASQUE, M.; DEL-CLARO, K. Host plant phenology may determine the abundance of

an ecosystem engineering herbivore in a tropical savanna. **Ecological Entomology**, v. 41, n. 4, p. 421–430, 2016.

VILELA, A. A.; DEL CLARO, V. T. S.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. *et al.* Climate changes affecting biotic interactions, phenology, and reproductive success in a savanna community over a 10-year period. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 12, n. 2, p. 215–227, 2017.

VILELA, A. A.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO, K. Conditional outcomes in ant–plant–herbivore interactions influenced by sequential flowering. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 209, n. 7, p. 359–366, 2014.

WOODMAN, R. L.; FERNANDES, G. W. Differential mechanical defense: herbivory, evapotranspiration and leaf-hairs. **Oikos**, v. 60, p. 11-19, 1991.

ZÜST, T.; AGRAWAL, A. A. Trade-Offs Between Plant Growth and Defense Against Insect Herbivory: An Emerging Mechanistic Synthesis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 68, n. 1, p. 513–534, 2017.

ZVEREVA, E. L.; LANTA, V.; KOZLOV, M. V. Effects of sap-feeding insect herbivores on growth and reproduction of woody plants: a meta-analysis of experimental studies. **Oecologia**, v. 163, n. 4, p. 949–960, 2010.

3 Capítulo 2 - Facilitação nas relações entre plantas com nectários extraflorais e suas plantas vizinhas no cerrado

Resumo

A herbivoria é uma das principais interações entre plantas e insetos e pode afetar negativamente o desenvolvimento de espécies vegetais. Algumas espécies desenvolveram defesas bióticas, associando-se com formigas protetoras, que atacam e predam possíveis herbívoros da planta. Essas espécies atraem as formigas mutualistas principalmente através dos nectários extraflorais (NEFs). Plantas que possuem essas estruturas atraem mais formigas e podem facilitar o estabelecimento de plantas vizinhas próximas ao compartilharem os serviços protetivos das formigas. Dessa forma, o presente estudo objetivou investigar se a Malpighiaceae extranectarífera *Peixotoa tomentosa* pode beneficiar plantas vizinhas sem NEFs ao compartilhar suas formigas. Para isso, foram marcadas duas plantas, uma com e outra sem NEFs, que estavam próximas a arbustos de *P. tomentosa* (Malpighiaceae com NEFs) e *B. intermedia* (Malpighiaceae sem NEFs). Portanto, cada planta principal do trabalho (*P. tomentosa* e *B. intermedia*) tinha uma planta com e outra sem NEFs marcadas próximas a elas. Foi medida a distância entre essas plantas vizinhas e as plantas principais. Essas distâncias foram relacionadas com herbivoria foliar natural, produção líquida de folhas, taxa de crescimento das plantas, produção de folhas jovens, produção de botões, de flores, de frutos. Os resultados mostraram que as plantas sem NEFs, *B. intermedia*, se beneficiaram das vizinhas portadoras de NEFs, porque produziram mais folhas jovens quando estavam próximas dessas plantas. Já *P. tomentosa*, foi prejudicada quando estava próxima a uma planta que não possuía NEFs, porque, nessa situação, a planta produziu menos botões ao longo da florada, menos folhas no total e foi impactada de maneira marginalmente significativa ao produzir menos folhas jovens. Este estudo pioneiro na savana brasileira demonstra a importância que estudos de facilitação ecológica têm no entendimento da estrutura das comunidades vegetais. Pode ainda auxiliar o planejamento de programas de manejo e conservação de áreas degradadas, ao mostrar como a escolha dos vizinhos corretos pelos gestores ambientais pode influenciar o sucesso reprodutivo de espécies vegetais.

Palavras-chave: herbivoria, impacto vegetativo, impacto reprodutivo, *Byrsonima intermedia*, *Peixotoa tomentosa*.

Abstract

Herbivory is one of the main interactions between plants and insects and can negatively affect the development of plant species. Some species have developed biotic defenses by forming associations with protective ants, which attack and prey on potential plant herbivores. These species attract mutualist ants mainly through extrafloral nectaries (EFNs). Plants that have these structures attract more ants and can facilitate the establishment of nearby neighboring plants by sharing the ants' protective services. Therefore, the present study aimed to investigate whether the extranectariferous Malpighiaceae *Peixotoa tomentosa* can benefit neighboring plants without EFNs by sharing its ants. For this, two plants were marked, one with and one without EFNs, which were close to bushes of *P. tomentosa* (Malpighiaceae with EFNs) and *B. intermedia* (Malpighiaceae without EFNs). Therefore, each main plant in the study (*P. tomentosa* and *B. intermedia*) had a plant with and another without EFNs marked next to them. The distance between these neighboring plants and the main plants was measured. These distances were related to natural leaf herbivory, net leaf production, plant growth rate, production of young leaves, production of buds, flowers and fruits. The results showed that the plants without EFNs, *B. intermedia*, benefited from their neighbors carrying EFNs, because they produced more young leaves when they were close to these plants. *P. tomentosa*, on the other hand, was harmed when it was close to a plant that did not have EFNs, because, in this situation, the plant produced fewer buds throughout the flowering period, fewer leaves in total and was impacted in a marginally significant way by producing fewer young leaves. This pioneering study in the Brazilian savanna demonstrates the importance of ecological facilitation studies in understanding the structure of plant communities. It can also help plan management and conservation programs for degraded areas, by showing how the choice of the correct neighbors by environmental managers can influence the reproductive success of plant species.

Keywords: herbivory, vegetative impact, reproductive impact, *Byrsonima intermedia*, *Peixotoa tomentosa*.

3.1 Introdução

Plantas interagem com animais de diversas formas, com resultados positivos e negativos, e interagem também entre si. As interações planta-planta são diversas, por exemplo, podem ser de facilitação, quando uma planta auxilia no desenvolvimento da outra (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003), ou de inibição, quando uma planta libera compostos no solo que dificultam o crescimento e o desenvolvimento de outras espécies vegetais (alelopatia) (CIPOLLINI; RIGSBY; BARTO, 2012).

A facilitação ecológica não é um conceito fácil de definir. Bruno, Stachowicz e Bertness (2003), por exemplo, definem facilitação ecológica como uma interação entre organismos em que pelo menos um dos participantes é beneficiado, não podendo haver prejuízos para nenhum dos participantes. Porém, na revisão de Bronstein (2009), é incluído no conceito a possibilidade de a facilitação ser antagônica, podendo haver prejuízos para um dos indivíduos. Porém, o autor argumenta que as facilitações antagônicas não são evolutivamente estáveis e, quando ocorrem, o indivíduo facilitador pode se adaptar para reduzir a facilitação ou os efeitos negativos dela, de forma que a facilitação pode deixar de existir ou se tornar uma facilitação comensal ou mutualística.

A facilitação ecológica pode reduzir a intensidade da competição entre as espécies vegetais que ocupam um mesmo ambiente e diminuir a possibilidade de exclusão competitiva de algumas espécies (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003; BRONSTEIN, 2009). Além disso, a facilitação também pode auxiliar na coexistência de espécies invasoras e nativas, sem que necessariamente as nativas eliminem as invasoras ou que as invasoras substituam as nativas. Ainda, o fato de uma planta facilitar a existência de uma outra planta que compete pelos mesmos recursos que ela, também pode ser benéfico, porque as plantas concorrentes podem ajudar a reduzir a herbivoria geral do local, ao diluir a ação dos herbívoros pela alta abundância de espécies convivendo (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003; OTWAY; HECTOR; LAWTON, 2005). Porém, nem sempre o benefício de estar próximo de um vizinho favorável é devido à facilitação. Algumas plantas palatáveis podem se beneficiar ao estar próximas de plantas impalatáveis, que reduzirão o aparecimento de insetos herbívoros por não serem muito atrativas aos fitófagos e, ainda por cima, reduzem a visibilidade das plantas palatáveis (BUTTERFIELD; CALLAWAY, 2012; BARBOSA *et al.*, 2009; AGRAWAL; LAU; HAMBÄCK, 2006). Assim, a facilitação pode ter efeitos benéficos e prejudiciais no mesmo sistema, como, por exemplo, em plantas de deserto. Neste bioma, as plantas maiores (plantas enfermeiras) podem criar microhabitats de sombra no solo, que podem facilitar a germinação de herbáceas (ao reduzir a insolação e

aumentar a umidade), mas diminuir a taxa de crescimento posterior, pela redução da insolação (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003).

As interações bióticas tendem a mudar de competição para facilitação conforme as condições ambientais vão se tornando mais severas. Porém, em ambientes persistentemente estressantes, a competição também é forte e acaba equilibrando os efeitos positivos da facilitação (GARCÍA-CERVIGÓN *et al.*, 2013). Por exemplo, *Hormathophylla spinosa* (Brassicaceae) cresce e se desenvolve melhor quando está próxima de *Juniperus sabina* (um arbusto dominante da família Cupressaceae), em um ambiente costeiro, de maior estresse, mas seu desenvolvimento é melhor em áreas abertas quando ela está em um ambiente menos estressante, como um vale, o que novamente reforça que a facilitação pode ocorrer com mais frequência em ambientes estressantes (GARCÍA-CERVIGÓN *et al.*, 2013).

Em um estudo com duas espécies epífitas, *Asplenium antiquum* (Aspleniaceae) e *Haplopteris zosterifolia* (Pteridaceae), Jian *et al.* (2013) investigaram se havia algum efeito facilitador entre elas e perceberam que *A. antiquum* aumenta o comprimento relativo das folhas e área foliar específica de *H. zosterifolia* e ainda melhora sua taxa de crescimento, agindo como um facilitador dessa espécie. Isso provavelmente se dá ao fato de que *A. antiquum*, que pode armazenar grandes quantidades de água no substrato, melhora a disponibilidade de água para a outra planta, e pode também reduzir a evapotranspiração pelo sombreamento das folhas de *A. antiquum*.

Em outro estudo sobre a facilitação em espécies vegetais (PUGNAIRE; HAASE; PUIGDEFÁBREGAS, 1996), *Marrubium vulgare* (Lamiaceae) é facilitada por *Retama sphaerocarpa* (Fabaceae). *M. vulgare* vivendo sob *R. sphaerocarpa* apresentou maior área foliar específica, maior massa foliar, maior massa da parte aérea, maior área foliar, mais flores, maior concentração de nitrogênio no tecido foliar e mais nitrogênio por indivíduo do que plantas isoladas. Porém, arbustos de *R. sphaerocarpa* também se beneficiaram da interação, porque a biomassa total, o conteúdo total de nitrogênio de ramos de três anos de idade e o potencial hídrico da parte aérea ao meio-dia nesta espécie foram maiores, o que demonstra um benefício mútuo de facilitação, característico de um mutualismo.

A facilitação entre plantas também pode ocorrer na atração de polinizadores. Espécies vegetais que não possuem boas recompensas florais podem se beneficiar ao imitar as cores das flores de plantas que possuem mais recursos florais aos polinizadores, além de se beneficiarem também ao compartilhar localizações próximas às dessas plantas. Ghazoul (2006) demonstrou que *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae) teve sua visita de polinizadores aumentada quando floresceu com *Cirsium arvense* (Asteraceae), *Hypericum perforatum* (Hypericaceae) e *Solidago canadensis* (Asteraceae) do que quando floresceu isoladamente. E essa visita aumentada também

melhorou a produção de sementes na espécie.

Há também a facilitação indireta entre plantas, que ocorre quando há interação entre muitas espécies vegetais ao mesmo tempo e uma espécie (A) cria uma supressão competitiva sobre outra (B) e, assim, reduz o efeito competitivo dela (A) sobre uma terceira espécie (C), o que, indiretamente, cria uma facilitação nessa última espécie (BROOKER *et al.*, 2007). Este tipo de situação, sugere que a facilitação ecológica entre espécies vegetais também deveria ser levada em consideração em programas de manejo e restauração de habitats degradados. Os efeitos benéficos para o desenvolvimento e reprodução das plantas facilitadas poderia acelerar o processo de restauração vegetal (BROOKER *et al.*, 2007), diminuindo a competição com outras espécies, reduzindo as taxas de herbivoria e melhorando a frequência de visitas de polinizadores.

Valiente-Banuet *et al.* (2006) descobriram que plantas do período quaternário (mais seco) facilitaram a sobrevivência de plantas do período terciário (mais úmido), agindo como plantas enfermeiras, sem as quais as plantas do terciário muito provavelmente teriam se extinguido e a flora dessa região seria muito diferente sem essa interação, o que demonstra que os mecanismos de facilitação ecológica podem moldar a estrutura das comunidades vegetais pelo mundo e ajudar a preservar a biodiversidade global. Considerando que as interações facilitadoras entre espécies vegetais são mais comuns em ambientes estressantes, onde a seleção natural e os processos evolutivos são mais fortes, a evolução e grandes transições evolutivas podem ter se iniciado em ambientes onde a facilitação foi importante (KIKVIDZE; CALLAWAY, 2009). A facilitação e a associação entre as espécies podem criar uma seleção estabilizadora que leva a coevolução e, se considerarmos os efeitos a longo prazo da facilitação (e.g. VALIENTE-BANUET *et al.*, 2006), pode auxiliar na manutenção da diversidade de espécies e na resistência das plantas às mudanças climáticas e ao aquecimento global, o que pode ajudar a diminuir o impacto da degradação ambiental e das ações humanas no planeta (LORTIE, 2007).

As plantas podem apresentar vários tipos de defesas contra a ação de herbívoros, como defesas físicas (tricomos e cutícula espessa), químicas, como compostos tóxicos presentes nas folhas (alcaloides, fenóis e taninos) (COLEY; AIDE, 1991) e bióticas, como formigas (DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2012; RICO-GRAY; OLIVEIRA, 2007) e aranhas (NAHAS; GONZAGA; DEL-CLARO, 2012), que podem proteger as plantas contra a ação de herbívoros, ao atacar ou afugentar os insetos fitófagos e, em troca, se alimentar de nectários extraflorais (NEFs). Os NEFs atraem esses artrópodes através de um líquido açucarado e, com isso, oferecem uma proteção biótica contra investidas de herbívoros nas plantas.

Um tipo pouco estudado de facilitação ecológica entre plantas é o compartilhamento das defesas bióticas de uma planta com nectário extrafloral para uma planta sem essas estruturas

(JEZOREK; STILING; CARPENTER, 2011). Moura e Del-Claro (2022) demonstraram experimentalmente que plantas com nectários extraflorais (NEFs) podem compartilhar formigas com plantas sem NEFs, compartilhando a defesa biótica que poderia aumentar a sobrevivência e reprodução da planta sem NEFs, uma ação facilitadora envolvendo interações formigas-plantas e defesas bióticas.

Dessa forma, considerando que a facilitação ecológica é uma interação com menos atenção dos ecólogos do que outras interações, como a competição (BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003; CALLAWAY; PUGNAIRE, 2007; BUTTERFIELD; CALLAWAY, 2012; BROOKER *et al.*, 2007; KIKVIDZE; CALLAWAY, 2009; LORTIE, 2007; BRONSTEIN, 2009); que a facilitação por meio do compartilhamento de defesas bióticas foi ainda menos estudada (*e.g.* MOURA; DEL-CLARO, 2022; JEZOREK; STILING; CARPENTER, 2011); e considerando a importância que a facilitação pode ter na manutenção de nichos ecológicos ao longo do tempo e também na conservação de espécies (VALIENTE-BANUET; VERDÚ, 2007), o presente estudo investigou se o tipo de vizinho (com ou sem NEFs) pode impactar no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo das plantas do cerrado.

Os objetivos deste estudo foram:

1. Investigar se plantas de *Byrsonima intermedia* (A. Juss), que é uma Malpighiaceae sem NEFs, que estiverem próximas de uma planta com NEFs, podem melhorar seu desempenho vegetativo e reprodutivo.
2. Investigar se plantas de *Peixotoa tomentosa* (A. Juss), que é uma Malpighiaceae com NEFs, que estiverem mais próximas de uma planta sem NEFs, pode ter pior desempenho vegetativo e reprodutivo.

As hipóteses que permearam este estudo foram:

1. As plantas de *Peixotoa tomentosa* (com NEFs) que estiverem mais próximas de uma planta sem NEFs terão menor produção líquida de folhas, menor taxa de crescimento e menor produção de folhas jovens, em relação àquelas que estiverem mais distantes de plantas sem NEFs.
2. As plantas de *Peixotoa tomentosa* que estiverem mais próximas de uma planta sem NEFs terão menor produção de botões, de flores e de frutos, durante a florada, em relação àquelas que estiverem mais distantes de plantas sem NEFs.
3. As plantas de *Byrsonima intermedia* (sem NEFs) que estiverem mais próximas de uma planta com NEFs terão maior produção líquida de folhas, maior taxa de

crescimento e maior produção de folhas jovens, em relação àquelas que estiverem mais distantes de plantas com NEFs.

4. As plantas de *Byrsonima intermedia* que estiverem mais próximas de uma planta com NEFs terão maior produção de botões, de flores e de frutos, em relação àquelas que estiverem mais distantes de plantas com NEFs.

3.2 Metodologia

3.2.1 Plantas e local do estudo

As plantas que foram utilizadas no estudo foram *Peixotoa tomentosa* (com NEFs) e *Byrsonima intermedia* (sem NEFs), as quais já tiveram suas características detalhadas no capítulo 1. O local onde foi realizado o estudo é a reserva ecológica Clube Caça e Pesca Itororó, localizada na cidade de Uberlândia (MG), que também já foi descrita em detalhes no capítulo 1.

3.2.2 Experimento

Foram marcadas 15 plantas de *P. tomentosa* e 15 plantas de *B. intermedia*, distantes pelo menos dez metros uma da outra, utilizando-se plaquetas de alumínio numeradas, que, por motivos didáticos, serão chamadas aqui de plantas principais. Para cada uma dessas plantas principais, foram marcadas outras duas próximas a elas, uma com e outra sem nectários extraflorais, que, pelo mesmo motivo anterior, serão chamadas de plantas vizinhas, totalizando 30 plantas com NEFs e 30 sem NEFs dentre essas plantas vizinhas. Foi medida a distância de cada planta principal para suas duas vizinhas próximas, com ou sem NEFs, utilizando-se uma fita métrica. Essa distância foi relacionada às seguintes variáveis: herbivoria foliar natural, produção líquida de folhas, taxa de crescimento, produção de folhas jovens, produção de botões, de flores e de frutos. A herbivoria foliar natural foi medida tirando-se fotografias das folhas (5 folhas por planta), que foram analisadas pelo software Bioleaf quanto ao percentual de área danificada. Posteriormente, foi calculada a média de herbivoria entre as folhas analisadas para cada planta. Isso foi feito em maio de 2021, época em que a abundância de herbívoros atinge seu pico no cerrado e, posteriormente, começa a decair mais acentuadamente (CALIXTO *et al.*, 2020) e começam a reduzir com o início do inverno no hemisfério sul. Em relação à produção líquida de folhas, foram contabilizadas as folhas em dezembro de 2020 (auge do período chuvoso) e em maio de 2021 (início do período seco) e foi feita

a diferença do número de folhas entre essas duas épocas. Já para o crescimento, foram medidas as alturas das plantas, utilizando-se uma fita métrica, também em dezembro de 2020 e junho de 2021 e foi calculada a diferença de altura entre esses dois períodos. O número de folhas jovens foi contabilizado em maio de 2021, para cada uma das plantas. Os números de botões, flores e frutos foram contabilizados semanalmente ao longo do período de florada de cada uma das espécies.

3.2.3 Análises estatísticas

A herbivoria foliar natural em cada planta foi analisada com as distâncias para as plantas com e sem nectários, utilizando-se um teste de regressão linear múltipla. Todas as premissas (relação linear entre variável dependente e variáveis independentes, sem correlação entre as variáveis independentes, resíduos com distribuição aproximadamente normal, com variância constante e que não apresentam autocorrelação) foram testadas e atendidas para a utilização desse modelo (apêndices K e L). A produção líquida de folhas, em *B. intermedia*, também foi analisada utilizando o teste de regressão linear múltipla (apêndice H). Já para *P. tomentosa*, essa variável foi analisada utilizando-se um teste de quasipoisson, porque os dados apresentaram superdispersão. A taxa de crescimento de cada planta foi analisada utilizando-se também a regressão linear múltipla com as distâncias para as plantas com e sem nectário (apêndices I e J). A produção de folhas jovens para cada uma das duas espécies foi analisada utilizando-se um teste binomial negativo inflacionado de zeros, porque os dados apresentavam muitos zeros (DHARMA zero-inflation test, ratioObsSim = 2.1334, p-value < 2.2e-16, para *P. tomentosa* e DHARMA zero-inflation test, ratioObsSim = 8.6957, p-value < 2.2e-16, para *B. intermedia*) de acordo com o teste de inflação de zeros do pacote DHARMA. A produção de botões, de flores e de frutos não foi possível analisar, porque houve uma geada no local do estudo, que impediu a floração e a frutificação. Todos os testes estatísticos foram rodados no software R (versão 4.2.2). Em quase todos os testes, foram utilizados os pacotes "car", "zoo" e "lmtest".

3.3 Resultados

Para a produção líquida de folhas, em *P. tomentosa*, apenas a distância das plantas sem NEFs explica significativamente a produção de folhas nas plantas do estudo ($t = -2.237$, $p = 0.045$), sendo a distância das plantas com NEFs não significativa ($t = 0.072$, $p = 0.944$). Todas as plantas perderam folhas (produção líquida negativa). A relação é inversamente proporcional, ou seja,

quanto menor a distância das plantas sem NEFs, maior a perda foliar (Figura 1).

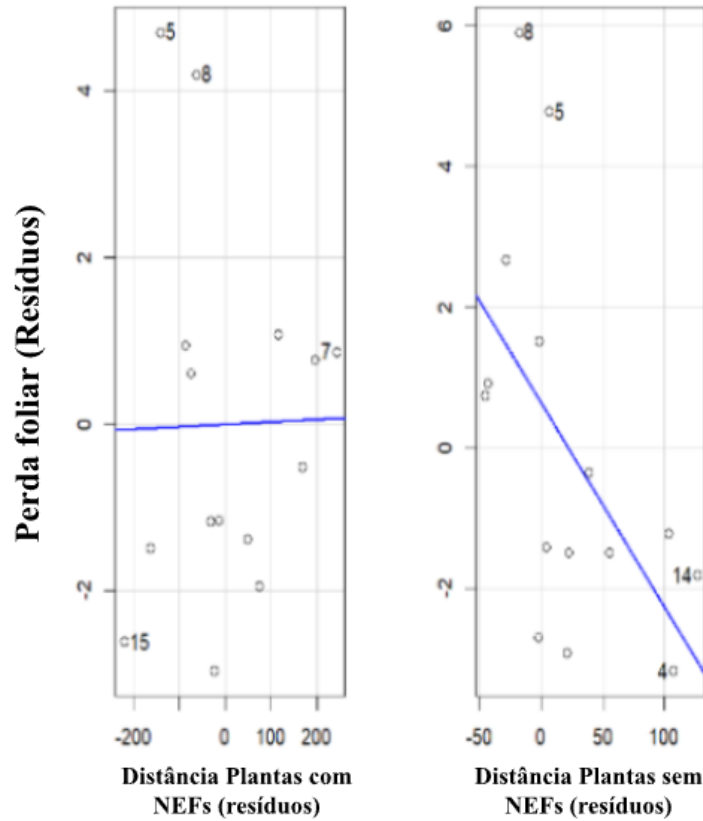


Figura 1 - Gráfico de regressão parcial, representando a relação da perda foliar (controlando a outra variável preditora) com as distâncias para as plantas com NEFs (controlando a outra distância) e sem NEFs (controlando a outra distância), em *P. tomentosa*. Perda foliar, no período de dezembro de 2020 a maio de 2021. Distância das plantas em cm. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU).

Para a taxa de crescimento de *Peixotoa tomentosa*, nem a distância de plantas com NEFs ($t = -1.232$ e $p = 0.2417$) e nem a distância de plantas sem NEFs ($t = -0.430$ e $p = 0.6751$) foram significativas ou explicam bem a taxa de crescimento nesta planta (Figura 2).

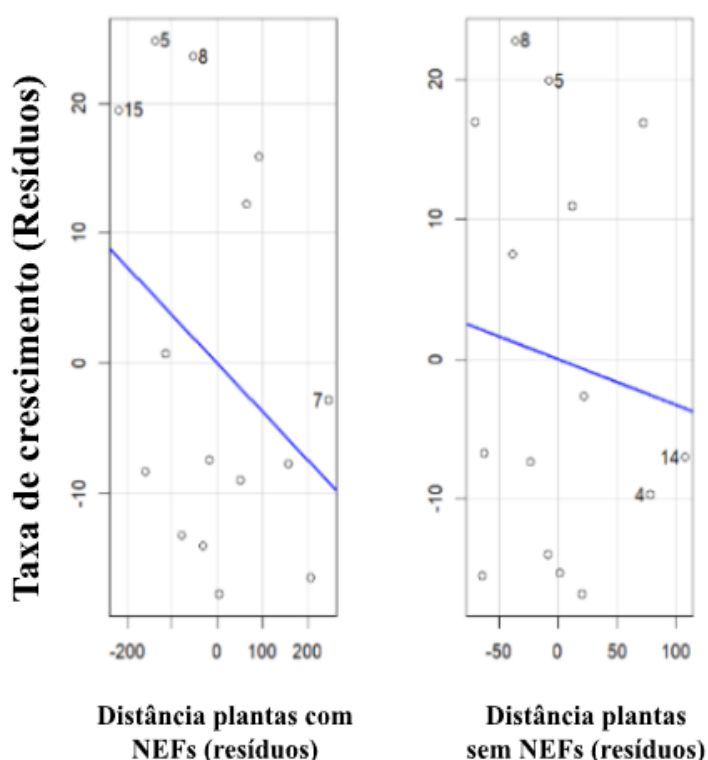


Figura 2 - Gráfico de regressão parcial, representando a relação da taxa de crescimento (controlando a outra variável preditora) com as distâncias para as plantas com NEFs (controlando a outra distância) e sem NEFs (controlando a outra distância), em *P. tomentosa*. Taxa de crescimento, no período de dezembro de 2020 a maio de 2021. Distância das plantas em cm. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU).

Para a produção de folhas jovens, em *P. tomentosa*, ambas as variáveis são marginalmente significativas e explicam um pouco a produção de folhas jovens nas plantas do estudo ($z = -1.705$, $p = 0.088167$, para a distância das plantas com NEFs e $z = 1.796$, $p = 0.072446$, para a distância das plantas sem NEFs). A distância das plantas com NEFs é inversamente proporcional, ou seja, quanto menor a distância das plantas do estudo, maior a produção de folhas jovens. Já a distância das plantas sem NEFs é diretamente proporcional, ou seja, quanto maior a distância delas, maior a produção de folhas jovens (Figura 3).

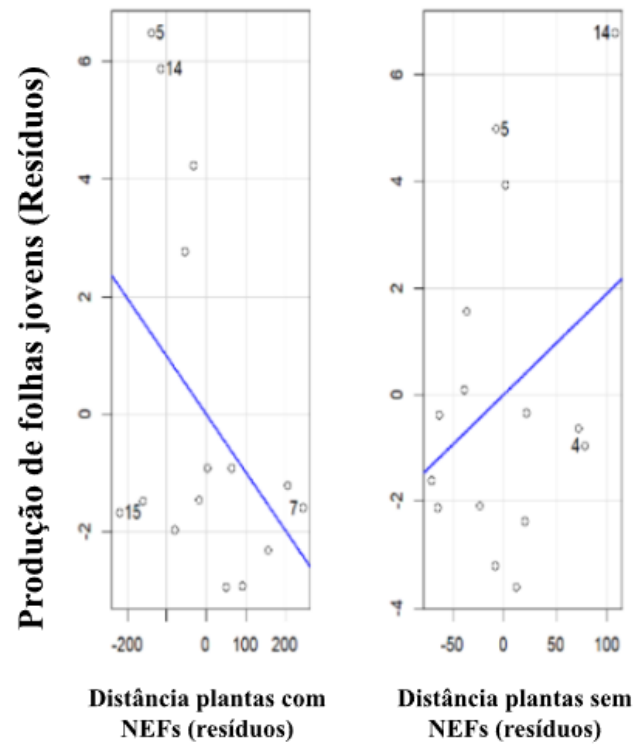


Figura 3 - Gráfico de regressão parcial, representando a relação da produção de folhas jovens (controlando a outra variável preditora) com as distâncias para as plantas com NEFs (controlando a outra distância) e sem NEFs (controlando a outra distância), em *P. tomentosa*. Número de folhas jovens, em maio de 2021. Distância das plantas em cm. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU).

Para a produção líquida de folhas, em *B. intermedia*, nem a distância das plantas com NEFs ($t = 0.220$ e $p = 0.82928$) e nem a distância das plantas sem NEFs ($t = 0.644$, $p = 0.53171$) explicam bem a produção de folhas nessa espécie (Figura 4).

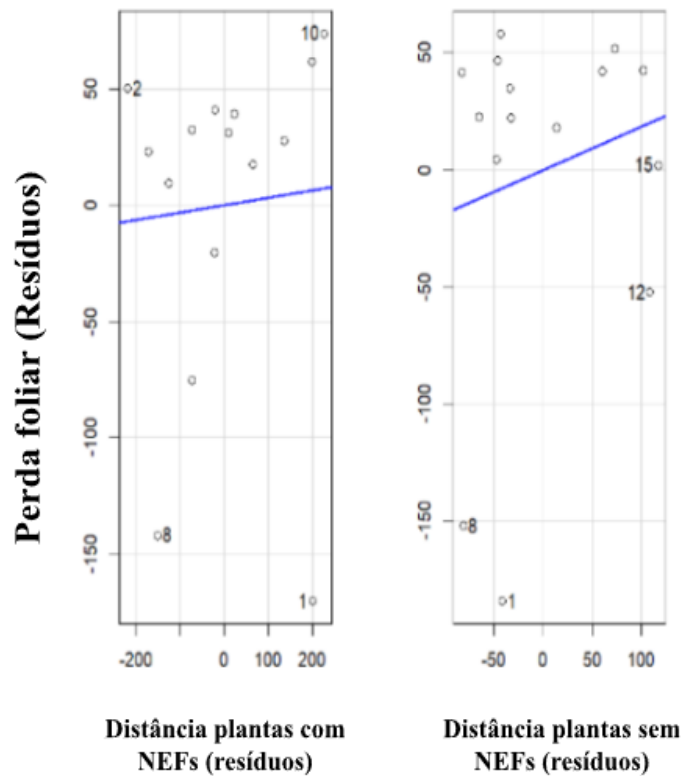


Figura 4 - Gráfico de regressão parcial, representando a relação da produção líquida de folhas (controlando a outra variável preditora) com as distâncias para as plantas com NEFs (controlando a outra distância) e sem NEFs (controlando a outra distância), em *B. intermedia*. Produção líquida de folhas, no período de dezembro de 2020 a maio de 2021. Distância das plantas em cm. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU).

Para a taxa de crescimento de *B. intermedia*, nem a distância das plantas sem NEFs ($t = 1.398$ e $p = 0.187$), nem a distância das plantas com NEFs ($t = 0.261$ e $p = 0.798$) explicam bem essa variável, como mostra a figura 5.

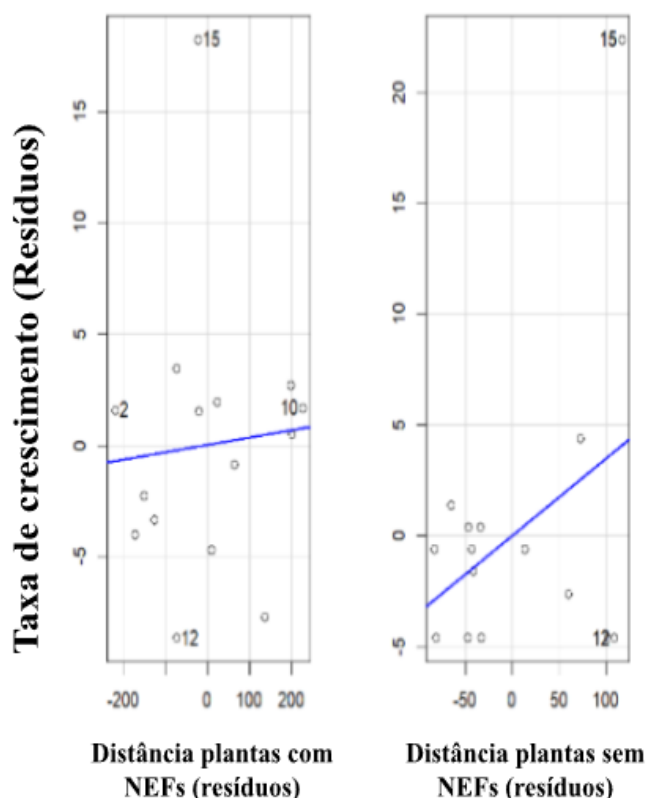


Figura 5 - Gráfico de regressão parcial, representando a relação da taxa de crescimento (controlando a outra variável preditora) com as distâncias para as plantas com NEFs (controlando a outra distância) e sem NEFs (controlando a outra distância), em *B. intermedia*. Taxa de crescimento, no período de dezembro de 2020 a maio de 2021. Distância das plantas em cm. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU).

Para a produção de folhas jovens, em *B. intermedia*, ambas as variáveis foram significativas e explicam muito bem o modelo ($z = -2.976$, $p = 0.00292$, para a distância das plantas com NEFs e $z = 3.975$, $p < 0.001$, para a distância das plantas sem NEFs), sendo que a distância das plantas com NEFs é inversamente proporcional ao número de folhas jovens, ou seja, quanto menor a distância delas, maior a produção de folhas jovens nas plantas do estudo. A distância das plantas sem NEFs foi diretamente proporcional, ou seja, quanto maior a distância delas maior a produção de folhas jovens nas plantas do estudo (Figura 6).

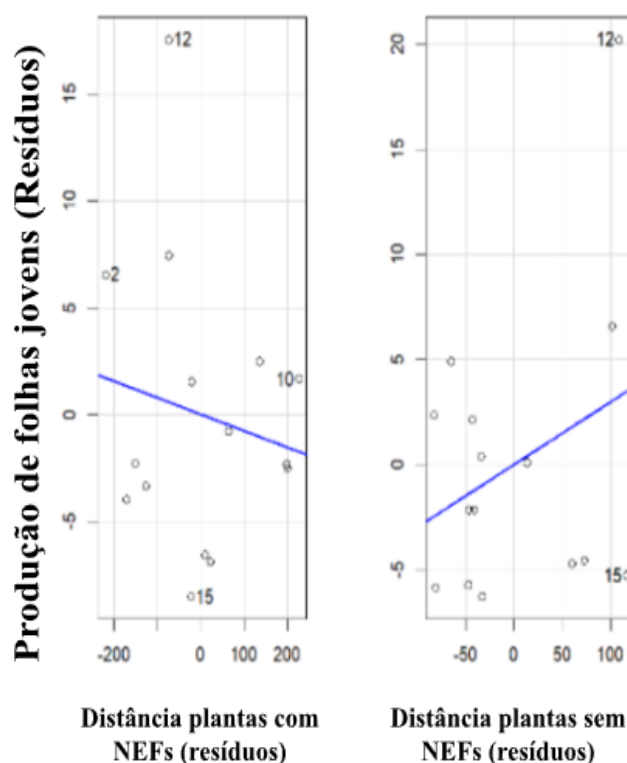


Figura 6 - Gráfico de regressão parcial, representando a relação da produção de folhas jovens (controlando a outra variável preditora) com as distâncias para as plantas com NEFs (controlando a outra distância) e sem NEFs (controlando a outra distância), em *B. intermedia*. Número de folhas jovens, em maio de 2021. Distância das plantas em cm. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU).

Já em relação à herbivoria de *B. intermedia*, nenhuma das variáveis de distância foi significativa e nem explica bem a variação na herbivoria das plantas do estudo ($t = 0.753$, $p = 0.467$, para a distância das plantas com NEFs e $t = -0.66$, $p = 0.523$, para a distância das plantas sem NEFs). Além disso, o modelo como um todo não foi significativo ($F = 0.5566$, $p = 0.5885$), como representado na figura 7.

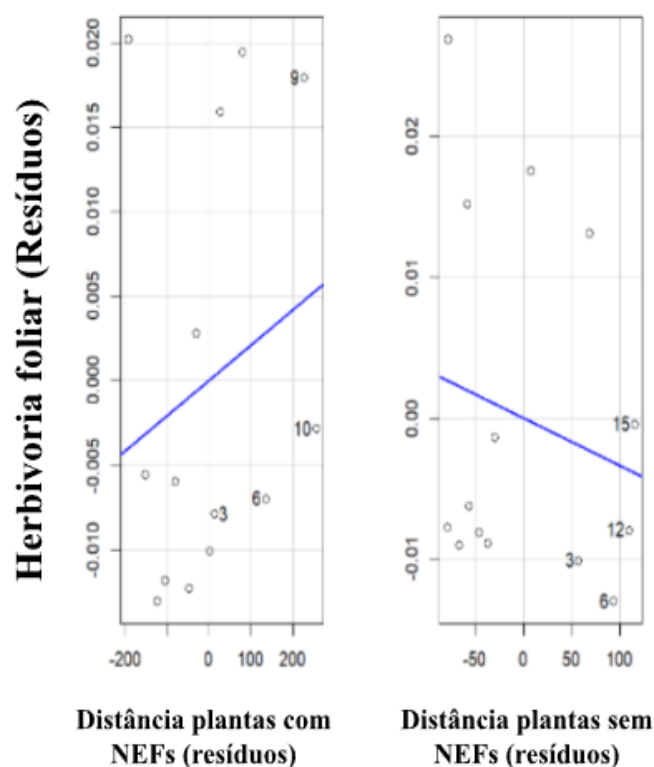


Figura 7 - Diagrama de dispersão, representando a relação da herbivoria foliar (controlando a outra variável preditora) com as distâncias para as plantas com NEFs (controlando a outra distância) e sem NEFs (controlando a outra distância), em *B. intermedia*. Taxa de herbivoria, no período de dezembro de 2020 a maio de 2021. Distância das plantas em cm. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU).

Em relação à herbivoria de *P. tomentosa*, nenhuma das variáveis de distância foi significativa e nem explica bem a variação de herbivoria nas plantas do estudo ($t = -1.554$, $p = 0.1462$, para a distância das plantas com NEFs e $t = 0.497$, $p = 0.6285$, para a distância das plantas sem NEFs), como representado na figura 8. O modelo como um todo também não é significativo ($F = 1.214$, $p = 0.3309$).

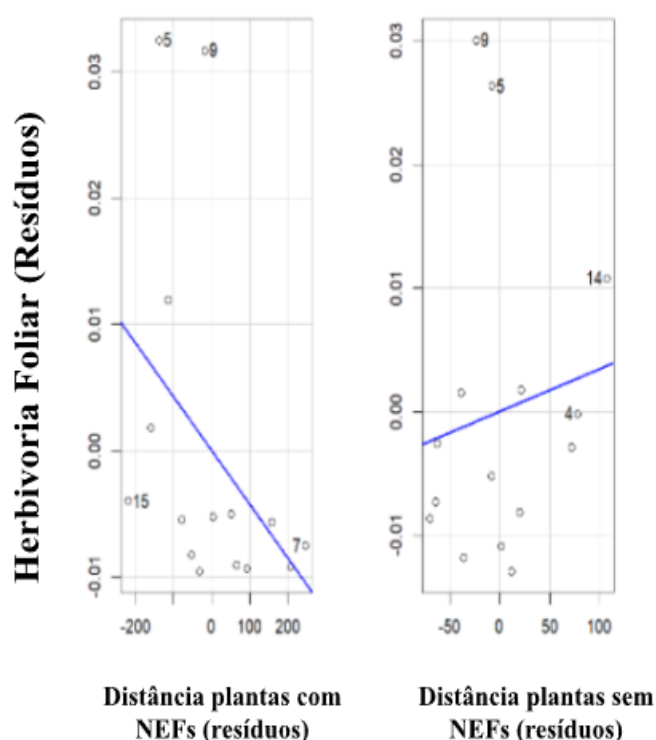


Figura 8 - Diagrama de dispersão, representando a relação da herbivoria foliar (controlando a outra variável preditora) com as distâncias para as plantas com NEFs (controlando a outra distância) e sem NEFs (controlando a outra distância), em *P. tomentosa*. Taxa de herbivoria, no período de dezembro de 2020 a maio de 2021. Distância das plantas em cm. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU).

Em relação às plantas vizinhas com NEFs de *P. tomentosa*, a distância mínima registrada foi de 20 cm, a distância média foi de 245,6 cm e a distância máxima foi de 480 cm. Já para as vizinhas sem NEFs, as distâncias mínima, média e máxima foram, respectivamente, de 10 cm, 70,07 cm e 180 cm. Em relação às vizinhas com NEFs de *B. intermedia*, as distâncias mínima, média e máxima foram, respectivamente, de 32 cm, 227,47 cm e 478 cm. E, finalmente, para as vizinhas sem NEFs, essas distâncias foram de 18 cm, 87,2 cm e 210 cm, respectivamente. Por fim, os herbívoros mais comuns encontrados forrageando as plantas do estudo foram insetos das ordens Phasmatodea, Orthoptera, Lepidoptera e Hemiptera. Já as formigas mais comuns encontradas nas plantas foram *Camponotus aff. blandus*, *Ectatomma brunneum* e *Ectatomma tuberculatum* (Figura 9).

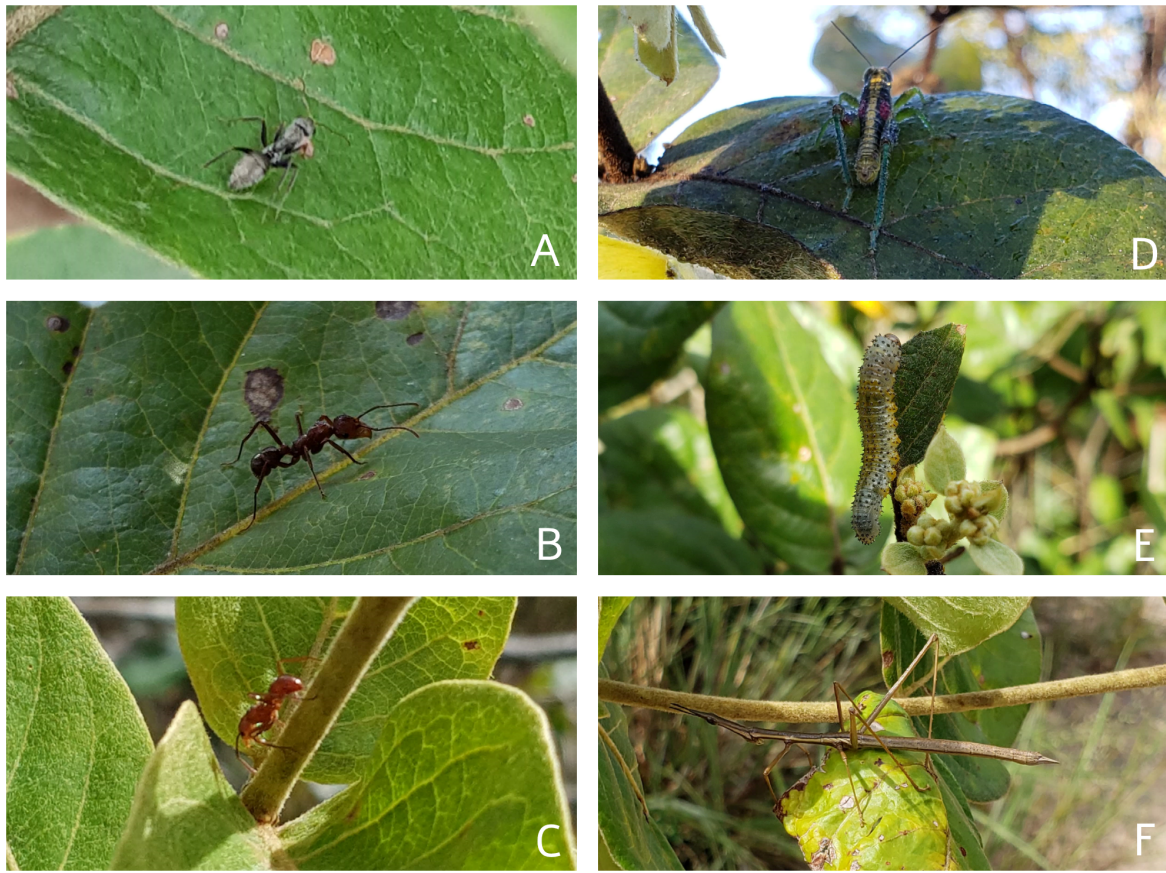


Figura 9 - *Camponotus aff. blandus* (A), *Ectatomma brunneum* (B) e *Ectatomma tuberculatum* (C) forrageando as plantas do estudo. Ortóptero (D), lagarta de Lepidóptero (E) e Phasmatodea (F), como herbívoros comuns nas plantas do estudo.

3.4 Discussão

Em *P. tomentosa*, a produção líquida de folhas foi significativamente relacionada à distância para as plantas sem NEFs, mas isso não ocorreu com a taxa de crescimento. A produção de folhas jovens foi marginalmente correlacionada para ambas as distâncias, confirmando alguns pontos da hipótese 1 (que afirma que as variáveis vegetativas seriam significativas nessa espécie). As hipóteses 2 e 4 (que afirmam que as variáveis reprodutivas seriam significativas nas duas espécies) precisaram ser descartadas, porque houve uma geada e um incêndio na reserva do estudo, que impediram a floração de *P. tomentosa* e *B. intermedia*, respectivamente. Em *B. intermedia*, nenhuma das distâncias foi significativamente relacionada com a produção líquida de folhas, nem com a taxa de crescimento. Em relação à produção de folhas jovens, ambas as distâncias foram significativamente relacionadas. Isso confirma parcialmente a hipótese 3 (que afirma que as

variáveis vegetativas seriam significativas nessa espécie). Em relação à herbivoria foliar, nenhuma das distâncias foi significativa, nem para *P. tomentosa* e nem para *B. intermedia*.

Para a produção líquida de folhas em *P. tomentosa*, somente as plantas sem NEFs impactam significativamente a variável nessa espécie e a maior proximidade dessas plantas em relação a *P. tomentosa* aumenta a perda foliar (produção líquida negativa), o que sugere que as plantas sem NEFs podem estar se utilizando das formigas de *P. tomentosa*. A distância de plantas com e sem NEFs não impacta significativamente a taxa de crescimento em *P. tomentosa*, o que indica que as formigas que ela pode perder para as plantas sem NEFs próximas a ela não interferem muito na taxa de crescimento. A produção de folhas jovens em *P. tomentosa* é parcialmente impactada pela distância de plantas com e sem NEFs, o que sugere uma tendência de que as distâncias possam impactar essa variável. As plantas com NEFs próximas a essa espécie podem compartilhar suas formigas, mesmo *P. tomentosa* também já tendo NEFs, o que pode aumentar mais ainda sua quantidade de formigas, e as plantas sem NEFs próximas a elas tendem a reduzir sua produção de folhas jovens, o que sugere que estão se beneficiando de parte de suas formigas. As plantas de *P. tomentosa* e *B. intermedia* não produziram uma quantidade significativa de botões, flores e frutos na florada desse ano (2021). Em relação à *P. tomentosa*, isso provavelmente pode ser explicado pelo fato de que houve uma geada por volta de junho e julho de 2021 na reserva do estudo e isso fez com que quase todas as folhas de muitas plantas no local secassem e adquirissem uma coloração amarronzada. Essa época coincide com o pico da florada de *P. tomentosa* (maio e junho) e com o pico da frutificação (junho e julho). Já em relação à *B. intermedia*, isso pode ser explicado pelo incêndio que ocorreu na reserva do estudo e que impediu a formação de estruturas reprodutivas na espécie.

A distância das plantas com e sem NEFs não impacta significativamente a produção líquida de folhas em *B. intermedia*, o que sugere que os possíveis agentes bióticos que venham a ser compartilhados de plantas com NEFs não conseguem aumentar a produção líquida de folhas nessa espécie. Em relação à taxa de crescimento, nenhuma das distâncias foi significativa. Porém, a produção de folhas jovens é impactada significativamente pela distância de plantas com e sem NEFs em relação a *B. intermedia*. As plantas com NEFs próximas aumentam a produção de folhas jovens nessa espécie, enquanto as plantas sem NEFs que estiverem próximas diminuem a produção de folhas jovens, o que pode sugerir que o compartilhamento das formigas pelas plantas com NEFs ajuda as plantas dessa espécie a produzirem mais folhas jovens, enquanto que outras plantas sem NEFs também usam parte das formigas, criando uma competição por formigas com *B. intermedia*.

A distância das plantas com e sem NEFs não impacta significativamente nas taxas de herbivoria de *B. intermedia* e nem de *P. tomentosa*. Porém, este estudo usou como modelo a

herbivoria foliar, sendo que outros tipos de fitofagia como a florivoria ou a frugivoria não foram analisados. Tendo em vista que várias variáveis vegetativas e reprodutivas foram afetadas pela distância de plantas com e sem NEFs no presente estudo, é possível que essas outras formas de herbivoria também estejam afetando as plantas estudadas.

Moura e Del-Claro (2022) demonstraram experimentalmente que *Smilax polyantha* (uma liana que se sustenta em outras plantas) tem herbivoria 50% menor quando se associa a uma planta com NEFs e, quando nectários artificiais são colocados nela, há um aumento de 2,5 vezes no número de formigas nas plantas suporte e de 6 vezes em *S. polyantha*. E, ainda, quando suportadas por plantas com NEFs, há um aumento na visitação por formigas. Apesar disso, os autores não encontraram uma diferença significativa de inflorescência e frutificação na planta do estudo quando suportadas por plantas com e sem NEFs. Os autores também constataram que, quando há uma maior diversidade de formigas nas plantas, há um aumento na produção de inflorescências e na probabilidade de frutificação. Quando sustentadas por plantas sem NEFs, havia maior abundância de formigas não mutualísticas (e, portanto, menos efetivas na proteção contra herbivoria) em *S. polyantha*. O benefício que os nectários artificiais tiveram em ambas as plantas podem indicar um benefício mútuo quando ambas as plantas são ricas em NEFs, o que pode ajudar a explicar porque as plantas de *P. tomentosa* do presente estudo se beneficiaram parcialmente em relação à produção de folhas jovens quando estavam próximas a outras plantas com NEFs. Esses resultados se assemelham aos resultados do presente estudo, no qual a proximidade de plantas com NEFs em relação à *B. intermedia* foi benéfica para a espécie ao aumentar a produção de folhas jovens e a maior distância dessas plantas foi prejudicial ao diminuir essa produção, além de a maior distância de plantas sem NEFs em relação à *P. tomentosa* ter sido benéfica para a espécie, ao aumentar a produção líquida de folhas, o que sugere que a proximidade de plantas com ou sem NEFs pode alterar a abundância de formigas em plantas vizinhas, como visto por Moura e Del-Claro (2022).

Moura, Couto e Del-Claro (2022), em outro estudo com *S. polyantha*, investigaram o impacto que a abundância e riqueza de formigueiros têm na herbivoria e frutificação desta espécie. Os autores constataram que um alto número de formigueiros próximos às plantas do estudo reduziu a herbivoria e aumentou a frutificação de *S. polyantha*. Porém, quando havia maior riqueza de formigueiros, havia maiores taxas de herbivoria. Os autores também perceberam que as plantas do estudo que eram mais cercadas por outras plantas com NEFs também apresentaram uma redução significativa na herbivoria, novamente demonstrando o benefício mútuo de plantas com NEFs próximas umas das outras. Porém, o resultado foi diferente em relação ao número de formigueiros e frutificação das plantas, que tiveram redução significativa, quando eram cercadas por um alto número de plantas com NEFs.

Nem toda espécie de formiga é um mutualista efetivo das plantas, porque existem espécies oportunistas e agressivas (MOURA; COUTO; DEL-CLARO, 2022; CALIXTO; LANGE; DEL-CLARO, 2018), que podem, inclusive, atacar polinizadores e prejudicar as visitas florais e a frutificação das plantas (ASSUNÇÃO; TOREZAN-SILINGARDI; DEL-CLARO, 2014; BARÔNIO; DEL-CLARO, 2017; NOGUEIRA *et al.*, 2021), ou mesmo atacar outras espécies de formigas (CALIXTO; LANGE; DEL-CLARO, 2018). Além disso, uma teoria recente afirma que os NEFs podem ter também a função de afastar as formigas das flores (DEL-CLARO *et al.*, 2016; CALIXTO; LANGE; DEL-CLARO, 2018), reduzindo seu impacto na polinização e frutificação. Em alguns casos, as formigas também podem atacar e reduzir a abundância de vários outros artrópodes que visitam as plantas, como em um estudo de Mody e Linsenmair (2004), em que os autores constataram que, em *Pseudocedrela kotschyi* (uma planta arbórea de cerrado), as formigas reduziram significativamente a abundância de vários artrópodes das plantas, incluindo Araneae, Blattodea, Coleoptera, Homoptera e outros Hymenoptera. E, além disso, também foram ineficazes em reduzir a abundância de herbívoros comuns, como Lepidoptera, Orthoptera, Thysanoptera e Heteroptera. Isso pode indicar que as plantas só são beneficiadas pelo mutualismo protetivo da formiga quando espécies efetivas de formigas são atraídas.

Regiões de baixa precipitação, como zonas áridas do planeta, podem ter um efeito mais forte na interação mutualística formiga-planta, porque, como a água é um recurso muito limitante nessas regiões, as plantas enfrentam um trade-off entre manter o NEFs e fazer economia de água. Em uma meta-análise, Leal e Peixoto (2016) observaram que, quando a precipitação média anual diminui, o efeito das formigas em plantas com NEFs aumenta e, em áreas mais secas, há maior frequência de formigas dominantes em plantas portadoras de NEFs, o que indica que, nesses ambientes, as formigas oferecem maiores benefícios às plantas para compensar os custos mais elevados de falta de água.

A concentração e quantidade de açúcar presente no néctar extrafloral também pode ter um impacto significativo na abundância e tipo de espécie de formiga que visita a planta, como em *Qualea multiflora*, que atrai a formiga *Camponotus crassus*, a qual foi mais abundante, ativa e protetora nessa espécie, em comparação com outras quatro espécies, que produzem menos néctar e com menos concentração de açúcar nos NEFs, em um estudo de Calixto *et al.* (2021).

Apesar disso, os NEFs não são a única forma de atração de formigas em plantas. Hemípteros podem produzir, nas suas plantas hospedeiras, honeydew rico em açúcar, que atrai diversos tipos de formigas. Nesse sentido, Campos e Camacho (2014) constataram que as formigas são mais efetivas e mais rápidas em atacar cupins quando se alimentam do honeydew de hemípteros ao invés do néctar extrafloral, provavelmente devido a maior monopolização de recursos.

Perto de formigueiros, a qualidade do solo costuma aumentar, porque as formigas acumulam detritos orgânicos próximo de seus ninhos. Plantas com NEFs podem atrair mais formigas a nidificarem próximas delas e, além da proteção mutualística das formigas em si, essas plantas teriam o benefício de estarem em um solo mais rico em nutrientes, graças à proximidade dos formigueiros. Nesse sentido, Wagner e Nicklen (2010) conduziram um estudo avaliando esse sistema em *Acacia constricta* (uma planta arbustiva com NEFs) e perceberam que houve maior formação de formigueiros próximos da planta estudada e as plantas que tinham os formigueiros mais próximos tiveram maior volume foliar, mais NEFs por folha e mais NEFs por centímetro de raque foliar em relação às plantas que tinham formigueiros mais distantes. Além disso, as plantas que foram artificialmente mais suplementadas com néctar tiveram um maior número de ninhos próximos delas, mas não houve impacto significativo na produção de sementes. Os autores também constataram que o solo próximo das plantas com os formigueiros era mais rico na maioria dos nutrientes minerais do que o solo sem os formigueiros.

Por outro lado, em *Pseudocedrela kotschy* (uma espécie arbórea de cerrado), parece que plantas que crescem mais distantes de formigueiros são significativamente mais visitadas do que as que crescem mais próximas dos formigueiros, o que indica que a qualidade da planta e a presença de outras espécies de formigas competidoras pode influenciar na escolha das formigas pelas plantas que elas forrageiam. Além disso, nesta espécie, as formigas parecem mostrar uma fidelidade por plantas individuais e folhas específicas (MODY; LINSENMAIR, 2003).

As plantas podem produzir diferentes quantidades e qualidade de néctar extrafloral e influenciar o comportamento de formigas mutualísticas. Lange, Calixto e Del-Claro (2017) realizaram um estudo no qual avaliaram a relação entre a disponibilidade de néctar e a visitação de formigas em algumas plantas comuns de cerrado. Os autores constataram que as plantas que produzem mais néctar e com mais caloria recebem maior visitação das formigas. A quantidade e qualidade do néctar também varia ao longo do dia, afetando o horário de forrageamento das formigas. Porém, não houve uma relação positiva entre a riqueza de formigas e a produtividade nos NEFs e a partição temporal de recursos entre as espécies de formigas indica forte competição por esses recursos.

Calixto *et al.* (2020) demonstraram experimentalmente que os NEFs das flores produzem mais néctar e com maior conteúdo calórico, além de atraírem mais formigas, em relação aos NEFs das folhas. Os autores também perceberam que a herbivoria simulada induz maior produção de néctar e com maior teor calórico tanto nos NEFs florais, quanto nos NEFs foliares, mas isso não implica um aumento na abundância de formigas. O fato de os NEFs florais terem mais néctar, com maior teor calórico e maior abundância de formigas em relação aos NEFs foliares condiz com a

teoria de defesa ótima, que prevê que defesas constitutivas (sempre expressadas) são mais comuns em estruturas de alto valor para o indivíduo, enquanto que as defesas induzidas são mais comuns em estruturas de baixo valor para o indivíduo.

3.5 Conclusões

B. intermedia é impactada significativamente pela distância das plantas com e sem NEFs em relação ao número de folhas jovens produzidas, mas não é impactada em relação à taxa de crescimento, o que demonstra que, nesta espécie, o tipo de vizinho pode impactar o desenvolvimento vegetativo foliar das plantas. Já *P. tomentosa* é impactada de forma parcialmente significativa pela distância de plantas com e sem NEFs, em relação às folhas jovens produzidas, já a distância de plantas sem NEFs em relação a *P. tomentosa* impacta de forma significativa a perda foliar na espécie, o que demonstra uma tendência de que, nesta espécie, o tipo de vizinho também afeta o desenvolvimento vegetativo. Como houve uma geada e um incêndio na reserva do estudo que inibiram novas estruturas reprodutivas e isso impediu a análise de botões, flores e frutos, é possível que a floração e a frutificação também possam ser afetadas pela distância dos vizinhos e futuros estudos nesse sentido poderiam ajudar a elucidar essa questão. Esses resultados mostram que, em programas de manejo e conservação de habitats degradados, os gestores ambientais devem levar em consideração a estrutura geral da comunidade vegetal e as espécies de plantas que devem ficar próximas ou não, a fim de maximizar o esforço de restauração.

Referências

AGRAWAL, A. A.; LAU, J. A.; HAMBÄCK, P. A. Community heterogeneity and the evolution of interactions between plants and insect herbivores. **The Quarterly Review of Biology**, v. 81, n. 4, p. 349–376, 2006.

ALHEETI, A. A. M. *et al.* Evaluation of the performance of imagej, leaf doctor applications, and visual assessments in measuring severity of two leaf spot diseases. **IOP Conference Series: Earth and Environmental Science**, v. 761, n. 1, p. 012030, 2021.

ASSUNÇÃO, M. A.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO, K. Do ant visitors to extrafloral nectaries of plants repel pollinators and cause an indirect cost of mutualism? **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 209, n. 5–6, p. 244–249, 2014.

BARBOSA, P. *et al.* Associational Resistance and Associational Susceptibility: Having Right or Wrong Neighbors. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, n. 1, p. 1–20, 2009

BARÔNIO, G. J.; DEL-CLARO, K. Increase in ant density promotes dual effects on bee behaviour and plant reproductive performance. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 12, n. 2, p. 201–213, 2017.

BROOKER, R. W. *et al.* Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. **Journal of Ecology**, v. 96, s.n., p. 18–34, 2007.

BRONSTEIN, J. L. The evolution of facilitation and mutualism. **Journal of Ecology**, v. 97, n. 6, p. 1160–1170, 2009.

BRUNO, J. F.; STACHOWICZ, J. J.; BERTNESS, M. D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 3, p. 119–125, 2003.

BUTTERFIELD, B. J.; CALLAWAY, R. M. A functional comparative approach to facilitation and its context dependence. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 907–917, 2012.

CALLAWAY, R. M.; PUGNAIRE, F. L. Facilitation in Plant Communities. In: PUGNAIRE; F. L.; VALLADARES; F. **Functional Plant Ecology**. [S.L] CRC Press, p. 435-456, 2007.

CALIXTO, E. S. *et al.* Optimal Defense Theory in an ant–plant mutualism: Extrafloral nectar as an induced defence is maximized in the most valuable plant structures. **Journal of Ecology**, v. 109, n. 1, p. 167–178, 2020.

CALIXTO, E. S. *et al.* Plant species specificity of ant–plant mutualistic interactions: Differential predation of termites by *Camponotus crassus* on five species of extrafloral nectaries plants. **Biotropica**, v. 53, n. 5, p. 1406–1414, 2021.

CALIXTO, E. S.; LANGE, D.; DEL-CLARO, K. Protection mutualism: an overview of ant–plant interactions mediated by extrafloral nectaries. **Oecologia Australis**, v. 22, n. 04, p. 410–425, 2018.

CAMPOS, R. I.; CAMACHO, G. P. Ant–plant interactions: the importance of extrafloral nectaries versus hemipteran honeydew on plant defense against herbivores. **Arthropod-Plant**

Interactions, v. 8, n. 6, p. 507–512, 2014.

CIPOLLINI, D.; RIGSBY, C. M.; BARTO, E. K. Microbes as Targets and Mediators of Allelopathy in Plants. **Journal of Chemical Ecology**, v. 38, n. 6, p. 714–727, 2012.

COLEY, P. D.; AIDE, T. M. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In: **Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. New York: John Wiley and Sons, 1991.

DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. **Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva**. [s.l.]: Technical Books, 2012.

DEL-CLARO, K.; RICO-GRAY, V.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; *et al.* Loss and gains in ant–plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. **Insectes Sociaux**, v. 63, n. 2, p. 207–221, 2016.

GARCÍA-CERVIGÓN, A. I. *et al.* Intraspecific competition replaces interspecific facilitation as abiotic stress decreases: The shifting nature of plant–plant interactions. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 15, n. 4, p. 226–236, 2013.

GHAZOUL, J. Floral diversity and the facilitation of pollination. **Journal of Ecology**, v. 94, n. 2, p. 295–304, 2006.

JEZOREK, H.; STILING, P.; CARPENTER, J. Ant predation on an invasive herbivore: can an extrafloral nectar-producing plant provide associational resistance to *Opuntia* individuals? **Biological Invasions**, v. 13, n. 10, p. 2261–2273, 2011.

JIAN, P.-Y. *et al.* Ecological Facilitation between Two Epiphytes through Drought Mitigation in a Subtropical Rainforest. **PLoS ONE**, v. 8, n. 5, p. e64599, 2013.

KIKVIDZE, Z.; CALLAWAY, R. M. Ecological Facilitation May Drive Major Evolutionary Transitions. **BioScience**, v. 59, n. 5, p. 399–404, 2009.

LANGE, D.; CALIXTO, E. S.; DEL-CLARO, K. Variation in Extrafloral Nectary Productivity Influences the Ant Foraging. **PLOS ONE**, v. 12, n. 1, p. e0169492, 2017.

LEAL, L. C.; PEIXOTO, P. E. C. Decreasing water availability across the globe improves the effectiveness of protective ant–plant mutualisms: a meta-analysis. **Biological Reviews**, v. 92, n. 3, p. 1785–1794, 2016.

LORTIE, C. J. An ecological tardis: the implications of facilitation through evolutionary time. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 22, n. 12, p. 627–630, 2007.

MODY, K.; LINSENMAIR, K. E. Finding its place in a competitive ant community: leaf fidelity of *Camponotus sericeus*. **Insectes Sociaux**, v. 50, n. 2, p. 191–198, 2003.

MODY, K.; LINSENMAIR, K. E. Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not necessarily herbivory. **Ecological Entomology**, v. 29, n. 2, p. 217–225, 2004.

MOURA, R. F.; COUTO, C. M. V.; DEL-CLARO, K. Ant nest distribution and richness have opposite effects on a Neotropical plant with extrafloral nectaries. **Ecological Entomology**, v. 47, n. 4, p. 626–635, 2022.

MOURA, R. F.; DEL-CLARO, K. Plants with extrafloral nectaries share indirect defenses and shape the local arboreal ant community. **Oecologia**, 2022.

NAHAS, L.; GONZAGA, M. O.; DEL-CLARO, K. Emergent Impacts of Ant and Spider Interactions: Herbivory Reduction in a Tropical Savanna Tree. **Biotropica**, v. 44, n. 4, p. 498–505, 2012.

NOGUEIRA, R. R.; SANTOS, D. F. B.; CALIXTO, E. S *et al.* Negative effects of ant-plant interaction on pollination: costs of a mutualism. **Sociobiology**, v. 68, n. 4, p. e7259, 2021.

OTWAY, S. J.; HECTOR, A.; LAWTON, J. H. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. **Journal of Animal Ecology**, v. 74, n. 2, p. 234–240, 2005.

PUGNAIRE, F. I.; HAASE, P.; PUIGDEFABREGAS, J. Facilitation between Higher Plant Species in a Semiarid Environment. **Ecology**, v. 77, n. 5, p. 1420–1426, 1996.

RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S. **The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions**. [s.l.]: University of Chicago Press, 2007.

VALIENTE-BANUET, A. *et al.* Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 45, p. 16812–16817, 2006.

VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. **Ecology Letters**, v. 10, n. 11, p. 1029–1036, 2007.

WAGNER, D.; NICKLEN, E. F. Ant nest location, soil nutrients and nutrient uptake by ant-associated plants: does extrafloral nectar attract ant nests and thereby enhance plant nutrition? **Journal of Ecology**, v. 98, n. 3, p. 614–624, 2010.

4 Capítulo 3 - Impacto do fogo no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo de Malpighiaceae com e sem nectários extraflorais no cerrado

Resumo

Características abióticas, como o fogo, e bióticas, como defesas vegetais associadas a formigas, são importantes agentes moduladores que impactam o desenvolvimento das plantas no cerrado. Em um período pré e pós-fogo no cerrado, havendo áreas que foram e áreas que não foram atingidas pelo fogo na mesma reserva, o presente estudo buscou investigar se o fogo seria benéfico para três espécies de Malpighiaceae, plantas comuns do cerrado. Uma sem nectários extraflorais (NEFs), *Byrsonima intermedia*, e sem uma associação direta com formigas protetoras; e duas plantas com NEFs, *Peixotoa tomentosa* e *Banisteriopsis malifolia*, cujas associações com formigas reconhecidamente as beneficiam. Observações preliminares de 20 anos de estudos no cerrado indicam que as Malpighiaceae rebrotam rapidamente após eventos de fogo, o que indica uma adaptação das plantas a esse fator. Assim, foram assumidas as hipóteses de que, independentemente da presença de NEFs: (a) sob o aspecto vegetativo, as plantas em áreas em que houve um incêndio produzirão mais folhas no total, terão maior altura, terão folhas com maior diâmetro e com menor percentual de manchas foliares (relacionadas a doenças fúngicas) em relação às plantas de áreas não queimadas; (b) sob o aspecto reprodutivo, as plantas produzirão mais botões, mais flores e mais frutos em comparação com as plantas de áreas não atingidas pelo incêndio. Os resultados mostraram que tanto *P. tomentosa* quanto *B. malifolia* produziram mais botões, mais flores e mais frutos nas áreas queimadas em comparação com as áreas não queimadas. Além disso, *P. tomentosa* tinha mais folhas no total e maior altura das plantas nessas mesmas áreas. Porém, o número total de folhas e a altura de *B. intermedia* não teve diferença significativa entre a área queimada e não queimada. Isso demonstra que não foi apenas o fogo que teve um papel significativo no desempenho das plantas, mas que a associação com formigas mutualistas protetoras também parece ter um papel benéfico na rebrota das plantas, tendo em vista que a planta sem NEFs, *B. intermedia*, não teve nenhuma variável significativa, enquanto que as duas espécies com NEFs, *B. malifolia* e *P. tomentosa*, tiveram todas as variáveis significativas. Isso pode indicar que as formigas potencializam os benefícios do fogo na rebrota de Malpighiaceae. Por fim, as folhas de *P. tomentosa* tinham maior diâmetro e menor percentual de manchas foliares nas áreas queimadas em comparação com as áreas não queimadas. Dessa forma, quase todas as variáveis foram

significativas, com apenas duas não sendo (número total de folhas e altura de *B. intermedia*). Isso demonstra que as plantas reagiram ao fogo de forma muito positiva, pois no pós-fogo houve significativa melhora no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo das espécies em questão, que são também beneficiadas com a presença de formigas mutualistas. Os resultados corroboram observações de que espécies vegetais de cerrado estão bem adaptadas ao fogo e se recuperam rápido após um incêndio.

Palavras-chave: *Byrsonima intermedia*, *Peixotoa tomentosa*, *Banisteriopsis malifolia*, botões florais, flores, frutos.

Abstract

Abiotic characteristics, such as fire, and biotic characteristics, such as plant defenses associated with ants, are important modulating agents that impact plant development in the Cerrado. In a pre- and post-fire period in the Cerrado, with areas that were and areas that were not affected by fire in the same reserve, the present study sought to investigate whether fire would be beneficial for three species of Malpighiaceae, common plants of the Cerrado. One without extrafloral nectaries (EFNs), *Byrsonima intermedia*, which lacks a direct association with protective ants; and two plants with EFNs, *Peixotoa tomentosa* and *Banisteriopsis malifolia*, which are known to benefit from their associations with ants. Preliminary observations of 20 years of studies in the cerrado indicate that the Malpighiaceae regrowth quickly after fire events, which indicates an adaptation of the plants to this factor. Thus, the hypotheses were assumed that, regardless of the presence of EFNs: (a) under the vegetative aspect, plants in areas where there was a fire will produce more leaves in total, will be taller, have leaves with greater diameter and smaller percentage of leaf spots (related to fungal diseases) in relation to plants in unburned areas; (b) under the reproductive aspect, the plants will produce more buds, more flowers and more fruits compared to plants from areas not affected by the fire. The results showed that both *P. tomentosa* and *B. malifolia* produced more buds, flowers, and fruits in the burned areas compared to the unburned areas. Furthermore, *P. tomentosa* had more leaves in total and greater plant height in these same areas. However, the total number of leaves and height of *B. intermedia* did not differ significantly between the burned and unburned areas. This demonstrates that not only fire but also the association with protective mutualistic ants seems to play a beneficial role in plant regrowth, given that the plant without EFNs, *B. intermedia*, had no significant variables, whereas the two species with EFNs, *B. malifolia* and *P. tomentosa*, had all

variables significant. This may indicate that ants enhance the benefits of fire on Malpighiaceae regrowth. Lastly, in burned areas, *P. tomentosa* leaves had a larger diameter and a lower percentage of leaf spots compared to unburned areas. Thus, almost all variables were significant, with only two not being significant (total number of leaves and height of *B. intermedia*). This demonstrates that the plants reacted to the fire very positively, since in the post-fire there was a significant improvement in the vegetative and reproductive development of the species in question, which also benefit from the presence of mutualistic ants. The results corroborate observations that cerrado plant species are well adapted to fire and recover quickly after a fire.

Keywords: *Byrsonima intermedia*, *Peixotoa tomentosa*, *Banisteriopsis malifolia*, floral buds, flowers, fruits.

4.1 Introdução

O Cerrado, a savana tropical brasileira, é o segundo maior bioma do continente Sul-Americano, que já cobriu 25% do território brasileiro (DURIGAN; RATTER, 2015). Esta savana possui um ambiente com solo relativamente pobre e com sazonalidade climática marcante (VILELA *et al.*, 2017) e apresenta um grande acúmulo de gramíneas e biomassa seca, sendo suscetível a queimadas na época de pouca umidade (SIMON; PENNINGTON, 2012; VILELA *et al.*, 2017; DURIGAN; RATTER, 2015). Nesse bioma, as plantas se adaptaram para resistir à seca e ao fogo, como a alocação da biomassa para órgãos subterrâneos, alta capacidade de rebrota, caules com casca grossa e tortuosos, floração induzida pelo fogo, dentre outros (SIMON; PENNINGTON, 2012). Além desses fatores característicos de um ambiente estressante, o cerrado ainda possui solos ácidos, com baixo teor de nutrientes, e, em algumas regiões, com altos níveis de alumínio (SIMON; PENNINGTON, 2012).

Apesar disso, o incêndio antrópico pode alterar a dinâmica de fator modulador do fogo, porque, ao contrário dos incêndios naturais, que geralmente ocorrem no final da estação seca, próximo ao início das chuvas durante a transição da estação seca para a chuvosa, o fogo provocado pelo ser humano pode acontecer em qualquer época do ano, com maior incidência durante a estação seca (GOMES; MIRANDA; BUSTAMANTE, 2018). O fogo antrópico ocorre por mais tempo e causa muito mais estrago do que os incêndios naturais, além de ocorrerem com uma frequência muito maior, o que pode impedir a rebrota de muitas espécies vegetais, diminuindo a riqueza e diversidade da região (GOMES; MIRANDA; BUSTAMANTE, 2018). Incêndios antrópicos muitas vezes são causados de forma proposital para liberar a área para plantações de espécies cultivadas ou para pastejo de gado (GOMES; MIRANDA; BUSTAMANTE, 2018). O fogo tem sido uma das principais causas de destruição desse bioma (DEL-CLARO; DIRZO, 2021).

O fogo em regime natural pode ser benéfico para as espécies vegetais do cerrado e pode aumentar a floração de muitas espécies, porque, em épocas de pós-fogo, a disponibilidade de recursos é mais alta e a cobertura vegetal é mais baixa, facilitando a dispersão de espécies pelo vento, além de diminuir a competição interespecífica (FIDELIS; ZIRONDI, 2021). Além disso, a abundância de polinizadores aumenta em eventos pós-fogo, porque pode haver aumento na diversidade de flores, das quais os polinizadores dependem, além de mais locais para nidificação de insetos no solo, propiciando um aumento na abundância desses insetos (BURKLE *et al.*, 2019). Entre outras características que podem influenciar no aumento da floração no pós-fogo em ambientes savânicos, podemos citar os subprodutos da fumaça, como o etileno, que podem desencadear um aumento na floração e a remoção da biomassa aérea, aumentando a incidência de luz solar e contribuindo para uma maior rebrota e floração de ervas e arbustos (FIDELIS;

ZIRONDI, 2021). Fidelis e Zironi (2021), em uma extensa revisão sobre o aumento da floração no pós-fogo, observaram trabalhos em que várias espécies tiveram um aumento da floração nessas condições, incluindo Asteraceae, Fabaceae, Poaceae, Euphorbiaceae, Cyperaceae, Lamiaceae e Rubiaceae, muitas delas florescendo apenas algumas semanas após o incêndio.

Bauhinia brevipes, por exemplo, em áreas atingidas por um incêndio, possuem maior área foliar, maior concentração de clorofila e maior teor de silício foliar em relação a plantas de áreas não queimadas, fazendo com que as plantas tenham menos dano por insetos herbívoros (ANDRADE *et al.*, 2018). As plantas dessa espécie em áreas atingidas por incêndio sofrem mais ataques dos insetos fitófagos, mas com menos danos, muito provavelmente pelo alto teor de silício (e.g. KORNDORFER; DEL-CLARO, 2006). Em campo rupestre, um ambiente de transição entre cerrado e mata atlântica, pode ocorrer uma alteração na abundância e riqueza de formigas em uma área pós-fogo. Nesse ambiente, em áreas recém queimadas, a diversidade de formigas se recupera rapidamente e com maior abundância, assim como a atividade de forrageamento. Além disso, a composição de espécies pode diferir entre a área queimada e não queimada, com novas espécies que podem aparecer (ANJOS; CAMPOS; RIBEIRO, 2015).

O fogo também pode ter um efeito positivo na ocupação de abrigos por formigas, com maior riqueza de espécies, mais árvores colonizadas e maior ocupação pelas formigas em altas intensidades de fogo, também podendo impactar nas espécies de formigas que ocupam os abrigos (ARRUDA *et al.*, 2020). Porém, quando o incêndio torna a vegetação menos diversa e estruturalmente mais simples, há uma redução no número de abrigos para nidificação das formigas, o que reduz a riqueza de espécies desses insetos, mas aumenta a sua abundância, provavelmente devido à maior disponibilidade de recursos alimentares, devido ao aumento de plantas que oferecem esses recursos, como nectários extraflorais (FAGUNDES *et al.*, 2015). Formigas hipogéicas, por residirem em solos mais profundos, são menos afetadas por incêndios do que formigas epigéicas, ou de superfície, sendo que as epigéicas têm menor riqueza de espécies em regiões com pouco tempo de recuperação pós-fogo (CANEDO-JÚNIOR *et al.*, 2016).

O cerrado, pela vegetação e fauna relativamente bem adaptadas ao fogo, pode diferir em relação ao impacto de incêndios quando comparado com outros biomas. Por exemplo, comparando o impacto do fogo na diversidade de formigas entre áreas queimadas de cerrado e floresta, o cerrado geralmente apresenta uma maior abundância e maior índice de diversidade de formigas em comparação com o ambiente florestal (COSTA *et al.*, 2022). Já em relação à vereda, o fogo altera a composição de espécies de formigas, sendo menor após um incêndio, que atinge o solo, devido à elevada concentração de turfa, sendo que algumas espécies de formigas, como *Camponotus rufipes*, podem ter uma redução considerável na sua abundância (COSTA-MILANEZ *et al.*, 2015). Além

disso, a fauna de formigas da vereda pode ser severamente alterada, devido à menor adaptação desse ambiente ao fogo e menor resiliência das formigas que vivem nesse ambiente, afetando tanto a predominância de guildas quanto a composição de espécies (COSTA-MILANEZ *et al.*, 2015). Já no cerrado, o mesmo pode ocorrer com a formiga *Crematogaster obscurata*, que pode desaparecer da região após um incêndio (COSTA-MILANEZ *et al.*, 2015). Em um estudo analisando o impacto do fogo na abundância e riqueza de espécies em um ambiente de pós-fogo de cerrado, Cunha *et al.* (2020) perceberam que cerca de 40 dias após o incêndio, mais de 40% de artrópodes comuns já havia sido registrada, sendo que Diptera, Hymenoptera, Hemiptera, Blattaria e Coleoptera foram as ordens mais representativas. Houve um aumento na reposição de espécies nos últimos intervalos de tempo após o incêndio, o que indica que algumas interações bióticas podem ocorrer com a chegada de colonizadores tardios. Isso pode indicar que algumas comunidades de artrópodes podem precisar de muito tempo para se reestruturarem. Fagundes *et al.* (2018) também conseguiram demonstrar que o cerrado é bastante resiliente ao fogo, porque, em sua pesquisa, o fogo não alterou significativamente a diversidade e composição de plantas nem no cerrado arborizado e nem no campo rupestre. No cerrado, o fogo também não afetou a diversidade de formigas, mas no campo rupestre o fogo teve um efeito positivo no aumento do número de espécies e composição de formigas.

Além disso, várias espécies vegetais de cerrado podem ser afetadas por fungos foliares causadores de ferrugem, incluindo espécies do gênero *Peixotoa* (CASTRO, 2012; HENNEN *et al.*, 2005), como, por exemplo, *Peixotoa macrophylla* (FARR *et al.*, 2009; MENDES; URBEN, 2023), *Peixotoa goiana* (HERNÁNDEZ-GUTIÉRREZ, 2000) e *Peixotoa reticulata* (HERNÁNDEZ-GUTIÉRREZ; DIANESE, 2013). Inclusive, formigas podem levar esporos fúngicos para as folhas das plantas através das patas, causando uma infestação (PIRES; DEL-CLARO, 2014).

Em resumo, o fogo pode ser benéfico para o cerrado ao aumentar a abundância de polinizadores e a diversidade de flores (BURKLE *et al.*, 2019). Além disso, considerando que: 1- o etileno da fumaça aumenta a floração (FIDELIS; ZIRONDI, 2021); 2- as plantas também podem se beneficiar do fogo, aumentando a concentração de açúcar nos NEFs e a abundância de formigas (ALVES-SILVA; DEL-CLARO, 2013); 3- a resistência a herbívoros pode ser maior em áreas queimadas (ANDRADE *et al.*, 2018), 4- plantas com NEFs são beneficiadas por formigas mutualistas protetoras (DEL-CLARO *et al.*, 2016) e, finalmente, 5- os incêndios antrópicos podem ser bastante prejudiciais para os ambientes de cerrado (GOMES; MIRANDA; BUSTAMANTE, 2018), estudos envolvendo o impacto do fogo no cerrado podem ser importantes para melhorar o entendimento sobre como esse fator modulador altera a dinâmica vegetacional e faunística dessa região e, inclusive, servir de base para a melhoria de programas de manejo e conservação de

ambientes de cerrado. Sendo assim, o presente estudo objetivou investigar como o fogo e formigas mutualistas protetoras impactam estruturas vegetativas e reprodutivas de plantas do cerrado. Particularmente, objetivou-se investigar se o fogo afeta a produção de folhas, a altura das plantas, a produção de botões, de flores e de frutos, além de doenças foliares e do diâmetro das folhas, em três espécies comuns de cerrado, sendo elas: *Byrsonima intermedia* (A. Juss), uma espécie sem NEFs e *Peixotoa tomentosa* (A. Juss) e *Banisteriopsis malifolia* (Nees & Mart.), duas espécies com NEFs e associação mutualística com formigas.

Como hipóteses do estudo, temos que, independentemente da presença de NEFs: (A) sob o aspecto vegetativo, as plantas em áreas em que houve um incêndio produzirão mais folhas no total e terão maior altura, e, em *P. tomentosa*, ainda terão folhas com maior diâmetro e com menor percentual de manchas foliares (relacionadas a doenças fúngicas), em relação às plantas de áreas não queimadas; (B) sob o aspecto reprodutivo, as plantas produzirão mais botões, mais flores e mais frutos em comparação com as plantas de áreas não atingidas pelo incêndio.

4.2 Metodologia

4.2.1 Plantas e local do estudo

Duas espécies de plantas que foram utilizadas no estudo são *Peixotoa tomentosa* e *Byrsonima intermedia*, as quais já tiveram suas características detalhadas no capítulo 1. O local onde foi realizado o estudo é a reserva ecológica Clube Caça e Pesca Itororó, localizada na cidade de Uberlândia (MG), que também já foi descrita em detalhes no capítulo 1. Além disso, também foi utilizada a espécie *Banisteriopsis malifolia* e só foi possível coletar dados de estruturas reprodutivas para essa espécie. *B. malifolia* é uma planta arbustiva da família Malpighiaceae, comum em áreas de cerrado, e sua floração é de março a junho (VILELA *et al.*, 2014). Apresenta inflorescência do tipo panícula, sendo que as flores oferecem óleo e pólen aos visitantes florais e possuem cinco pétalas longipedunculadas (VOGEL, 1974). A flor pode gerar de um a três frutos esquizocárpicos do tipo samarídeo (BARROSO *et al.*, 1999) dispersos pelo vento e a filotaxia é alterna.

4.2.2 Experimento

Os experimentos de campo foram realizados entre 2021 e 2022. Em 2022, foram realizadas coletas de *P. tomentosa*, *B. intermedia* e *B. malifolia*. Nessa etapa, foram selecionados aleatoriamente 20 indivíduos de *B. malifolia*. Além disso, foram marcados aleatoriamente 15 indivíduos de *P. tomentosa* em uma área queimada dentro da reserva, no mesmo ano (2022) e outros 15 indivíduos em área preservada (que não pegou fogo), ao mesmo tempo, na mesma reserva. O mesmo foi feito para *B. intermedia*, com 30 plantas marcadas no total, sendo 15 na área queimada e 15 na área que não estava queimada.

Em *P. tomentosa*, foram contabilizados os botões, as flores e os frutos das plantas nas duas áreas estudadas (queimada e não queimada), ao longo da florada de 2022. Também foram contabilizados o número total de folhas e a altura da planta, nessa mesma época. Para a medição de altura, foi utilizada uma fita métrica. Além disso, foi medido o diâmetro foliar desta espécie. Para isso, foram marcadas aleatoriamente 5 folhas em cada planta e utilizada uma régua para fazer as medições. Por fim, foram coletados dados de percentual de manchas foliares na espécie. Para isso, foram selecionadas 5 folhas aleatoriamente em cada planta e foram utilizadas fotografias tiradas das folhas, que foram analisadas no software Leaf Doctor (PETHYBRIDGE; NELSON, 2015; ALHEETI *et al.* 2021).

Em *B. intermedia*, foram contabilizados o número total de folhas e a altura da planta, também na mesma época (2022), nas plantas da área queimada e da área não queimada, utilizando-se as mesmas ferramentas e técnicas utilizadas para coletar esses dados em *P. tomentosa*.

Em *B. malifolia*, de março a maio de 2021, foram realizadas coletas de florada. Nessa etapa, 20 indivíduos da espécie foram marcados aleatoriamente e foram contabilizados os botões, as flores e os frutos ao longo da florada do respectivo ano. Isso foi feito antes do incêndio, que aconteceu em setembro de 2021 e, como já informado, também foram coletadas as mesmas variáveis após o incêndio em 2022 nessa espécie.

4.2.3 Análises estatísticas

Em *P. tomentosa*, para a análise do impacto do fogo na produção total de folhas, foi utilizado um teste quasipoisson, porque os dados apresentaram superdispersão (deviance residual de 176.70 em 28 graus de liberdade, apêndice M) e para a altura dessa espécie foi utilizado um teste T

(após confirmar a normalidade e homogeneidade de variâncias, apêndice N) e ambas as variáveis foram comparadas entre as plantas da área queimada e não queimada. Para o percentual de manchas foliares, foi utilizado o teste T de Welch, pois os dados têm variâncias desiguais (apêndice O) e para o diâmetro foliar foi utilizado um teste T (após confirmar a normalidade e homogeneidade de variâncias, apêndice P). Em relação à florada de *P. tomentosa*, tanto para comparar a produção de botões (a análise da deviance residual mostra superdispersão, 1402.1 em 28 graus de liberdade, apêndice Q), quanto de flores (a análise da deviance residual mostra superdispersão, 1370.9 em 28 graus de liberdade, apêndice R) e de frutos (a análise da deviance residual mostra superdispersão, 592.07 em 28 graus de liberdade, apêndice S), entre a área queimada e não queimada, foi utilizado um teste quasipoisson. Em relação à *B. intermedia*, para a análise do impacto do fogo na produção total de folhas foi utilizado um teste quasipoisson (a análise da deviance residual mostra superdispersão, 638.82 em 28 graus de liberdade, apêndice T) e para a altura foi utilizado um teste T (após confirmar a homogeneidade de variâncias, apêndice U). O incêndio que ocorreu na reserva do estudo impediu a floração de *B. intermedia*, portanto essa espécie foi analisada apenas sob o aspecto vegetativo. Em relação à *B. malifolia*, tanto para a comparação da produção de botões (a análise da deviance residual mostra superdispersão, 7273.7 em 38 graus de liberdade, apêndice V), quanto para a comparação da produção de flores (a análise da deviance residual mostra superdispersão, 7160.7 em 38 graus de liberdade, apêndice W) e da produção de frutos (a análise da deviance residual mostra superdispersão, 4892.2 em 38 graus de liberdade, apêndice X), foi utilizado um teste quasipoisson.

4.3 Resultados

Em relação à *P. tomentosa*, para a produção total de folhas, houve diferença significativa entre a área queimada e não queimada ($t = 2.76$, $p = 0.0099$), sendo que as plantas da área queimada produziram significativamente mais folhas em relação às plantas da área não queimada, como mostra a figura 1a. Já para a produção total de folhas em *B. intermedia*, não houve diferença significativa entre as duas áreas ($t = 0.39$, $p = 0.7$), como mostra a figura 1b.

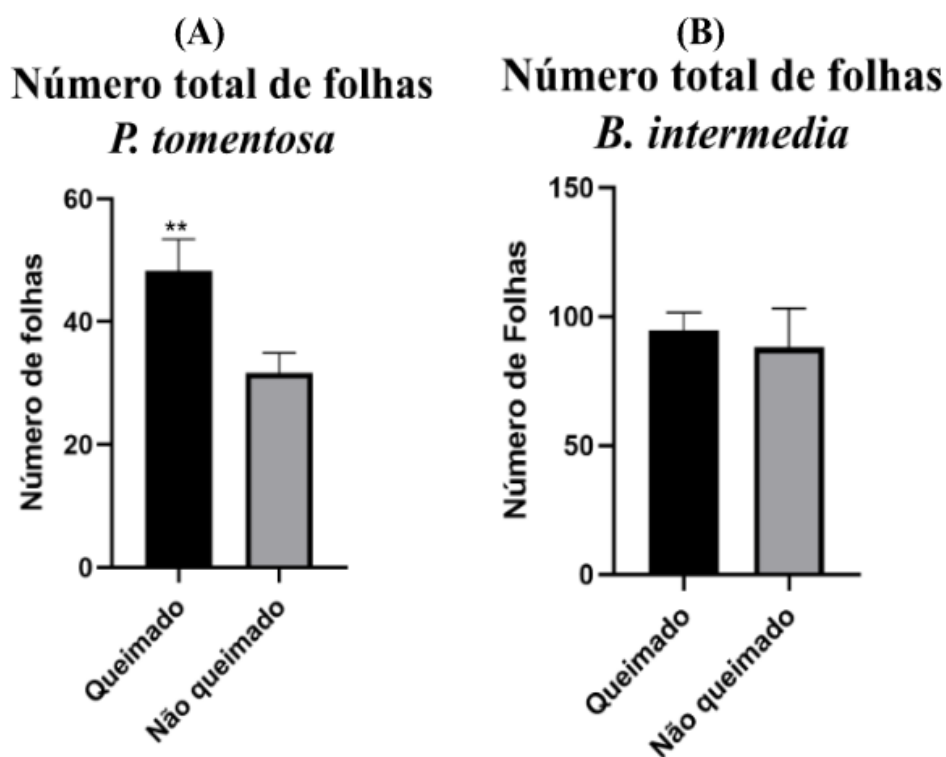


Figura 1. (a) Produção de folhas, de janeiro a maio de 2022, em *Peixotoa tomentosa*, em função da ocorrência ou não de fogo no cerrado; (b) Produção de folhas, de janeiro a maio de 2022, em *Byrsonima intermedia*, em função da ocorrência ou não da ação fogo no cerrado. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU). As barras representam as médias \pm o erro padrão.

Para a altura, em *P. tomentosa*, houve diferença significativa entre as áreas estudadas ($t = -4.1004$, g.l. = 28, $p = 0.0003208$), sendo que as plantas da área queimada eram mais altas que as plantas da área não queimada, como mostra a figura 2a. Já em relação à altura de *B. intermedia*, não houve diferença significativa entre as áreas estudadas ($t = -0.289$, g.l. = 28, $p = 0.775$), como mostra a figura 2b.

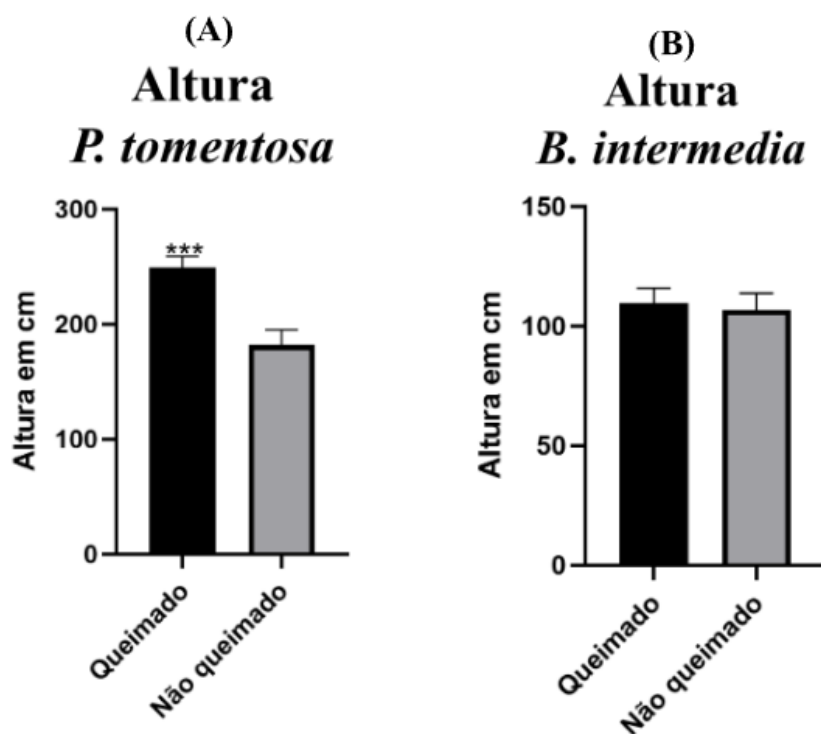


Figura 2 - (a) Altura, em maio de 2022, em *Peixotoa tomentosa*, em função da ocorrência ou não da ação de fogo no cerrado; (b) Altura, em maio de 2022, em *Byrsonima intermedia*, em função da ocorrência ou não da ação fogo no cerrado. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU). As barras representam as médias \pm o erro padrão.

Para o percentual de manchas foliares entre as áreas do estudo, também em *P. tomentosa*, houve diferença significativa ($t = 3.8713$, $df = 15.02$, $p\text{-value} = 0.001504$), sendo que as folhas das plantas da área queimada tinham significativamente menos manchas em relação às folhas das plantas da área não queimada, como mostra a figura 3a. Em relação ao diâmetro foliar de *P. tomentosa*, também houve diferença significativa entre as plantas das duas áreas ($t = -2.9285$, $df = 28$, $p = 0.006699$), sendo que as folhas das plantas da área queimada eram mais largas (maior diâmetro) em relação às folhas das plantas da área não queimada, como mostra a figura 3b.

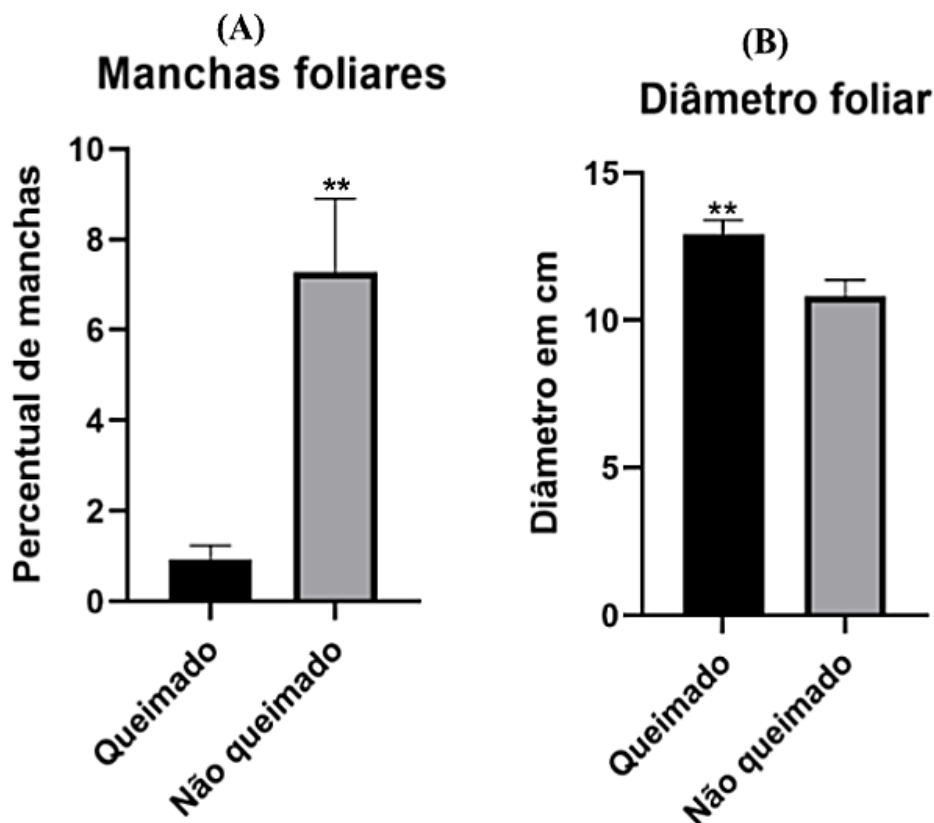


Figura 3 - (a) Percentual de manchas foliares, em fevereiro de 2022, em *Peixotoa tomentosa*, em função da ocorrência ou não do fogo no cerrado; (b) Diâmetro foliar médio, em janeiro de 2022, em *Peixotoa tomentosa*, em função da ocorrência ou não de fogo no cerrado. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU). As barras representam as médias \pm o erro padrão.

Em relação à produção de botões de *P. tomentosa*, também houve diferença significativa entre as duas áreas ($t = 4.099$, $p = 0.000322$), sendo que as plantas da área queimada produziram significativamente mais botões em relação às plantas da área não queimada, como mostra a figura 4a. O mesmo resultado foi observado em relação às flores e aos frutos, em *P. tomentosa*, pois também houve diferença significativa entre as duas áreas, tanto para as flores ($t = 3.326$, $p = 0.00247$), quanto para os frutos ($t = 3.804$, $p = 0.000709$) sendo que as plantas da área queimada produziram significativamente mais flores e mais frutos em relação às plantas da área não queimada, como mostram as figuras 4b e 4c. O percentual de flores que frutificaram na área queimada foi de 41,55% e na área não queimada foi de 18,02%. Já o percentual de botões que frutificaram na área queimada foi de 28,99% e na área não queimada foi de 15,01%.

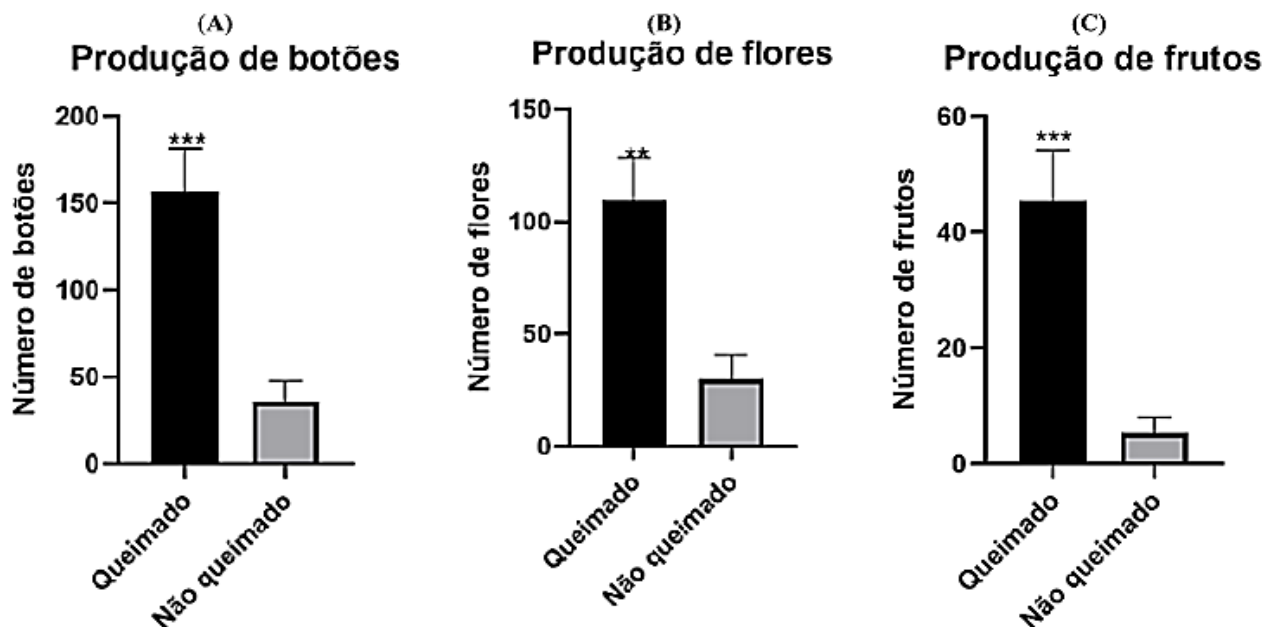


Figura 4 - (a) Produção de botões, de abril a junho de 2022, em *Peixotoa tomentosa*, em função da ocorrência ou não da ação do fogo no cerrado; (b) Produção de flores, de abril a junho de 2022, em *Peixotoa tomentosa*, em função da ocorrência ou não da ação do fogo no cerrado. (c) Produção de frutos, de abril a junho de 2022, em *Peixotoa tomentosa*, produzidos ao longo do tempo, em função da ocorrência ou não da ação fogo no cerrado. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU). As barras representam as médias \pm o erro padrão.

Por fim, em relação à produção de botões de *B. malifolia*, também houve diferença significativa entre as duas áreas ($t = 5.499$, $p = 2.77 \times 10^{-6}$), sendo que as plantas da área queimada produziram significativamente mais botões em relação às plantas da área não queimada, como mostra a figura 5a. O mesmo foi observado para flores e frutos nessa espécie, porque houve diferença significativa entre as duas áreas, tanto para flores ($t = 2.93$, $p = 0.0057$), quanto para frutos ($t = 2.95$, $p = 0.00542$), sendo que as plantas da área queimada produziram significativamente mais flores e mais frutos em relação às plantas da área não queimada, como mostram as figuras 5b e 5c. O percentual de flores que frutificaram antes do fogo foi de 63,52% e após o fogo foi de 66,83%. Já o percentual de botões que frutificaram antes do fogo foi de 71,62% e após o fogo foi de 29,32%.

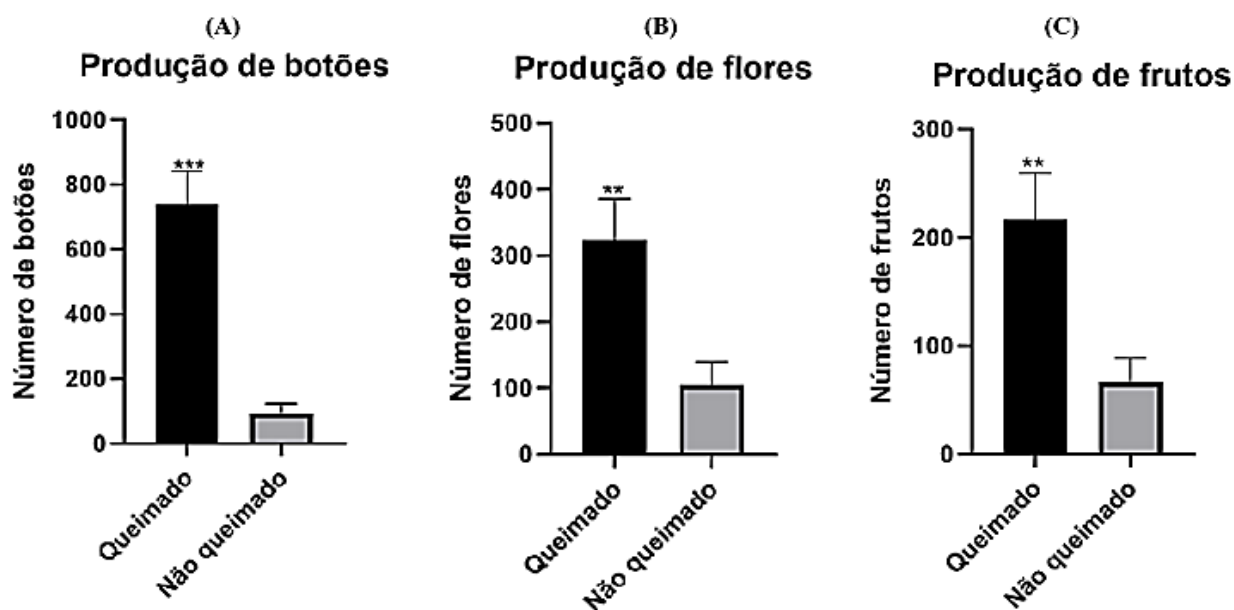


Figura 5 - (a) Produção de botões, de março a junho de 2022, em *Banisteriopsis malifolia*, em função da ação do fogo no cerrado; (b) Produção de flores, de março a junho de 2022, em *Banisteriopsis malifolia*, em função da ação do fogo no cerrado; (c) Produção de frutos, de março a junho de 2022, em *Banisteriopsis malifolia*, em função da ação do fogo no cerrado. Dados coletados no Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU). As barras representam as médias \pm o erro padrão.

4.4 Discussão

Independentemente da presença de NEFs, sob o aspecto vegetativo, a maioria das plantas em áreas em que houve um incêndio produziram mais folhas no total e tiveram maior altura. Sob o aspecto reprodutivo, a maioria das plantas nas áreas queimadas produziram mais botões, mais flores e mais frutos em comparação com as plantas de áreas não atingidas pelo incêndio.

Assim, considerando nossa primeira hipótese (A), várias variáveis foram significativas, como a produção total de folhas, que apresentou diferença significativa em *P. tomentosa*, mas não em *B. intermedia*, entre as plantas da área queimada e não queimada. Isso indica que, em *P. tomentosa*, o fogo beneficiou o número de folhas presentes na planta, o que não ocorreu em *B. intermedia*. A altura de *P. tomentosa* também foi significativamente diferente entre as duas áreas, na qual as plantas da área queimada foram significativamente mais altas do que as plantas da área não queimada, indicando que o fogo induziu um investimento em crescimento dos indivíduos. Isso foi o oposto do resultado da altura das plantas de *B. intermedia*, que não foram significativamente diferentes entre as áreas estudadas, o que indica que o fogo não afeta de maneira significativa a

altura nessa espécie. Assim, consideramos que, nos casos estudados, as plantas com NEFs tiveram mais benefícios na rebrota em relação às plantas sem NEFs. Provavelmente, o mutualismo protetivo das formigas está agindo em conjunto com o fogo, melhorando muito o desempenho dessas plantas.

Houve também uma diferença significativa no diâmetro foliar das plantas de *P. tomentosa*, entre as áreas do estudo, sendo que as plantas de área queimada tinham diâmetro foliar significativamente maior em relação às plantas da área não queimada. Isso indica que o fogo também foi benéfico, pelo menos indiretamente, para produzir folhas de maior tamanho. Ou seja, além do fogo ter afetado significativamente a quantidade de folhas em *P. tomentosa*, também houve um impacto positivo e significativo no tamanho dessas folhas, demonstrando novamente uma resposta das plantas ao incêndio.

Já a hipótese B foi totalmente confirmada, porque todas as variáveis foram significativamente diferentes entre as áreas do estudo. A produção de botões, de flores e de frutos, tanto em *P. tomentosa*, quanto em *B. malifolia*, foi significativamente diferente entre as duas áreas estudadas, sendo que as plantas da área queimada apresentavam significativamente mais botões, mais flores e mais frutos em relação às plantas da área não queimada, em ambas as espécies. Em *P. tomentosa*, o percentual de botões e flores que frutificaram também foi maior nas plantas da área queimada, o que não ocorreu em *B. malifolia*, na qual o percentual de flores que frutificaram foi parecido entre as áreas (63,5% e 66,8%, antes e depois do fogo, respectivamente) e o percentual de botões que frutificaram foi maior nas plantas antes do fogo (71,6% e 29,6%, antes e após o fogo, respectivamente). Isso indica que o fogo foi bastante benéfico para a parte reprodutiva das duas espécies, melhorando muito a produção de estruturas reprodutivas. Além disso, o percentual de manchas foliares também foi significativamente diferente entre as plantas das duas áreas, sendo que as plantas da área queimada apresentaram de maneira significativa um menor percentual de área manchada em cada folha em relação às plantas da área não queimada. Isso indica que o fogo também foi benéfico ao reduzir a quantidade de doenças foliares na espécie, provavelmente eliminando fungos que atacam folhas da região onde ocorreu o incêndio. Dentre os principais fungos causadores de ferrugem em folhas de plantas de *Peixotoa sp.* podemos citar *Puccinia inrecta* como um dos mais comuns e que ataca várias plantas do gênero em questão (CASTRO, 2012; HENNEN *et al.*, 2005). Em *Peixotoa macrophylla*, por exemplo, existem alguns fungos relatados parasitando as folhas da planta, sendo os principais *Mycovellosiella peixotoae* (FARR *et al.*, 2009), *Cercospora peixotoae* e *Passalora peixotoae* (MENDES; URBEN, 2023). Fungos de *Passalora sp.* também infectam folhas de *Peixotoa goiana* (HERNÁNDEZ-GUTIÉRREZ, 2000) e *Peixotoa reticulata* (HERNÁNDEZ-GUTIÉRREZ; DIANESE, 2013).

Alves-Silva e Del-Claro (2014), ao comparar o mutualismo protetivo de formigas *Camponotus crassus*, entre plantas de *Banisteriopsis malifolia*, contra a ação do tripe herbívoro *Pseudophilothrips obscuricornis*, demonstraram que as formigas foram incapazes de proteger a planta, que recebeu muitos ataques dos tripes e ainda tiveram muitas das suas folhas necrosadas. Os autores argumentam que isso provavelmente é devido ao líquido açucarado que os tripes secretam e que atraem as formigas, fazendo com que elas não ataquem os próprios tripes. No presente estudo, apesar de não ter sido avaliada a parte vegetativa de *B. malifolia*, não foi observada nenhuma folha necrosada nas plantas utilizadas (observação pessoal).

De modo contrário, Del-Claro e Marquis (2015), em um estudo comparando o efeito das formigas em eventos pós-fogo em *Peixotoa tomentosa*, demonstraram que as formigas foram capazes de reduzir a herbivoria e a abundância de tripes e de aumentar a produção de frutos e sementes, tanto antes quanto após o evento do fogo. Além disso, os autores constataram que plantas com múltiplas espécies de formigas sofreram mais herbivoria do que plantas com uma única espécie. Após o fogo, o efeito protetor das formigas diminuiu e as taxas de herbivoria aumentaram. Porém, a espécie de formiga teve um efeito maior do que o fogo na interação formiga-planta-herbívoro. No presente estudo, o fogo afetou positivamente todas as variáveis analisadas (produção total de folhas, altura das plantas, produção de botões, de flores e de frutos) e as plantas com NEFs tiveram melhor desempenho que as plantas sem NEFs, o que sugere um efeito protetivo de formigas mutualistas, que podem beneficiar as plantas junto com o fogo.

A riqueza de espécies de formigas pode variar dependendo da altitude. Nesse sentido, Neves *et al.* (2016) perceberam que, em campos rupestres, a altitude influencia na riqueza e composição de espécies de formigas em eventos pós-fogo. Em altitudes de 800 metros, não há diferença na riqueza de espécies de formigas entre áreas queimadas e não queimadas. Porém, a 1300 metros, as áreas queimadas apresentaram maior riqueza de espécies de formigas em comparação com as áreas não queimadas. Porém, dez meses após o fogo, já não havia nenhuma diferença na riqueza de espécies desses insetos entre as áreas queimada e não queimada. Oliveira *et al.* (2021) encontraram um resultado um pouco diferente do anterior. Eles constataram que a riqueza de espécies de formigas não foi afetada pelo fogo em uma área de cerrado apenas 2 e 4 meses após o evento do fogo. Por outro lado, a composição de formigas foi significativamente afetada, entre uma área sem fogo e 4 meses após o fogo. Isso indica que, nessa área, a composição das formigas é um bom indicador das respostas das comunidades de formigas aos efeitos pós-fogo.

A relação entre o fogo e o estresse das plantas é outro tópico relevante. Nesse sentido, Alves-Silva e Del-Claro (2013), em um estudo analisando se a rebrota pós-fogo influencia o estresse e a abundância de formigas em *Banisteriopsis campestris*, constataram que, em plantas

rebrotadas, houve um aumento do estresse na planta, com uma assimetria flutuante foliar 51,7% mais alta nas áreas queimadas em relação às áreas não queimadas. Esse estresse resultou em uma maior concentração de açúcar no néctar extrafloral de 35,7% em relação à área não queimada e em uma abundância de formigas *Camponotus crassus* 21,7% maior nessas mesmas áreas. Isso indica que o pós-fogo, apesar de ser estressante para as plantas, aumenta a concentração de açúcar no néctar extrafloral e a abundância de formigas, as quais estavam relacionadas a uma menor taxa de herbivoria, o que fortalece o mutualismo formiga-planta. No presente estudo, parece haver um efeito positivo de formigas, em adição ao efeito benéfico do fogo, o que confirma os resultados do estudo de Alves-Silva e Del-Claro (2013) em relação à maior proteção de formigas em ambientes pós-fogo.

Infestações fúngicas foliares afetaram as plantas de *P. tomentosa* no presente estudo e, nesse sentido, Pires e Del-Claro (2014) analisando *Qualea multiflora* (Vochysiaceae), após um incêndio em área de cerrado, constataram que a herbivoria foliar é mais alta em ramos sem formigas, porém, nos ramos com maior abundância de formigas houve significativamente uma maior frequência de manchas fúngicas. Os autores acreditam que isso pode ser devido ao fato de que as formigas podem trazer esporos fúngicos nas patas. Esse resultado difere do resultado do presente estudo, no qual as plantas em áreas queimadas praticamente não possuíam manchas fúngicas e, em contrapartida, as plantas das áreas não queimadas sofreram muito mais com infestações fúngicas.

Outro estudo que demonstra os efeitos benéficos do fogo em plantas de cerrado é Delgado, Morais e Rossato (2022), que demonstraram que, em *Stryphnodendron adstringens* (Fabaceae), as plantas, após evento de fogo, produziram mais NEFs e apresentaram uma rebrota mais rápida e vigorosa em comparação com as plantas de áreas não queimadas. Isso condiz com o presente estudo, que também constatou uma rebrota mais rápida e vigorosa, com as estruturas vegetativas e reprodutivas aparecendo rapidamente e em maior quantidade nas plantas de áreas queimadas.

Como fator modulador do cerrado há milhares de anos, o fogo induziu adaptações que tornam o cerrado relativamente resistente a esse impacto. Nesse sentido, Stefani *et al.* (2017) demonstraram que o fogo afeta menos negativamente alguns aspectos do cerrado do que o desmatamento. As áreas que pegaram fogo tinham flores mais simétricas em relação às áreas desmatadas e, apesar de não significativo, as áreas queimadas também produziram mais frutos e sementes em relação às áreas de desmatamento. Além disso, o solo da área queimada também se mostrou melhor nesse estudo, com maior quantidade de nutrientes e matéria orgânica e menor concentração de alumínio do que na área desmatada. Isso indica que o cerrado está mais bem adaptado ao fogo do que ao desmatamento, o que faz sentido se levarmos em consideração que o fogo é um fator modulador do cerrado há vários milênios. O presente estudo também teve alguns

resultados semelhantes, porém comparando áreas queimadas e não queimadas, com as áreas queimadas também frutificando melhor em relação às áreas não queimadas.

As implicações do fogo na floração também são notáveis, como em Pilon *et al.* (2018), que demonstraram que o fogo melhora significativamente a floração de espécies vegetais do cerrado, com 63% dos indivíduos amostrados em áreas queimadas em sua pesquisa florescendo, contra apenas 19% de indivíduos que floresceram em áreas não queimadas. Além disso, em relação às espécies que eles utilizaram, 79% delas floresceu nas áreas queimadas e 20 espécies só floresceram após o fogo. Isso demonstra o papel que o fogo no cerrado pode ter no aumento da floração de várias espécies do bioma. Esses resultados também condizem com os resultados do presente estudo, no qual também houve um aumento considerável de floração nas plantas das áreas queimadas em relação às plantas das áreas não queimadas, tanto em *P. tomentosa*, quanto em *B. malifolia*.

O impacto positivo do fogo também é notável em outras estruturas reprodutivas, como botões florais, como demonstrado em *Qualea parviflora* (Vochysiaceae), em um estudo de Palermo e Miranda (2012), em que a produção de botões florais foi maior em áreas queimadas em comparação com áreas não queimadas, porém a proporção de botões que produzem flores e frutos foi a mesma em ambas as áreas queimada e não queimada. Um ano após o fogo, as plantas da área queimada não produziram inflorescências, enquanto na área não queimada a produtividade foi maior nessa época em relação ao ano anterior. Isso sugere que a espécie pode levar mais de um ano para retornar ao ciclo normal de reprodução e condiz, em partes, com o presente estudo, porque a produção de botões também foi mais alta nas áreas queimadas, porém, no presente estudo, a floração e a frutificação também foram impactadas positivamente pelo fogo, o que não acontece no estudo de Palermo e Miranda (2012).

Porém, nem sempre o fogo é positivo para as espécies vegetais de cerrado, como em Rosa *et al.* (2021), que demonstraram que a riqueza de espécies de formigas arborícolas decresce significativamente em áreas pós-fogo e que as espécies de formigas arborícolas são mais suscetíveis ao fogo em relação às formigas não arborícolas. Isso indica que eventos frequentes de incêndio podem afetar negativamente a comunidade de formigas arbóreas e criar uma homogeneização de suas comunidades. Além disso, o fogo pode influenciar negativamente no estabelecimento de algumas espécies de formigas, como *Atta sexdens rubropilosa*, como no estudo de Silva *et al.* (2016), em que os autores constataram que, em solos queimados, o estabelecimento de colônias dessas espécies foi significativamente menor do que em solos não queimados, demonstrando que o efeito do fogo pode atrapalhar o estabelecimento de algumas espécies de formigas.

Consoante ao impacto negativo do fogo, Sousa e Cunha (2018) não encontraram diferença significativa na frutificação de *Anacardium humile* (Anacardiaceae) entre áreas queimada e não

queimada. Além disso, a área não queimada nesse estudo produziu mais botões e flores do que a área queimada. Isso foi o contrário dos resultados de presente estudo, no qual todas as estruturas reprodutivas analisadas (botões, flores e frutos) em ambas as espécies estudadas (*P. tomentosa* e *B. malifolia*) foram positivamente impactadas pelo fogo, havendo incremento na produção de botões, flores e frutos nas duas espécies na área queimada em relação à área não queimada.

Por fim, Souza; Albino; Prado (2017) constataram que, em seis espécies arbóreas comuns de cerrado, plantas de áreas queimadas tiveram um crescimento mais rápido de folhas, porém com diminuição do tempo de vida das folhas, em comparação com plantas de áreas não queimadas. Esse tempo de vida mais curto das folhas impediu a herbivoria e a perda de água durante a estação seca. Isso demonstra que o fogo é um fator importante no cerrado, que influencia a produção de folhas em árvores deste bioma. Isso também condiz com o presente estudo, que, em *P. tomentosa*, foi constatado maior produção de folhas e folhas de maior tamanho em áreas queimadas, em relação às áreas não queimadas, também havendo efeito positivo do fogo no desenvolvimento vegetativo da espécie em questão.

Para concluir, a análise abrangente desses estudos ressalta que o fogo tem um papel multifacetado nas interações ecológicas no cerrado. Os efeitos do fogo nas comunidades de formigas, na floração, no crescimento vegetativo e na resposta ao estresse são variáveis e dependentes das espécies envolvidas, bem como das condições específicas do ambiente. Compreender essas complexas relações é fundamental para um manejo sustentável desse ecossistema diversificado.

4.5 Conclusões

A maioria das variáveis deste estudo foram significativas e apresentam impacto positivo do fogo nas estruturas vegetativas e reprodutivas das plantas estudadas. Apenas o número total de folhas e a altura de *B. intermedia* não foram significativos entre as plantas das áreas queimada e não queimada, indicando um possível efeito benéfico de formigas mutualistas protetoras, porque *B. intermedia*, por não possuir NEFs, tem uma associação mais fraca com formigas e foi a única das três plantas que não apresentou nenhuma variável significativa entre as áreas queimada e não queimada. Todas as outras variáveis mostram resultados significativos e positivos para o impacto do fogo. *P. tomentosa* e *B. malifolia* apresentaram maior produção de botões, flores e frutos nas plantas da área queimada em relação às plantas da área não queimada. *P. tomentosa* também teve um maior

percentual de botões e flores que frutificaram na área queimada, mas em, *B. intermedia*, isso não ocorreu, pois o percentual de flores que frutificaram foi semelhante entre as áreas e as plantas antes do fogo tiveram um percentual maior de botões que frutificaram. Apesar disso, a produção total de botões, flores e frutos entre as plantas antes e após o fogo para essa espécie foi muito diferente. E, ainda, *P. tomentosa* também apresentou maior quantidade de folhas e maior altura das plantas na área queimada. Isso demonstra que o fogo teve um impacto bem positivo para as plantas dessas espécies e que as espécies vegetais de cerrado estão bem adaptadas ao fogo e se recuperam rápido, tendo até um incremento de performance logo após um incêndio. Porém, mais estudos são necessários para averiguar se incêndios ocorrendo com maior frequência podem levar a resultados diferentes e, possivelmente, negativos. E, por fim, a associação de formigas com as plantas com NEFs parece beneficiar o desempenho das plantas, sendo um bom aditivo positivo em relação aos benefícios já proporcionados pelo fogo.

Referências

- ALVES-SILVA, E.; DEL-CLARO, K. Effect of post-fire resprouting on leaf fluctuating asymmetry, extrafloral nectar quality, and ant–plant–herbivore interactions. **Naturwissenschaften**, v. 100, n. 6, p. 525–532, 2013.
- ALVES-SILVA, E.; DEL-CLARO, K. Fire triggers the activity of extrafloral nectaries, but ants fail to protect the plant against herbivores in a neotropical savanna. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 8, n. 3, p. 233–240, 2014.
- ANDRADE, J. F. *et al.* Fire mediated herbivory and plant defense of a neotropical shrub. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 13, n. 3, p. 489–498, 2018.
- ANJOS, D. V.; CAMPOS, R. B. F.; RIBEIRO, S. P. Temporal Turnover of Species Maintains Ant Diversity but Transforms Species Assemblage Recovering from Fire Disturbance. **Sociobiology**, v. 62, n. 3, p. 389, 2015.
- ARRUDA, F. V. *et al.* Different burning intensities affect cavity utilization patterns by arboreal ants in a tropical savanna canopy. **Ecological Indicators**, v. 116, p. 106493, 2020.
- BARROSO *et al.* **Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas**. Viçosa: UFV, 443p, 1999.
- BURKLE, L. A. *et al.* Wildfires Influence Abundance, Diversity, and Intraspecific and Interspecific Trait Variation of Native Bees and Flowering Plants Across Burned and Unburned Landscapes. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 7, 2019.
- CANEDO-JÚNIOR, E. O. *et al.* Can anthropic fires affect epigaeic and hypogaeic Cerrado ant (Hymenoptera: Formicidae) communities in the same way? **Revista de Biología Tropical**, v. 64, n. 1, p. 95, 2016.
- CASTRO, M. T. Pucciniales em plantas nativas do cerrado brasileiro e em algumas exóticas. 2012. 105 f. Dissertação (mestrado) – Fitopatologia, **Universidade de Brasília**, Brasília, 2012.
- COSTA-MILANEZ, C. B. *et al.* Effect of Fire on Ant Assemblages in Brazilian Cerrado in Areas containing Vereda Wetlands. **Sociobiology**, v. 62, n. 4, 2015.
- COSTA, A. DAS G. *et al.* Fire Influence on the Ants Community in Savanic and Forest Environments of the Cerrado Biome. **Floresta e Ambiente**, v. 29, n. 1, 2022.
- CUNHA, H. F. DA *et al.* Post-fire recovery of arthropod assemblage in an area of Brazilian savanna. **EntomoBrasilis**, v. 13, p. e0885, 2020.
- DEL-CLARO, K.; DIRZO, R. Impacts of Anthropocene Defaunation on Plant-Animal Interactions. *In*: DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. **Plant-Animal Interactions**. Springer International Publishing, p. 333–345, 2021.

DEL-CLARO, K.; MARQUIS, R. J. Ant Species Identity has a Greater Effect than Fire on the Outcome of an Ant Protection System in Brazilian Cerrado. **Biotropica**, v. 47, n. 4, p. 459–467, 2015.

DEL-CLARO, K. *et al.* Loss and gains in ant–plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. **Insectes Sociaux**, v. 63, n. 2, p. 207–221, 2016.

DELGADO, M. N.; MORAIS, H. C.; ROSSATTO, D. R. The role of leaf cutting and fire on extrafloral nectaries and nectar production in *Stryphnodendron adstringens* (Fabaceae, Mimosoideae) plants. **Plant Species Biology**, v. 37, n. 4, p. 268–277, 2022.

DURIGAN, G.; RATTER, J. A. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. **Journal of Applied Ecology**, v. 53, n. 1, p. 11–15, 2015.

FAGUNDES, R. *et al.* Limited effects of fire disturbances on the species diversity and structure of ant–plant interaction networks in Brazilian Cerrado. **Acta Oecologica**, v. 93, p. 65–73, 2018.

FARR, D.F.; ROSSMAN, A.Y.; PALM, M. E. *et al.* (n.d.) Fungal Databases, Systematic Botany & Mycology Laboratory, **ARS, USDA**, 2009.

FIDELIS, A.; ZIRONDI, H. L. And after fire, the Cerrado flowers: A review of post-fire flowering in a tropical savanna. **Flora**, v. 280, p. 151849, 2021.

GOMES, L.; MIRANDA, H. S.; BUSTAMANTE, M. M. DA C. How can we advance the knowledge on the behavior and effects of fire in the Cerrado biome? **Forest Ecology and Management**, v. 417, p. 281–290, 2018.

HENNEN, J. F.; FIGUEIREDO, M. B.; CARVALHO JÚNIOR, A. A. *et al.* Catalogue of the species of plant rust fungi (Uredinales) of Brazil. Rio de Janeiro: Instituto de pesquisas. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, 490 p, 2005.

HERNÁNDEZ-GUTIÉRREZ, A. H. Fungos cercosporóides em plantas nativas do Cerrado. 2000. Tese (Doutorado) **Universidade de Brasília**. 272 p.

HERNÁNDEZ-GUTIÉRREZ, A.; DIANESE, J. C. New *Passalora* species on *Peixotoa* (Malpighiaceae) from the Brazilian Cerrado. **Mycological Progress**, v. 13, n. 1, p. 75-79, 2013.

KORNDÖRFER, A. P.; DEL-CLARO, K. Ant Defense Versus Induced Defense in *Lafoensia pacari* (Lythraceae), a Myrmecophilous Tree of the Brazilian Cerrado. **Biotropica**, v. 38, n. 6, p. 786–788, 2006.

MENDES, M. A. S.; URBEN, A. F. Fungos relatados em plantas no Brasil, Laboratório de Quarentena Vegetal. Brasília, DF: **Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia**, 2023.

NEVES, F. D. S. *et al.* Ants in Burned and Unburned Areas in Campos Rupestres Ecosystem. **Sociobiology**, v. 63, n. 1, p. 628, 2016.

OLIVEIRA, T. C. T. DE *et al.* The effect of anthropic fires on ant assemblage in the Cerrado of Southeastern Brazil. **Revista Agrogeoambiental**, v. 13, n. 4, 2021.

PALERMO, A. C.; MIRANDA, H. S. Efeito do fogo na produção de frutos de *Qualea parviflora* Mart. (Vochysiaceae) em cerrado *sensu stricto*. **Revista Árvore**, v. 36, n. 4, p. 685–693, 2012.

PETHYBRIDGE, S. J.; NELSON, S. C. Leaf doctor: A new portable application for quantifying plant disease severity. **Plant Disease**, v. 99, n. 10, p. 1310–1316, 2015.

PILON, N. A. L. *et al.* Quantifying the short-term flowering after fire in some plant communities of a cerrado grassland. **Plant Ecology & Diversity**, v. 11, n. 3, p. 259–266, 2018.

PIRES, L. P.; DEL-CLARO, K. Variation in the Outcomes of an Ant-Plant System: Fire and Leaf Fungus Infection Reduce Benefits to Plants with Extrafloral Nectaries. **Journal of Insect Science**, v. 14, n. 84, p. 1–10, 2014.

ROSA, T. F. *et al.* The effects of high-severity fires on the arboreal ant community of a Neotropical savanna. **Oecologia**, v. 196, n. 4, p. 951–961, 2021.

SILVA, D. A. DA *et al.* Post-Fire Effect of Savannah Vegetation on the Establishment of New Colonies of *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae). **Florida Entomologist**, v. 99, n. 4, p. 744–749, 2016.

SIMON, M. F.; PENNINGTON, T. Evidence for Adaptation to Fire Regimes in the Tropical Savannas of the Brazilian Cerrado. **International Journal of Plant Sciences**, v. 173, n. 6, p. 711–723, 2012.

SOUSA, D. G. DE; CUNHA, H. F. DA. Effect of fire on flowering and fruiting of *Anacardium humile* (Anacardiaceae) in cerrado stricto sensu. **Revista Árvore**, v. 42, n. 6, 2018.

SOUZA, J. P.; ALBINO, A. L. S.; PRADO, C. H. B. A. Evidence of the effects of fire on branching and leaf development in cerrado trees. **Acta Botanica Brasilica**, v. 31, n. 4, p. 677–685, 2017.

STEFANI, V. *et al.* The Influence of Fire and Deforestation on the Floral Symmetry and Fitness of *Adenocalymma nodosum* (Bignoniaceae). **Sociobiology**, v. 64, n. 3, p. 301, 2017.

VILELA, A. A. *et al.* Climate changes affecting biotic interactions, phenology, and reproductive success in a savanna community over a 10-year period. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 12, n. 2, p. 215–227, 2017.

VILELA, A. A.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M.; DEL-CLARO, K. Conditional outcomes in ant–plant–herbivore interactions influenced by sequential flowering. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 209, n. 7, p. 359–366, 2014.

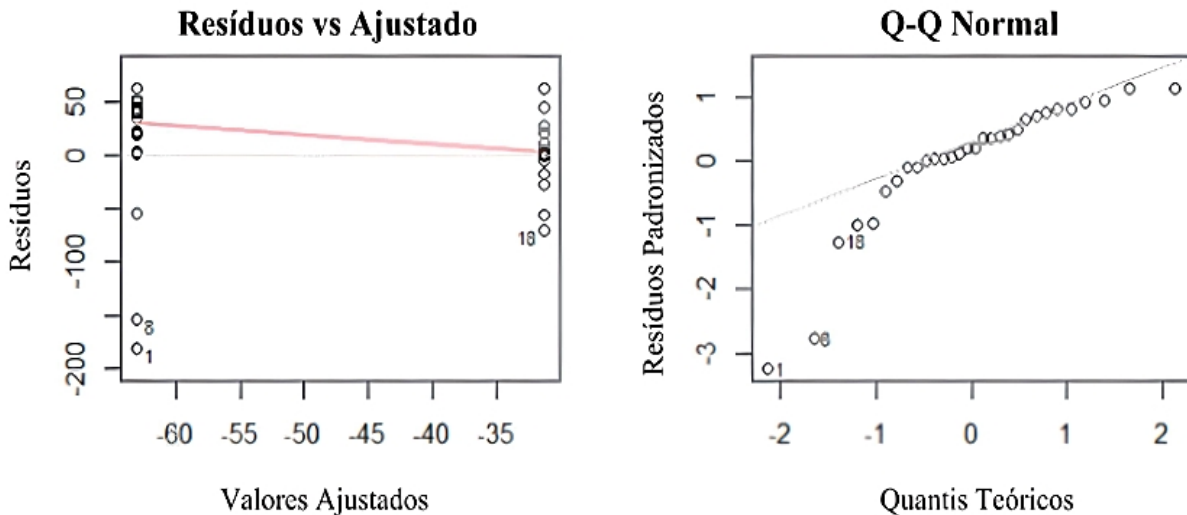
VOGEL, S. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. **Tropische und subtropische Pflanzenwelt**, v. 7, p. 285–547, 1974.

Considerações finais

Os resultados mostraram que, tanto a herbivoria foliar, quanto o fogo e, até mesmo o tipo de planta vizinha, podem impactar no desenvolvimento vegetativo e reprodutivo das espécies vegetais do cerrado. A herbivoria tende a afetar de maneira negativa, fazendo com que as plantas produzam menos folhas jovens. Já o fogo, tende a provocar uma resposta positiva das plantas, fazendo com que as plantas produzam mais folhas no total, tenham maior altura e produzam mais botões, flores e frutos, além de produzir folhas de maior tamanho e com menos doenças fúngicas, pelo menos em uma das espécies. Além da resposta positiva ao fogo, as formigas, atraídas para as plantas com NEFs, também parecem beneficiar as plantas em um ambiente pós-fogo, aumentando o benefício já proporcionado pelo fogo, já que as espécies vegetais com NEFs no estudo tiveram mais variáveis significativas do que a espécie sem NEFs. Além disso, o tipo de vizinho também pode afetar o desenvolvimento das plantas, sugerindo que uma planta com NEFs pode compartilhar formigas com plantas sem NEFs que estiverem próximas, beneficiando estas e se prejudicando nessa interação, o que indica que a proximidade com plantas vizinhas e o tipo de espécies vizinhas também afetam o desenvolvimento vegetal. Estudos como o presente trabalho mostram a necessidade de se analisar os sistemas de interação planta-inseto no cerrado de uma maneira mais ampla, buscando investigar várias variáveis vegetais e vários sistemas ecológicos, além das espécies em questão e de fatores moduladores como o fogo. Esse tipo de estudo pode ajudar os gestores ambientais a escolher as espécies vegetais que têm mais chance de conviverem juntas, além de melhorar a compreensão de sistemas planta-herbívoro-fogo, auxiliando na melhora de programas de manejo e conservação de habitats degradados.

Material suplementar (Capítulo 1)

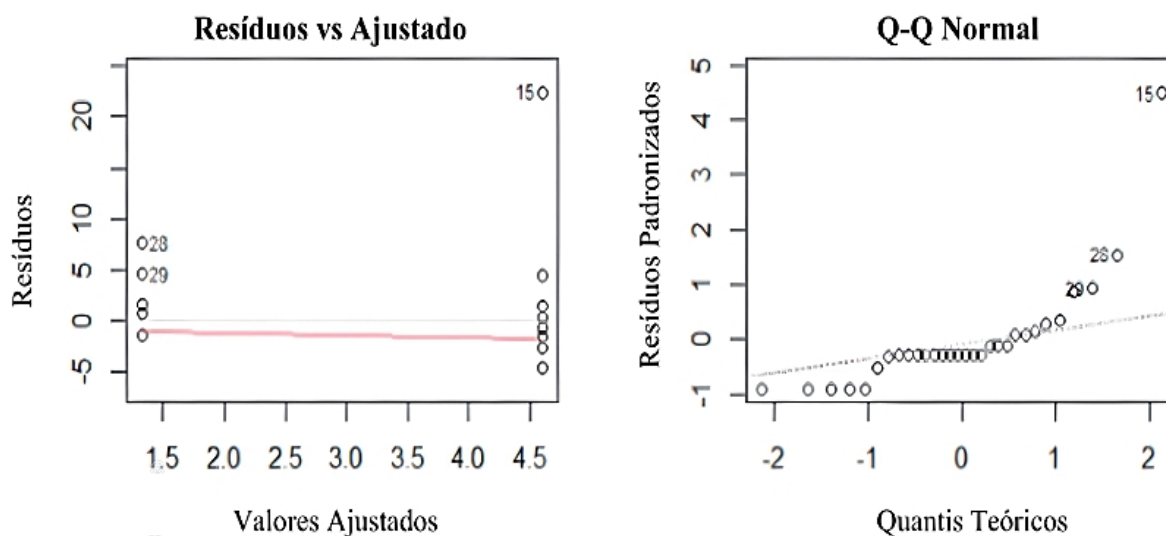
Para a comparação do número de folhas de *B. intermedia*, foi testada a homogeneidade de variâncias e a normalidade dos dados, utilizando a análise gráfica dos resíduos (APÊNDICE A).



APÊNDICE A - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Pelos gráficos dos resíduos (Q-Q Normal), a maioria dos pontos passam em cima ou muito próximos da linha da distribuição normal, o que indica um desvio leve dessa distribuição. Leves a moderados desvios da distribuição normal não afetam significativamente o poder de inferência dos testes paramétricos convencionais. Porém, as variâncias são diferentes (Resíduos vs Ajustado).

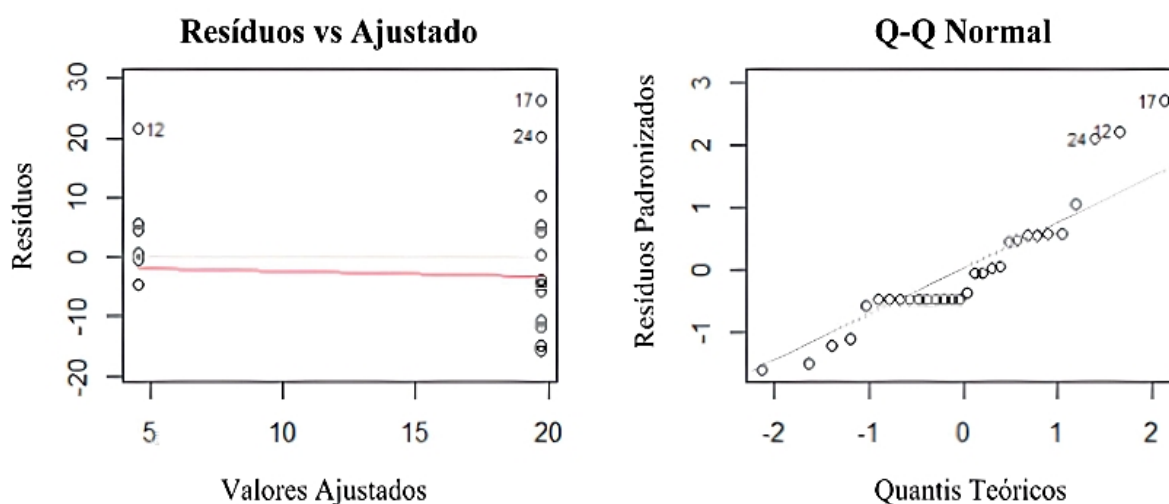
Para analisar a taxa de crescimento de *B. intermedia*, foi testada a homogeneidade de variâncias e normalidade dos dados pela análise gráfica dos resíduos (APÊNDICE B).



APÊNDICE B - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

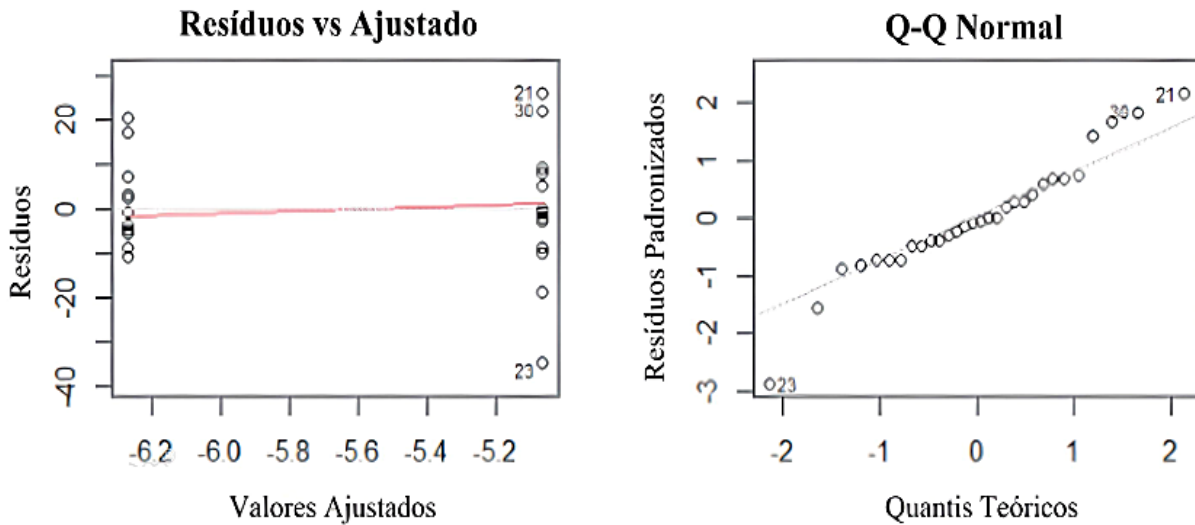
Pelos resíduos, as variâncias realmente são desiguais (Resíduos vs Ajustado), porém apenas por conta de um outlier (15) e a distribuição não desvia muito da normal (Q-Q Normal). Dessa forma, escolheu-se o teste T de Welch, que assume variâncias desiguais.

Em relação às folhas jovens de *B. intermedia*, não há homogeneidade de variâncias e a distribuição não é normal, comprovados pela análise gráfica dos resíduos (APÊNDICE C).



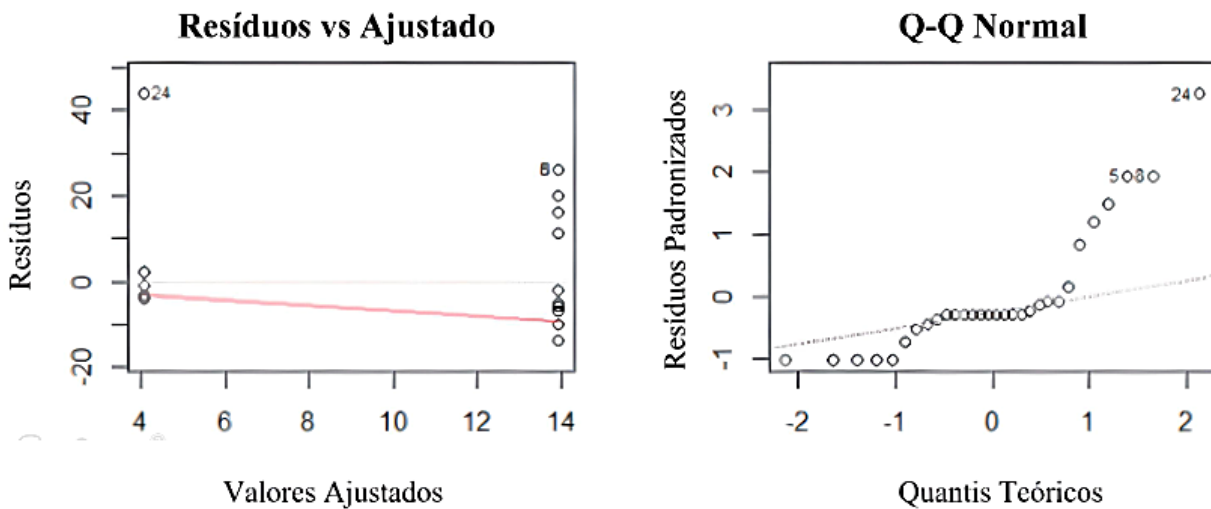
APÊNDICE C - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Para a comparação da produção líquida de folhas de *P. tomentosa*, a análise dos resíduos mostra que as variâncias são desiguais, mas a distribuição é normal (APÊNDICE D).



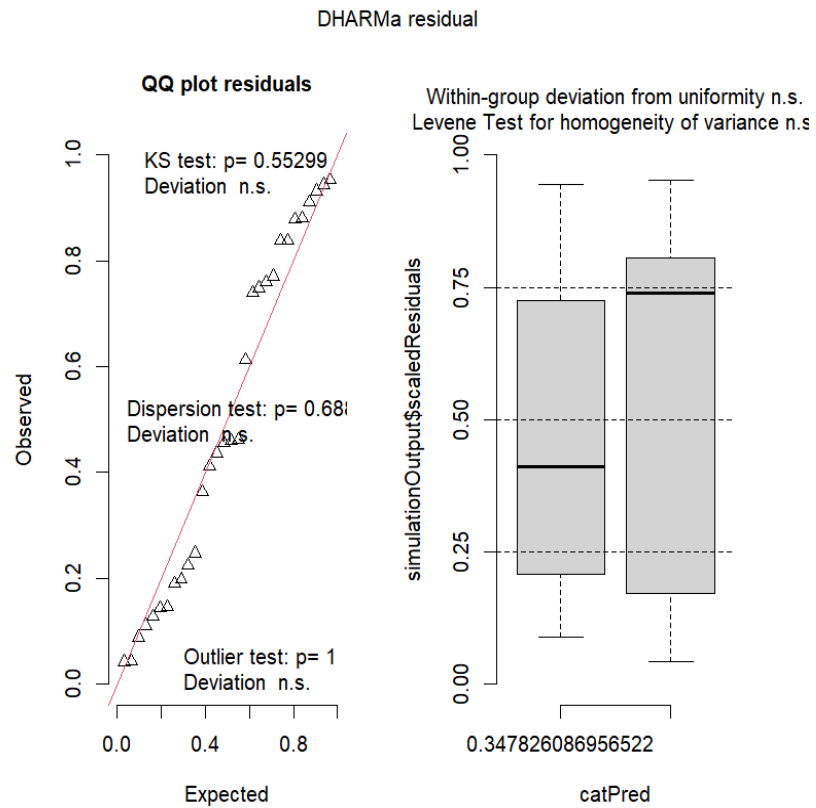
APÊNDICE D - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Para a comparação da taxa de crescimento de *P. tomentosa*, as variâncias são homogêneas, mas a distribuição não é normal (APÊNDICE E). Como a principal premissa do teste T é que as variâncias sejam homogêneas, foi escolhido esse teste para modelar esses dados.



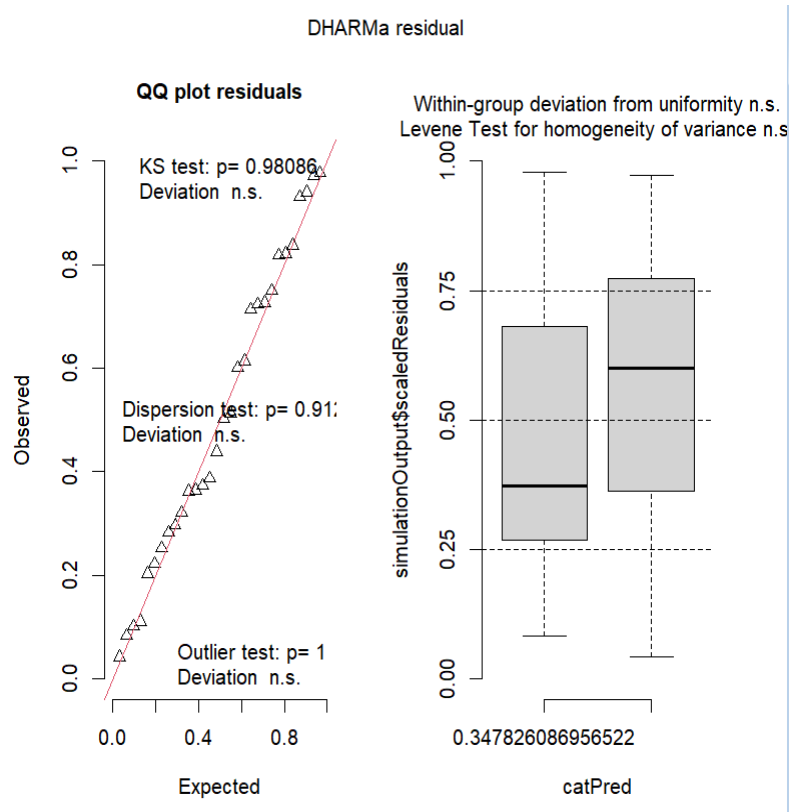
APÊNDICE E - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Em relação às folhas jovens de *P. tomentosa*, o gráfico de resíduos do DHARma não mostrou nenhum problema significativo com o modelo escolhido (APÊNDICE F).



APÊNDICE F - Gráfico dos resíduos do DHARMa mostrando que não há problemas significativos com o modelo escolhido.

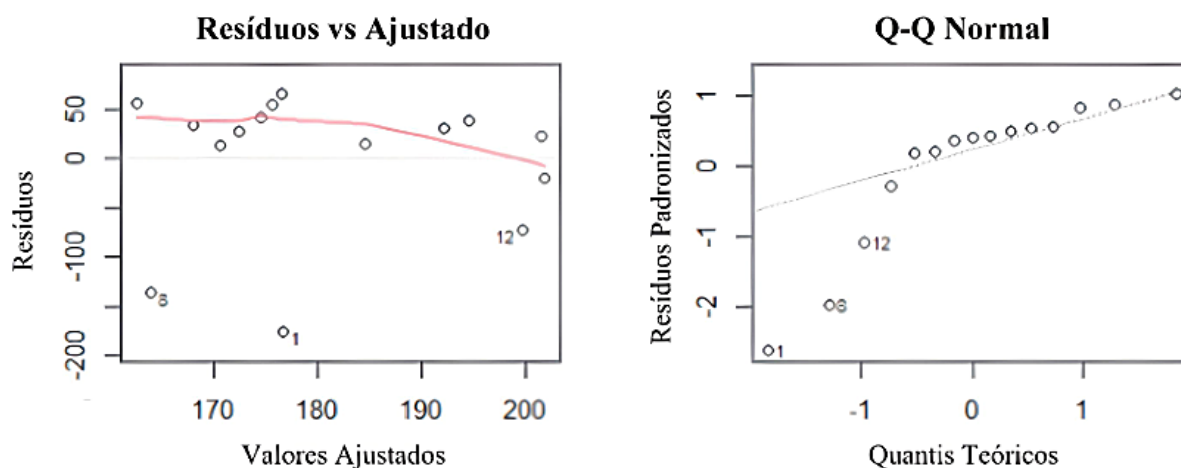
Em relação ao número de botões de *P. tomentosa*, o gráfico de resíduos do DHARMa também não mostrou nenhum problema significativo com o modelo escolhido (APÊNDICE G).



APÊNDICE G - Gráfico dos resíduos do DHARma mostrando que não há problemas significativos com o modelo escolhido.

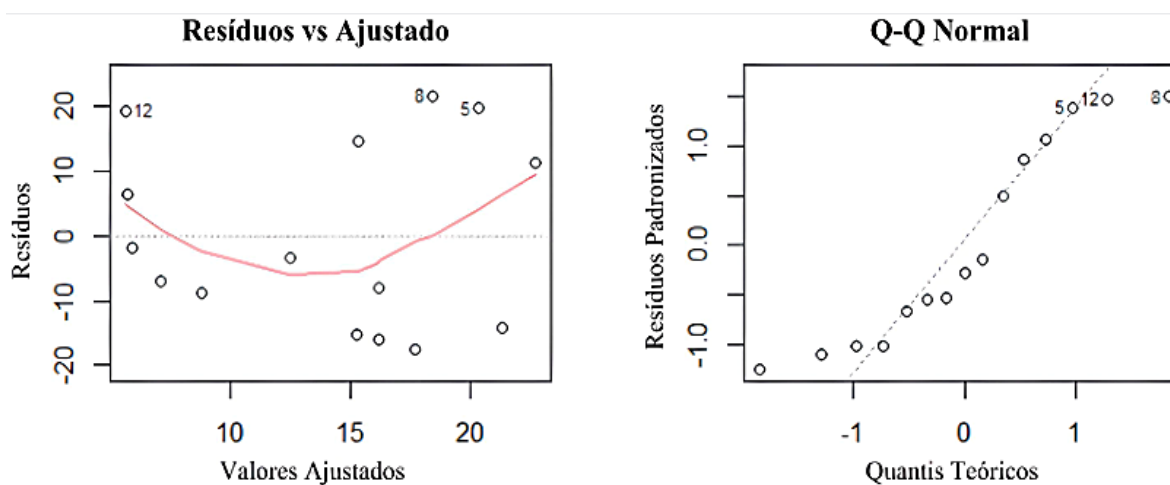
Material suplementar (Capítulo 2)

Para a produção líquida de folhas em *B. intermedia*, não houve um grande desvio da normalidade (Q-Q Normal) e as variâncias parecem distribuídas aproximadamente em torno de zero (Resíduos vs Ajustado), conforme mostrado no APÊNDICE H. O teste escolhido foi a regressão linear múltipla.

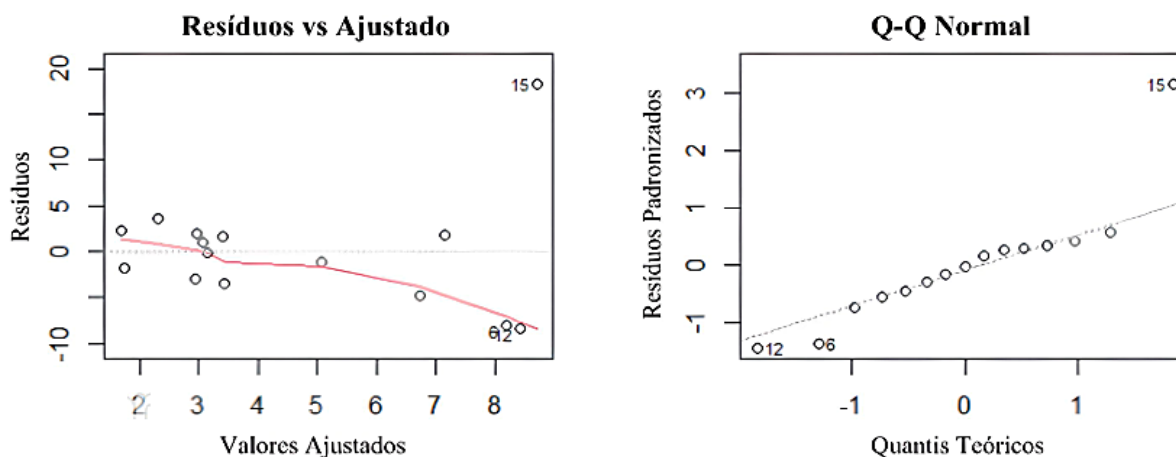


APÊNDICE H - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Para a taxa de crescimento de *B. intermedia*, o teste escolhido foi a regressão linear múltipla e os dados possuem variâncias homogêneas (APÊNDICE I). Para o número de folhas jovens em *B. intermedia*, há uma quantidade significativa de zeros e foi usada a regressão binomial negativa inflacionada de zeros. Para isso, foram utilizados aqui e em todos os testes inflacionados de zeros deste estudo os pacotes “pscl”, “MASS” e “boot”. Para a taxa de crescimento de *P. tomentosa*, também foi escolhida a regressão linear múltipla e os dados possuem variâncias homogêneas (APÊNDICE J). Para a produção de folhas jovens em *P. tomentosa*, também temos vários dados com zeros e vamos rodar o teste binomial negativo inflacionado de zeros.

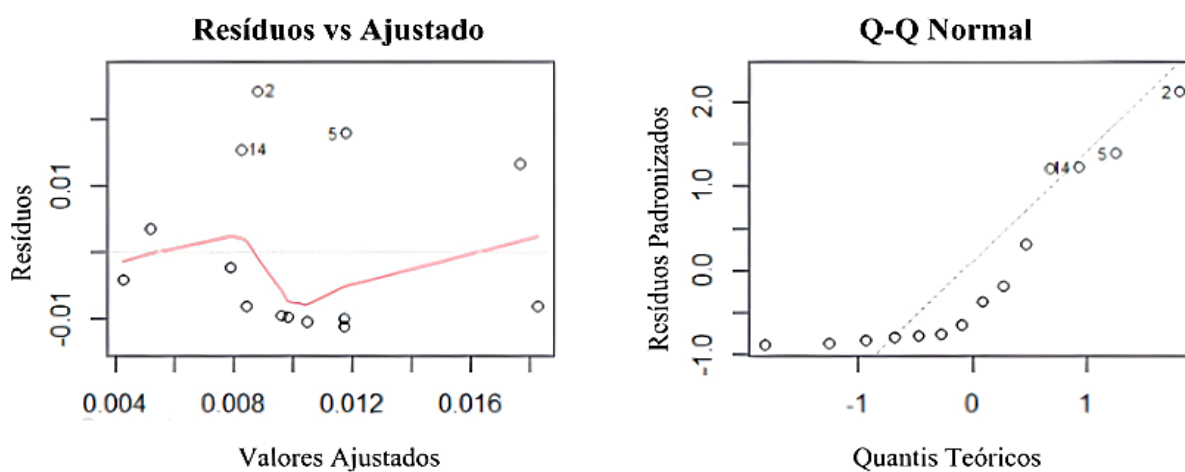


APÊNDICE I - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.



APÊNDICE J - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Já em relação à herbivoria de *B. intermedia*, há homogeneidade de variâncias, mas a distribuição não é normal (APÊNDICE K).

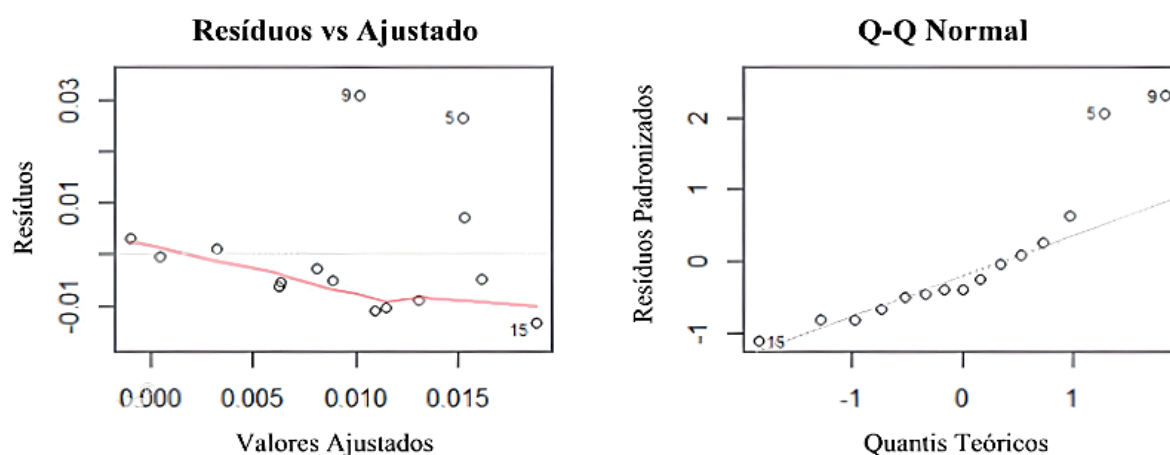


APÊNDICE K - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Rodando vários modelos e comparando o índice AIC é possível escolher o melhor e mais parcimonioso modelo. Os modelos rodados e seus respectivos AICs são: modelo linear (AIC = -76.118172), modelo binomial (AIC = 6.289299), modelo Poisson (AIC tende ao infinito) e modelo binomial negativa (AIC = 9.425745). Para rodar alguns desses modelos foram utilizados os pacotes “lattice”, “MASS”, “effects” e “knitr”. Claramente, o melhor modelo é o linear. De longe, é o mais

parcimonioso e o que melhor se ajusta aos dados e ainda devemos considerar que os modelos lineares são bastante resistentes a desvios da premissa de distribuição normal, principalmente desvios leves a moderados e, além disso, as variâncias estão boas.

Em relação à herbivoria de *P. tomentosa*, os resíduos parecem ter distribuição aproximadamente normal (Q-Q Normal). A variância parece razoavelmente dispersada em torno de zero (homocedástica, Resíduos vs Ajustado), como mostrado no APÊNDICE L.

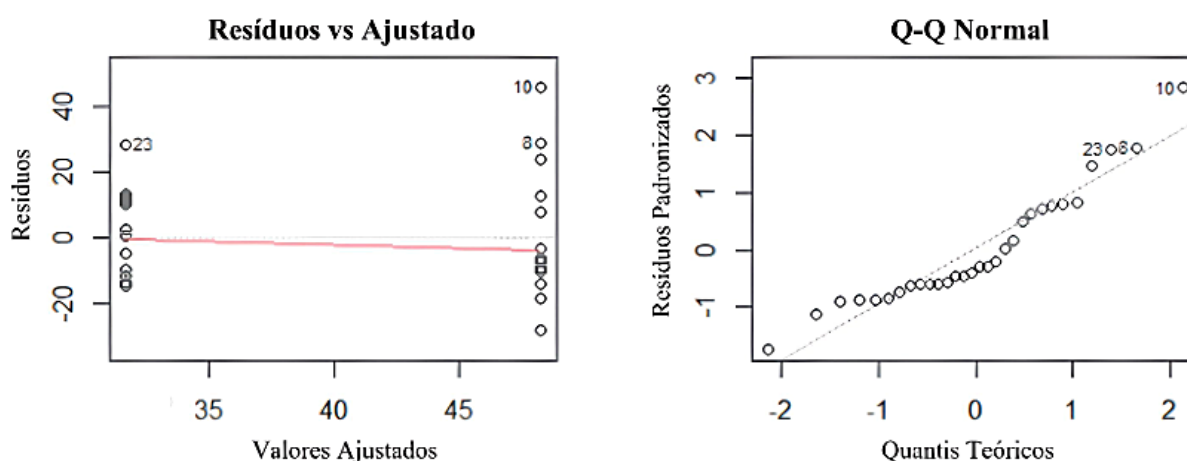


APÊNDICE L - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Apesar de o modelo linear ser o mais óbvio, é sempre bom rodar o AIC dos principais modelos. Os modelos analisados e seus respectivos AICs são: modelo linear (AIC = -80.979306), modelo binomial (AIC = 6.288641), modelo Poisson (AIC tende ao infinito) e modelo binomial negativo (AIC = 9.407460). Para rodar alguns desses modelos foram utilizados os pacotes “lattice”, “MASS”, “effects” e “knitr”. Novamente, o modelo linear é de longe o melhor e mais parcimonioso.

Material suplementar (Capítulo 3)

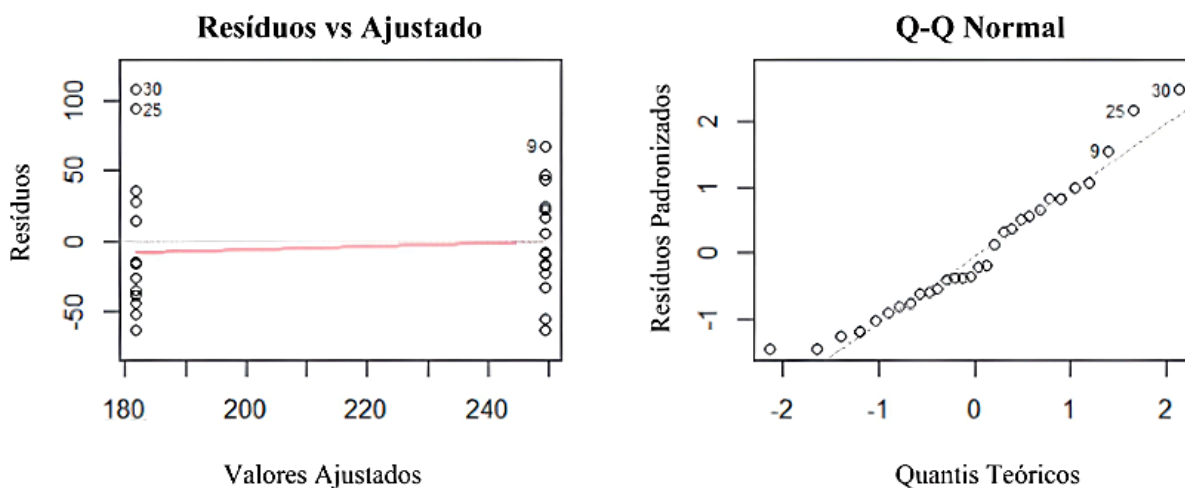
Para a comparação do número de folhas de *P. tomentosa*, foi utilizado um teste de quasipoisson. Analisando os gráficos de resíduos para testar a normalidade dos dados nos resíduos, o gráfico mostra:



APÊNDICE M - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Os gráficos confirmam que as variâncias são desiguais (Resíduos vs Ajustado) e a distribuição dos resíduos não é normal (Q-Q Normal). Como os dados se referem a contagem de folhas, o teste mais apropriado é o teste de Poisson. Porém, a análise da deviance residual mostra que temos superdispersão (176.70 em 28 graus de liberdade). Por isso, foi utilizado um teste de quasipoisson, que corrige essa superdispersão.

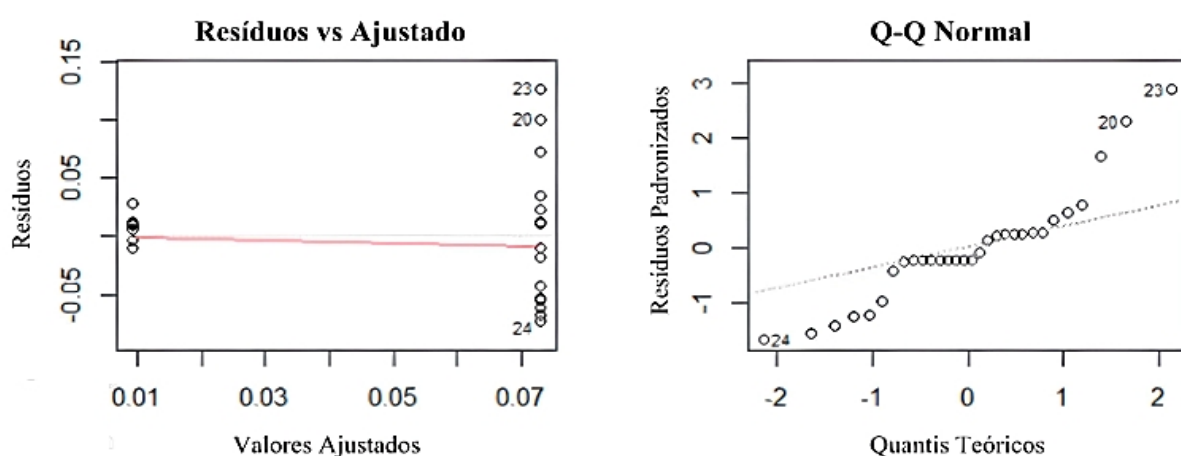
Para a comparação da altura de *P. tomentosa*, foi utilizado um teste T. Analisando os gráficos de resíduos para testar a normalidade dos dados nos resíduos, temos:



APÊNDICE N - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Os gráficos confirmam que as variâncias são relativamente homogêneas (Resíduos vs Ajustado) e que a distribuição dos resíduos é normal (Q-Q Normal). Nesse caso, foi utilizado um teste T.

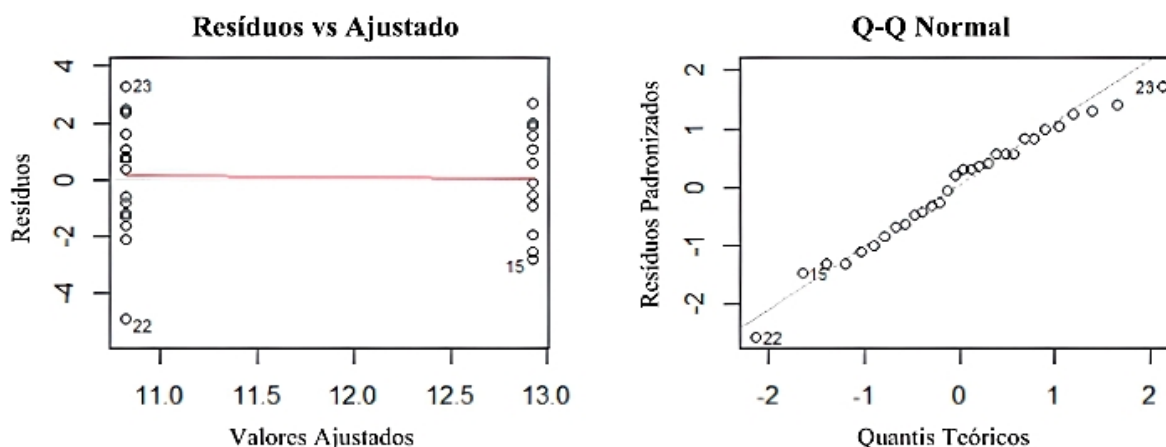
Para a comparação do percentual de manchas foliares em *P. tomentosa*, foi utilizado um teste T de Welch. Analisando os gráficos de resíduos para testar a homogeneidade de variância dos resíduos, temos:



APÊNDICE O - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Os gráficos confirmam que as variâncias são desiguais (Resíduos vs Ajustado) e a distribuição dos resíduos é um pouco diferente da distribuição normal (Q-Q Normal), mas como os modelos lineares são bastante resistentes a desvios da distribuição normal, foi escolhido o teste T de Welch, que assume variâncias desiguais.

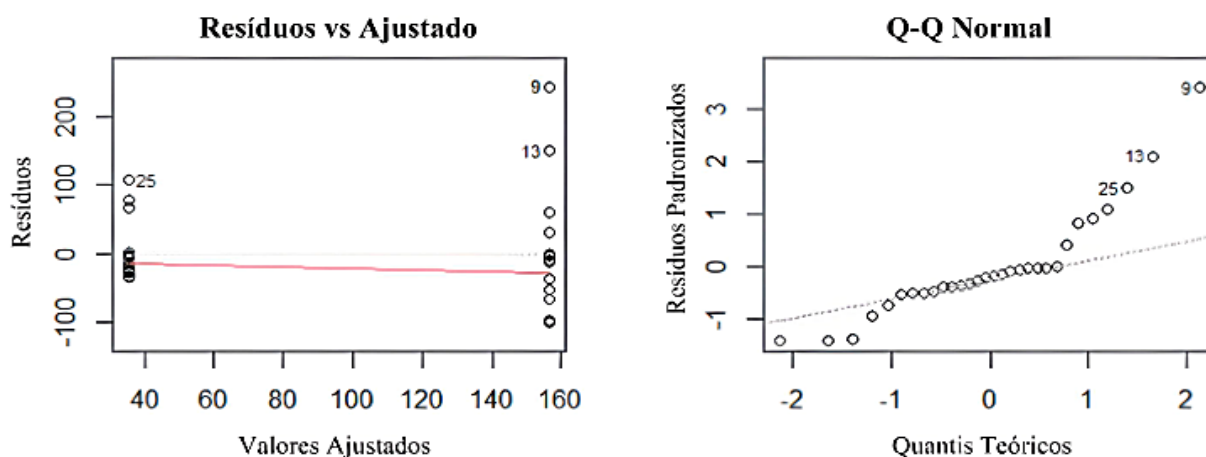
Para a comparação do diâmetro foliar em *P. tomentosa*, foi utilizado um teste T. Analisando os gráficos de resíduos para testar a normalidade dos dados nos resíduos, temos:



APÊNDICE P - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Os gráficos confirmam que as variâncias são relativamente homogêneas (Resíduos vs Ajustado) e que a distribuição dos resíduos é normal (Q-Q Normal). Nesse caso, foi utilizado um teste T.

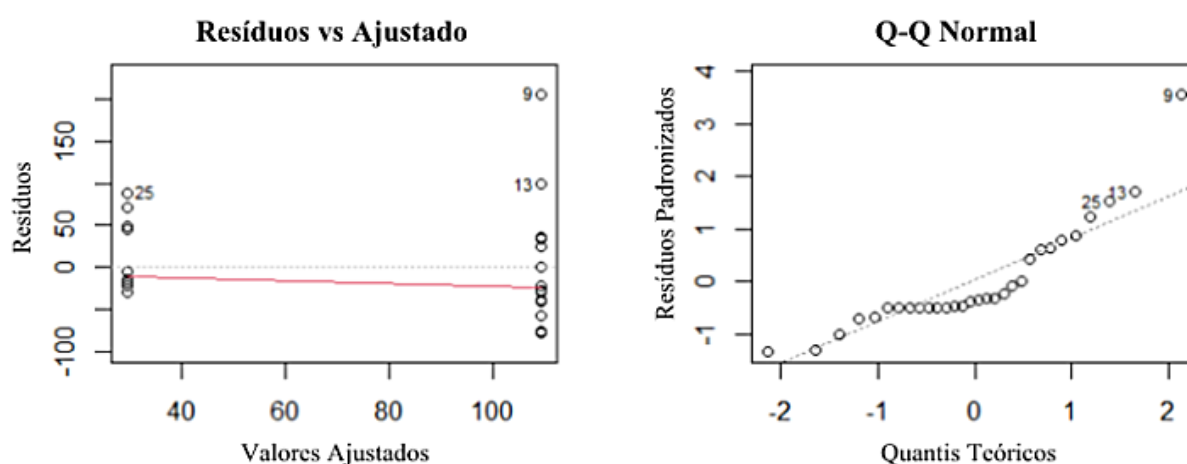
Para a comparação da produção de botões em *P. tomentosa*, foi utilizado um teste quasipoisson. Analisando os gráficos de resíduos para testar a normalidade dos dados nos resíduos, temos:



APÊNDICE Q - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Os gráficos confirmam que as variâncias são desiguais (Resíduos vs Ajustado) e a distribuição dos resíduos não é normal (Q-Q Normal). Como os dados se referem a contagem de botões, o teste mais apropriado é o teste de Poisson. Porém, a análise da deviance residual mostra que temos superdispersão (1402.1 em 28 graus de liberdade). Por isso, foi utilizado um teste de quasipoisson, que corrige essa superdispersão.

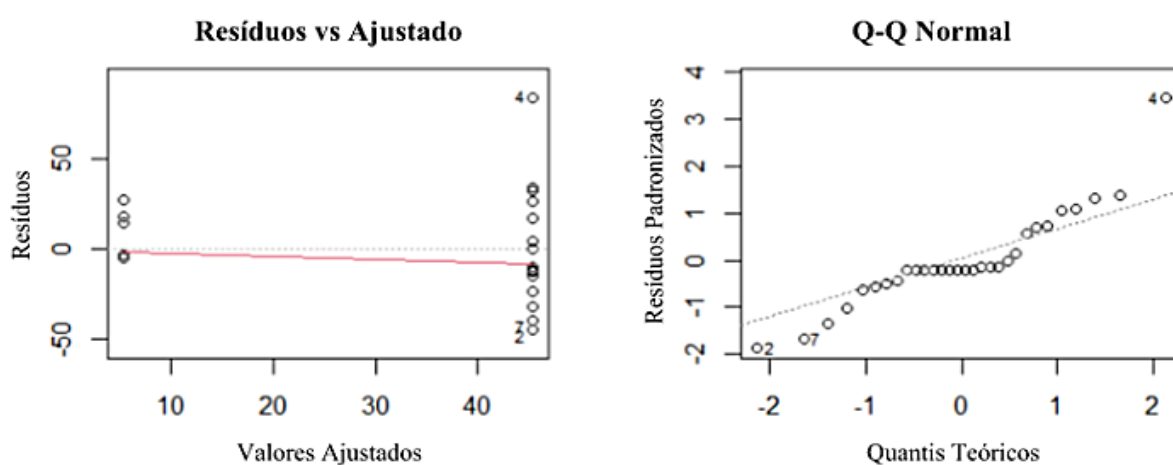
Para a comparação da produção de flores em *P. tomentosa*, foi utilizado um teste quasipoisson. Analisando os gráficos de resíduos para testar a normalidade dos dados nos resíduos, temos:



APÊNDICE R - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Os gráficos confirmam que as variâncias são desiguais (Resíduos vs Ajustado) e a distribuição dos resíduos não é normal (Q-Q Normal). Como os dados se referem a contagem de frutos, o teste mais apropriado é o teste de Poisson. Porém, a análise da deviance residual mostra que temos superdispersão (1370.9 em 28 graus de liberdade). Por isso, foi utilizado um teste de quasipoisson, que corrige essa superdispersão.

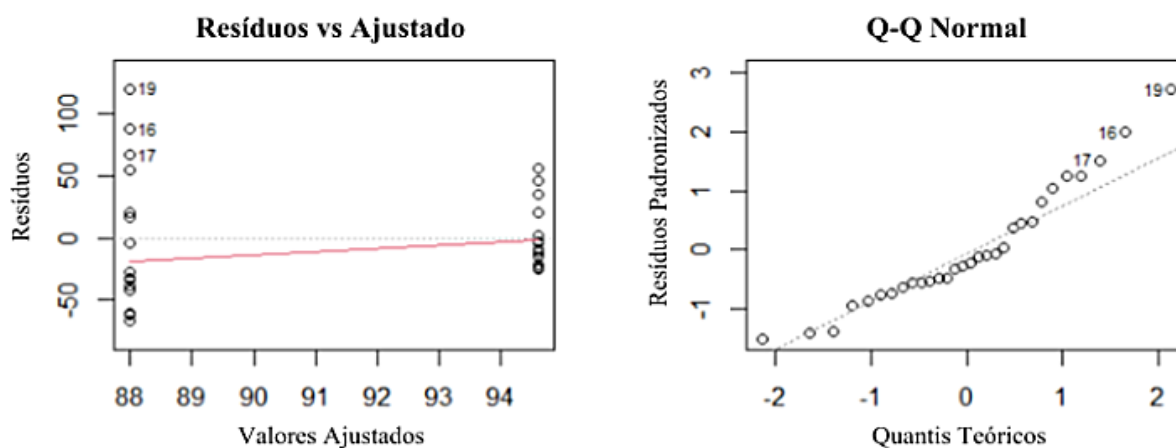
Para a comparação da produção de frutos em *P. tomentosa*, foi utilizado um teste quasipoisson. Analisando os gráficos de resíduos para testar a normalidade dos dados nos resíduos, temos:



APÊNDICE S - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Os gráficos confirmam que as variâncias são desiguais (Resíduos vs Ajustado) e a distribuição dos resíduos não é normal (Q-Q Normal). Como os dados se referem a contagem de frutos, o teste mais apropriado é o teste de Poisson. Porém, a análise da deviance residual mostra que temos superdispersão (592.07 em 28 graus de liberdade). Por isso, foi utilizado um teste de quasipoisson, que corrige essa superdispersão.

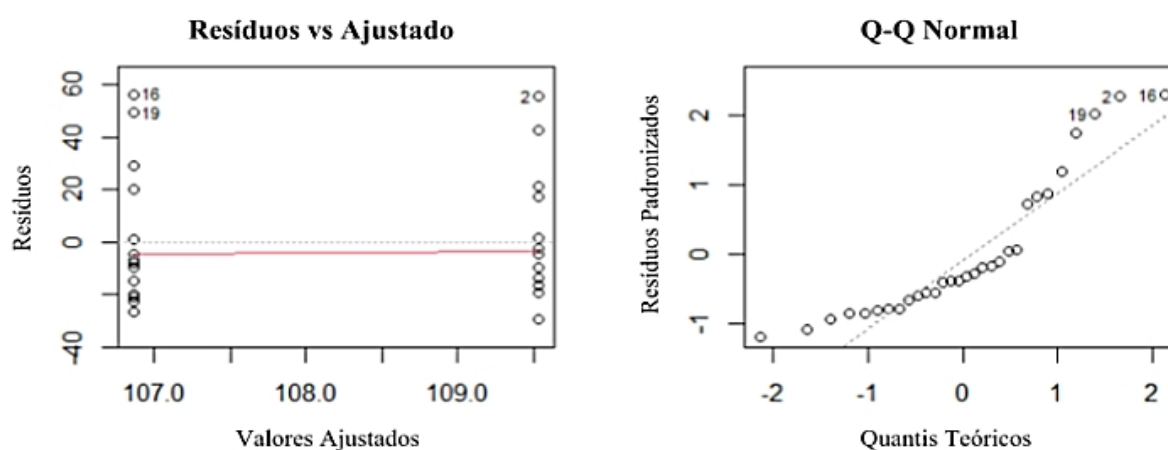
Para a comparação do número de folhas de *B. intermedia*, foi utilizado um teste de quasipoisson. Analisando os gráficos de resíduos para testar a normalidade dos dados nos resíduos, temos:



APÊNDICE T - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Os gráficos confirmam que as variâncias são desiguais (Resíduos vs Ajustado) e a distribuição dos resíduos desvia um pouco da distribuição normal (Q-Q Normal). Como os dados se referem a contagem de folhas, o teste mais apropriado é o teste de Poisson. Porém, a análise da deviance residual mostra que temos superdispersão (638.82 em 28 graus de liberdade). Quando isso ocorre, o ideal é rodar um teste de quasipoisson, que corrige essa superdispersão.

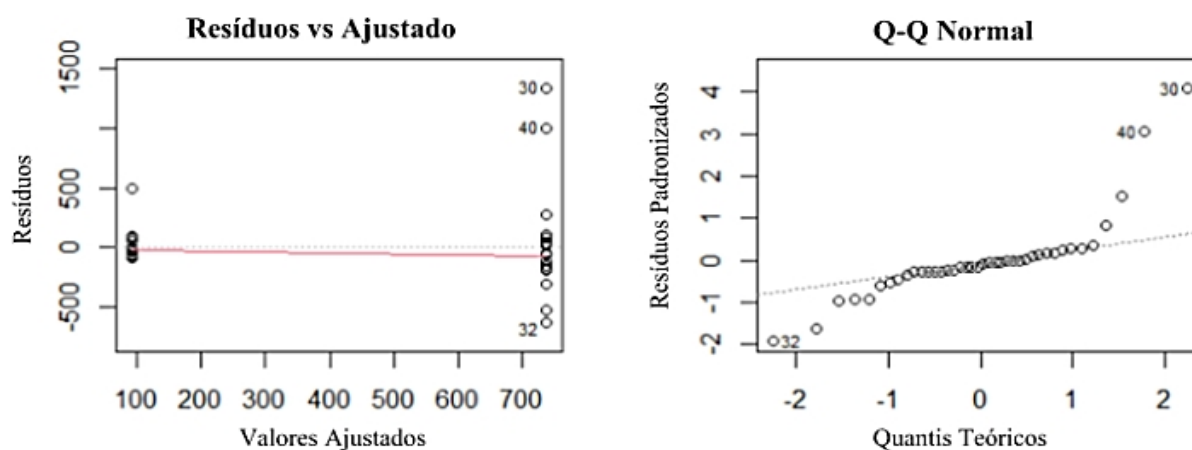
Para a comparação da altura de *B. intermedia*, foi utilizado um teste de quasipoisson. Analisando os gráficos de resíduos para testar a normalidade dos dados nos resíduos, temos:



APÊNDICE U - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

As variâncias são homogêneas (Resíduos vs Ajustado), mas a distribuição desvia da normal (Q-Q Normal). Como a principal premissa do teste T é ter variâncias homogêneas, o teste escolhido

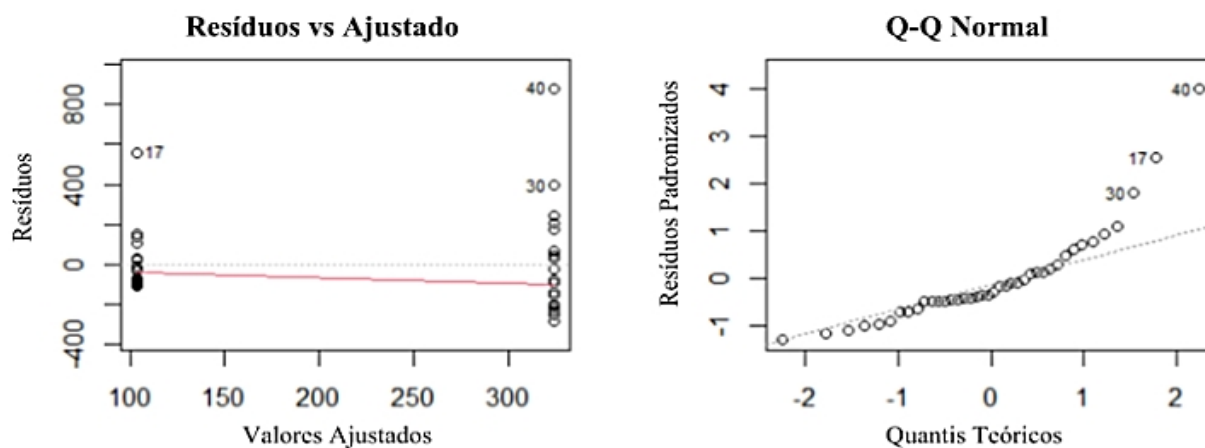
foi o T mesmo. Esse teste é bastante resistente a desvios da distribuição normal, desde que as variâncias sejam homogêneas. Para a comparação da produção de botões de *B. malifolia*, foi utilizado um teste de quasipoisson. Analisando os gráficos de resíduos para testar a normalidade dos dados nos resíduos, temos:



APÊNDICE V - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Os gráficos confirmam que as variâncias são desiguais (Resíduos vs Ajustado) e a distribuição dos resíduos não é normal (Q-Q Normal). Como os dados se referem a contagem de botões, o teste mais apropriado é o teste de Poisson. Porém, a análise da deviance residual mostra que temos superdispersão (7273.7 em 38 graus de liberdade). Por isso, foi utilizado um teste de quasipoisson, que corrige essa superdispersão.

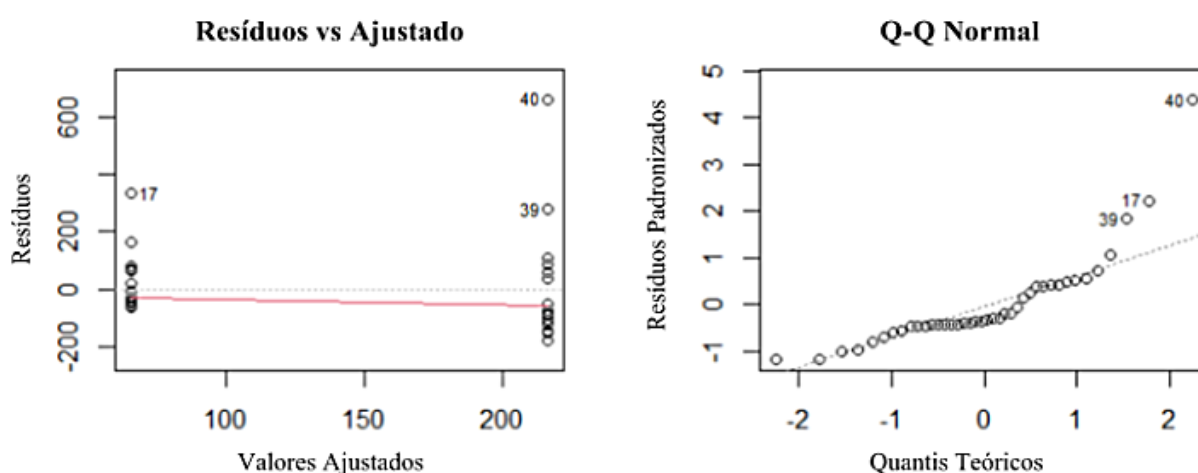
Para a comparação da produção de flores de *B. malifolia*, foi utilizado um teste de quasipoisson. Analisando os gráficos de resíduos para testar a normalidade dos dados nos resíduos, temos:



APÊNDICE W - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Os gráficos confirmam que as variâncias são desiguais (Resíduos vs Ajustado) e a distribuição dos resíduos não é normal (Q-Q Normal). Como os dados se referem a contagem de flores, o teste mais apropriado é o teste de Poisson. Porém, a análise da deviance residual mostra que temos superdispersão (7160.7 em 38 graus de liberdade). Por isso, foi utilizado um teste de quasipoisson, que corrige essa superdispersão.

Para a comparação da produção de frutos de *B. malifolia*, foi utilizado um teste de quasipoisson. Analisando os gráficos de resíduos para testar a normalidade dos dados nos resíduos, temos:



APÊNDICE X - Gráfico dos resíduos mostrando as variâncias e se há normalidade dos dados.

Os gráficos confirmam que as variâncias são desiguais (Resíduos vs Ajustado) e a distribuição dos resíduos não é normal (Q-Q Normal). Como os dados se referem a contagem de frutos, o teste mais apropriado é o teste de Poisson. Porém, a análise da deviance residual mostra que temos superdispersão (4892.2 em 38 graus de liberdade). Por isso, foi utilizado um teste de quasipoisson, que corrige essa superdispersão.