



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO - UFPE
CENTRO DE BIOCÊNCIAS - CB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL - PPGBV

JOANNY KELLY SILVA DOS SANTOS MARTINS

**VARIAÇÃO SAZONAL DAS REDES DE INTERAÇÕES PLANTA-ARTRÓPODES
EM FLORESTA TROPICAL SECA**

Recife
2021

JOANNY KELLY SILVA DOS SANTOS MARTINS

**VARIAÇÃO SAZONAL DAS REDES DE INTERAÇÕES PLANTA-
ARTRÓPODES EM FLORESTA TROPICAL SECA**

Tese apresentada no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutora em Biologia Vegetal. Área de concentração: Ecologia e Conservação

Orientador: **Prof. Dr. Antônio Fernando Moraes de Oliveira**

Coorientadora: **Prof.^a Dr.^a Jarcilene Silva de Almeida**

Recife

2021

Catálogo na fonte
Elaine C Barroso
(CRB4 1728)

Martins, Joanny Kelly Silva dos Santos
Variação sazonal das redes de interações planta-artrópodes em floresta tropical seca
/ Joanny Kelly dos Santos Martins – 2021.

183 f.: il., fig., tab.

Orientador: Antônio Fernando Moraes de Oliveira
Coorientadora: Jarcilene Silva de Almeida

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de
Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, 2021.

Inclui referências, apêndices e anexos.

1. Florestas 2. Fertilização de plantas 3. Diversidade biológica- conservação I.
Oliveira, Antônio Moraes de (orient.) II. Almeida, Jarcilene Silva de (coorient.) III.
Título

634.909811

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2021-229

JOANNY KELLY SILVA DOS SANTOS MARTINS

**VARIAÇÃO SAZONAL DAS REDES DE INTERAÇÕES PLANTA-
ARTRÓPODES EM FLORESTA TROPICAL SECA**

ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

DATA DE APROVAÇÃO: 27 DE MAIO DE 2021

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dr^a. Jarcilene Silva de Almeida (UFPE)

Prof. Dr. Hiram Marinho Falcão (UPE)

Profa. Dr^a. Solange Maria Kerpel (UFCG)

Prof. Dr. Jairo Lizandro Schmitt (FEEVSLE)

Dr^a. Ana Virgínia de Lima Leite (UFRPE)

Aos meus amados, esposo José e ao nosso amado filho Izael, dedico.

AGRADECIMENTOS

Preciso iniciar esse tópico, dizendo que tudo foi feito para honra e glória do Senhor meu Deus, diante disso, fui agraciada com pessoas que foram verdadeiras dádivas levantadas e usadas por Deus para que eu cumprisse o seu propósito, pois sei que minha carreira, minha profissão ..., sempre foi propósito de Deus. Engravidei durante a seleção de doutorado em 2016, esse foi o primeiro salto que dei. Eu dei à luz a um menino lindo que se chama Izael, ele foi, é, e sempre será a força propulsora para todas as minhas batalhas. Meu filho é autista, e me ensinou a ver o mundo do jeitinho dele e me ensinou a lidar com o mundo do jeitinho dele, fui e estou sendo capacitada diariamente desde que ele nasceu! Porém, essa vida que é a minha vida (Izael) veio a mim por meio do meu amado esposo, José Filho, que trilha essa caminhada comigo desde que tínhamos 14 e 15 anos. Meu esposo sempre foi e é minha paz, minha tranquilidade, no meio de toda impulsividade da personalidade intensa de uma sagitariana, Deus me coloca como esposo e parceiro de vida, um libriano. E desde então, eu não sou mais única, me tornei “nós”, EU sou ELE, e ELE sou EU, juntos somos UM. “Eu, meu esposo, e nosso filho”, esse é o meu mundo, E Deus sabe o quanto que eu preciso deste mundo para funcionar. Venho de uma família humilde, minha mãe, Maria do Rosário, me criou sem a presença de meu pai, e me enriqueceu de valores e princípios, dos quais fiz questão de usá-los nesta caminhada. Minha vó, Eliza Ana (in memoriam), nossa matriarca, mulher forte, indígena, me mostrou a beleza da terra, e que da terra podemos viver. Minha irmã, Joelma Silva (a primogênita), essa aí sempre me mostrou como podemos ser fortes. Fui criada e rodeada de mulheres incríveis, minhas heroínas, que nos momentos complicados sempre foram exemplos de pessoa, de caráter e de princípios. Deus adicionou na lista de pessoas algumas outras mulheres, que me ensinaram esse lance de ser bióloga, mulher e pesquisadora, dentre elas eu destaco minha orientadora Jarcilene Silva de Almeida, uma mulher incrível, mãe, filha e pesquisadora!!! Este ser humano me apoiou e confiou em mim e em minhas idéias quando o contexto não colaborava muito. Nunca me esquecerei do apoio que tive durante o coma de mãe, e nunca esquecerei da confiança e apoio que tive para formar minha família, para gerar meu filho e amamentá-lo. Minha família, Jarcy, é meu mundo, e eu só consegui porque você me deixou viver o meu mundo. Obrigada por toda orientação, por todo apoio e obrigada por fazer parte do meu mundo, e me ajudar construir algo tão importante, ao redor dele. Ainda falando de mulheres incríveis, dedico este parágrafo a “Solange Kerpel”. Esta mulher foi o primeiro exemplo e modelo de ecóloga que me foi apresentada. A sua história como de tantas outras mulheres, é recheada

com pausas em virtude do nascimento dos filhos, não é fácil ser mulher, mas é incrível. Solange, quando eu ainda tinha 19 anos, me mostrou a importância da competência, da sistematização e da cautela e organização de dados científicos. Me mostrou o zelo em cada detalhe de suas aulas incríveis de ecologia. Eu sempre quis ser ecóloga, mas Solange, saiba que aos meus 19, ao te ver atuar, eu tive certeza e me apoiei em você como inspiração. De cada detalhe Deus cuidou, o professor Antônio Fernando, esteve em parceria de todo o processo como meu coorientador, sempre muito solícito, sempre contribuindo, e apoiando junto com Jarcilene as minhas idéias. Tivemos momentos tecnicamente complicados (“não tinha verba pra campo”), eu estava à beira de ter que mudar o projeto e já tendo um “ataque de nervos”, quando Pierre Landolt (Dono da Fazenda Tamanduá e fundador do Instituto Tamanduá) me liga dizendo que aposta na minha ideia e competência e que iria bancar a minha pesquisa, e assim foi!!! Eu sou grata a Deus por cada pessoa que foi levantada, sempre tive acolhida na Fazenda Tamanduá por todos, sem esquecer de Dona Cleonice e Seu Jorge que me adotavam sempre que eu chegava, além de Célia, Micheline, Rose, Josa. É um fato, quando eu chegava lá, todos me faziam sentir que estava em casa! É óbvio que é humanamente impossível realizar um trabalho de campo desta proporção sem ajuda, e eis que surge Adrielly Moreira, nunca vi tão guerreira, esforçada, nunca mediu esforços, indo para campo comigo todos os meses, e me viu chorar numerosas vezes por estar longe de minha família, sobretudo de deixar meu filho em Recife para ir à campo. Ela foi um anjo, se tornou minha amiga e parceira e também marcou minha vida como pesquisadora, por que ela foi a minha primeira orientanda oficial de monografia, algo que acrescentou muitíssimo a minha formação. Saiba que sempre poderá contar comigo! E como que eu consegui triar 22.697 artrópodes e ainda ter sanidade mental???? Eu consegui porque Existia um Matheus Assunção, que estava lá no laboratório junto comigo, me ajudando em absolutamente tudo, e me ouvindo e compartilhando a vida comigo, e eu tive o privilégio de ganhar mais um amigo para vida toda. Ele também sabe que sempre pode contar comigo!!! No meio dessa caminhada surgiram três pessoinhas que se tornaram a alegria do laboratório, O “Mateus (2)” (como eu carinhosamente o chamava), e o casal mais fofo Juliana e Thiago. Esses três, apesar de muito jovens, sempre mostram maturidade, e o entusiasmo deles sobre a ciência sempre me remetia aos motivos pelas quais eu escolhi essa carreira, eles têm aquele brilho nos olhos que todos temos quando iniciamos a graduação, até disso Deus cuidou, em meio a problemas, frustrações e dificuldade que não foram e nunca são poucas, eles estavam constantemente me lembrando que eu não posso perder o brilho dos olhos!!! Aos demais

amigos do “lab”: Silvia, Fernando, Bruno, Fabi, Patrícia ...muito, muito obrigada, pelas longas conversas e desabaços, por todo apoio e motivação que todos me deram durante toda essa jornada, nunca irei esquecê-los. Quero destacar Danielly Lucena e Monique, que na realidade são minhas irmãs de alma, vocês, me deram força, suporte, apoio moral, e sou eternamente grata por vocês existirem e fazerem parte dessa caminhada junto comigo. Enfim...tirei muitos ensinamentos desta caminhada de quatro anos, e só tenho a agradecer por cada tropeço, e por cada mão que me foi dada para que eu me erguesse novamente e continuasse caminhando, portanto, sou grata a cada uma dessas pessoas que caminharam junto comigo ou que em algum momento me ajudaram a caminhar! Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UFPE. E a Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco pela concessão da bolsa de estudo.

A todos o meu muito obrigada!

*“E sabemos que todas as coisas contribuem
juntamente para o bem daqueles que amam a
Deus, daqueles que são chamados segundo o seu
propósito.”*

Romanos 8:28.

RESUMO

O trabalho objetiva avaliar como a sazonalidade afeta as interações planta-artrópodes em uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca, sobretudo na disponibilidade e qualidade dos recursos vegetais, o modo como estes efeitos nos níveis tróficos seguintes. A coleta de dados ocorreu ao longo de 12 meses, na Fazenda Tamanduá, no município de Santa Terezinha, Paraíba, Brasil. O modelo ecológico para a realização deste trabalho foi *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulacea). Realizamos o registro de fenologia e herbivoria, além de nutrientes do solo nas estações seca e chuvosa. Registramos a riqueza e abundância de artrópodes associados, incluindo formigas e herbívoros. Adicionalmente avaliamos os comportamentos dos polinizadores, quantificando visitas, refugos e desistência em flores controles e com aranhas artificiais e formigas reais para diferentes táxons de visitantes florais. Como principais resultados: *I. carnea* subs. *fistulosa* apresentou variação temporal na disponibilidade de recursos vegetais para a fauna associada em virtude da sazonalidade climática, e a fauna por sua vez apresentou variação na riqueza e abundância em virtude da disponibilidade dos recursos vegetais. A fauna de predadores, onívoros e parasitóides aumentou em virtude da fauna de grupos funcionais de herbívoros, polinizadores e detritívoros (presas); A abundância total de herbívoros foi maior durante a estação seca e a riqueza foi maior durante a estação chuvosa. Quanto as guildas de herbívoros, a abundância de mastigadores-trituradores de folhas foi maior durante a estação seca, enquanto mastigadores-trituradores de flores e botões foram mais abundantes na estação chuvosa, já os sugadores apresentaram maior riqueza e abundância na estação chuvosa. Deste modo, devido à diversidade de insetos associados, ainda são necessárias mais investigações para conhecermos essas interações e melhor elucidarmos o padrão de ocorrência de insetos pertencentes a diferentes guildas. Esta busca por padrão temporal na diversidade de insetos não é uma tarefa fácil, dada a miríade de grupos funcionais, bem como a influência de diferentes condições abióticas e recursos alimentares. Estudos de longo prazo, grandes escalas espaciais e abordagens experimentais são necessários para confirmar se tais variações são idiossincráticas ou determinadas por mecanismos base-topo e topo-base, no entanto os dados sugerem que a estrutura trófica da comunidade é regulada pela disponibilidade de recursos nos níveis tróficos inferiores e permite que tenha energia disponível para organismos em níveis superiores, assim sugerimos que a comunidade de predadores está sendo regulada pela comunidade de presas, de forma que o controle é mediado da base-topo. Adicionalmente

este estudo mostrou que a associação com formigas e aranhas pode resultar em um balanço nem sempre favorável à planta hospedeira, mas que o resultado depende de fatores abióticos e fatores bióticos, e como estes resultados não são fixos e, portanto, são altamente condicionais.

PALAVRAS-CHAVE: Caatinga; Interações multitróficas; Fatores bióticos e abióticos; Interação planta-herbívoros; Interação planta-polinizadores; Mutualismo condicional.

ABSTRACT

The objective of this work is to evaluate how seasonality affects plant-arthropod interactions in a Seasonally Dry Tropical Forest, especially in the availability and quality of plant resources, the way these effects on the following trophic levels. Data collection occurred over 12 months at Fazenda Tamanduá, in the municipality of Santa Terezinha, Paraíba, Brazil. The ecological model for carrying out this work was *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulacea). We recorded phenology and herbivory, in addition to soil nutrients in the dry and rainy seasons. We record the richness and abundance of associated arthropods, including ants and herbivores. Additionally, we evaluated the behaviors of pollinators, quantifying visits, scraps and withdrawals in control flowers and with artificial spiders and real ants for different floral visitor's rates. As main results: *I. carnea* subs. *fistulosa* presented temporal variation in the availability of plant resources for the associated fauna due to climatic seasonality, and the fauna in turn showed variation in richness and abundance due to the availability of plant resources. The fauna of predators, omnivores and parasitoids increased due to the fauna of functional groups of herbivores, pollinators and detritivores (prey). The total abundance of herbivores was higher during the dry season and the richness was higher during the rainy season. As for herbivore guilds, the abundance of leaf-crushers was higher during the dry season, while flower-crushers and buds were more abundant in the rainy season, while the suckers showed greater richness and abundance in the rainy season. Thus, due to the diversity of associated insects, further investigations are still needed to know these interactions and better elucidate the pattern of occurrence of insects belonging to different guilds. This search for temporal pattern in insect diversity is not an easy task, given the myriad functional groups, as well as the influence of different abiotic conditions and dietary resources. Long-term studies, large spatial scales and experimental approaches are needed to confirm whether such variations are idiosyncratic or determined by bottom-up and top-down mechanisms, however the data suggest that the trophic structure of the community is regulated by the availability of resources at the lower trophic levels and allows it to have energy available to organisms at higher levels, so we suggest that the predator community is being regulated by the prey community, so that control is mediated from the bottom-up. Additionally, this study showed that the association with ants and spiders may result in a balance not always favorable to the host plant, but that the result depends

on abiotic factors and biotic factors, and how these results are not fixed and are therefore highly conditional.

KEYWORDS: Caatinga; Multitrophic interactions; Biotic and abiotic factors; Plant-herbivore interaction; Plant-pollinator interaction; Conditional mutualismo.

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1

Figura 1- Precipitação pluviométrica mensal e variação temporal de folhas, botões, flores e frutos de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga. a) Folhas; b) Botões; c) Flores; d) Frutos.43

Figura 2- Efeito da Sazonalidade climática sobre os recursos vegetais e complexidade estrutural de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga. a) Relação entre precipitação pluviométrica e emissão de folhas; b) Relação entre precipitação pluviométrica e emissão de flores; c) Média e desvio padrão do número de ramos entre as estações.....43

Figura 3- Grupos funcionais de artrópodes associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa*, no ecossistema Caatinga, Paraíba, Brasil. a) Abundância-estação seca; b) Abundância-estação chuvosa; c) Riqueza-estação seca; d) Riqueza-estação chuvosa.....49

Figura 4- Variação temporal e sazonal da herbívoros associados à *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga, Paraíba, Brasil. a) Variação temporal da precipitação pluviométrica e abundância de herbívoros; b) Regressão Linear entre a precipitação pluviométrica e abundância de herbívoros.....49

Figura 5- Relação entre riqueza e abundância dos grupos funcionais de invertebrados associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* e a disponibilidade de recursos vegetais. a) Abundância de herbívoros e a disponibilidade de folhas; b) Abundância de herbívoros e a disponibilidade de frutos; c) Riqueza de espécies de herbívoros e a disponibilidade de flores; d) Riqueza de espécies de herbívoros e a disponibilidade de botões florais; e) Riqueza polinizadores Hymenoptera e a disponibilidade de flores; f) Riqueza dos onívoros e a disponibilidade de frutos; g) Riqueza de predadores-mastigadores e a disponibilidade de flores h) Riqueza de Predadores-perfuradores e a disponibilidade de flores.....51

Figura 6- Relação da abundância e riqueza entre grupos funcionais de artrópodes associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga. a) Abundância de

onívoros e a riqueza de herbívoros; b) Abundância de predadores e a riqueza de polinizadores e herbívoros; c) Abundância de predadores maceradores e a abundância total de insetos; d) Riqueza de parasitoides e abundância de detritívoros; e) Abundância de parasitoides e a riqueza de herbívoros, polinizadores e predadores.....52

Figura 7- Relação da diversidade entre os grupos funcionais de artrópodes associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga, Paraíba, Brasil. a) Relação entre a diversidade de artrópodes predadores e a diversidade de onívoros, herbívoros e polinizadores; b) Relação entre a diversidade de parasitoides e a diversidade de onívoros, herbívoros e predadores.....53

ARTIGO 2

Figura 1- Chuvas durante o período experimental e média mensal ao longo de 36 anos no ecossistema Caatinga, Santa Teresinha, Paraíba, Brazil. Fonte: Estação meteorológica da Fazenda Tamanduá.....72

Figura 2- Variação sazonal da fenologia de *Ipomoea carnea* subs *fistulosa* no ecossistema da Caatinga. a) Emissão de folhas (Teste de Rayleigh e Teste de Espaçamento de Rao: $p < 0,01$); b) Emissão de botões de flores (Teste de Rayleigh e Teste de Espaçamento de Rao: $p < 0,01$); c) Emissão de flores (Teste de Rayleigh e Teste de Espaçamento de Rao: $p < 0,01$); d) Emissão de frutas (Teste de Rayleigh e Teste de Espaçamento de Rao: $p < 0,01$).....76

Figura 3- Relação entre herbívoros mastigadores-trituradores e precipitação pluviométrica. a) Relação entre mastigadores de flores e precipitação pluviométrica; b) Relação entre mastigadores de folhas e precipitação pluviométrica.....79

Figura 4- Abundância e riqueza de herbívoros hospedeiros de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* e relação dos mastigadores com os recursos vegetais no ecossistema Caatinga. a) Abundância de herbívoros; b) Frequência da ocorrência de espécies; c) Relação entre a abundância de mastigadores e disponibilidade de folhas; d) Relação entre a riqueza de mastigadores e a disponibilidade de flores; e) Relação entre a abundância de broqueadores e disponibilidade de frutos; f) Relação entre a riqueza de broqueadores e a disponibilidade de frutos.....83

Figura 5- Relação da riqueza e abundâncias de herbívoros sugadores e parasitas com os recursos vegetais de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga. a) Relação entre a riqueza de sugadores e com disponibilidade de botões e flores; b) Relação entre a abundância de parasitas e a disponibilidade de folhas e flores; c) Relação entre a riqueza de parasitas e a disponibilidade de folhas, botões e flores.....84

Figura 6. Herbívoros e florivoria em *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema da Caatinga, Paraíba, Brasil. a) Proporção média de folhas danificadas (%); b) Média da área foliar herbivorada (%); c) Proporção média de botões e flores danificadas; d) Proporção média de herbivoria e florivoria (%)......85

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1

Tabela 1- Fauna de artrópodes associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga, Santa Terezinha, Paraíba, Brasil. Legenda: S= Riqueza de espécies, N=Abundância.....45

Tabela 2- Sazonalidade de famílias dos artrópodes associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga, Santa Terezinha, Paraíba, Brasil. Legenda: R=Riqueza de espécies, N=Abundância, F=Freqüência, D=Dominância.....45

Tabela 3- Grupos funcionais de artrópodes de vida livre associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga, Paraíba, Brasil.....48

ARTIGO 2

Tabela 1- Análise de distribuição circular para a emissão de folhas e fenofases reprodutivas de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema da Caatinga, Santa Terezinha, Paraíba, Brasil.....75

Tabela 2- Macronutrientes do solo da Caatinga durante as estações secas e chuvosas, Paraíba, Brasil. Legenda: P= Fósforo; pH= Acidez ativa; Ca= Cálcio; Mg= Magnésio;

Na= Sódio; K= Potássio; Al= Alumínio; H= Hidrogênio; S= Enxofre; CEC= Capacidade de Troca de Cation; V= Saturação base; m= Saturação de alumínio.....77

Tabela 3- Morfometria floral e área foliar de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa*, nas estações secas e chuvosas no ecossistema da Caatinga, Paraíba, Brasil. Legend.: cm= centímetro; mm= milímetro.....77

Tabela 4- Herbívoros associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae) no ecossistema da Caatinga, Paraíba, Brasil. LEGENDA: R=Riqueza, N=Abundância, F=Frequência, D=Dominância, M=Mastigadores, MB=Mastigadores-broqueadores, S=Sugadores, P=Parasitas.....80

Tabela 5- Herbívoros da família Chrysomelidae associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga, Paraíba, Brasil. LEGENDA: ES=Estação Seca, EC=Estação Chuvosa, T=Total.....81

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	18
2 REVISÃO DA LITERATURA.....	20
Interações multitróficas e sazonalidade.....	20
Herbivoria e Florivoria: interações antagonistas.....	23
Defesas anti-herbivoria: fatores ambientais e fauna associada a planta hospedeira.....	28
3 ARTIGO 1:Efeito da sazonalidade Climática sobre os fatores bióticos e estrutura de comunidades de artrópodes associados a uma Convolvulaceae em uma Floresta Tropical Sazonalmente Seca.....	35
4 ARTIGO 2: A sazonalidade climática no ecossistema da Caatinga molda a dinâmica das interações planta-herbívoros.....	67
5 CONCLUSÃO.....	98
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	99
APÊNDICE A: Variação sazonal das redes de interações planta-artrópodes em Floresta Tropical Sazonalmente Seca.....	115
APÊNDICE B: Trade-off in plant-ant interactions-seasonal variations.....	159
APÊNDICE C: Efeitos indiretos de predadores sobre o comportamento dos polinizadores.....	173
ANEXO.....	183

1. INTRODUÇÃO

Atualmente os programas para a conservação da biodiversidade têm se preocupado principalmente com levantamentos de espécies e mecanismos intrínsecos ou de funcionamento dos ecossistemas, além da manutenção da variabilidade genética. Porém, as prioridades vêm se modificando recentemente no sentido de promover uma visão mais ampla e integrada da biodiversidade, onde a preocupação deixa de ser apenas frequências e abundâncias relativas de espécies, e passam a ser os conjuntos de interações (DEL-CLARO E TOREZAN-SILINGARDI, 2012).

A esta tentativa de retratar a biodiversidade como conjuntos integrados de organismos se denominou “biodiversidade interativa” (interaction biodiversity, sensu THOMPSON, 1997), um assunto de muito interesse atual. Assim estudos de ecologia de interações, voltados para a compreensão do impacto das relações entre organismos sobre a biodiversidade das comunidades e ecossistemas que integram, representam um novo e estimulante desafio. Neste contexto as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) ocorrem em áreas fragmentadas que estão espalhadas pela região Neotropical, sendo a persistência desta fragmentação ao longo de muito tempo que influenciou a evolução e a biogeografia de linhagens vegetais e toda a biota a elas associada (PENNINGTON et al., 2009).

Muito embora, as Florestas Tropicais Úmidas sempre tenham sido consideradas hotspots em termos de interações planta-animal (BRONSTEIN, 2015), estudos recentes demonstraram que as FTSS também exibem altos níveis de dependência nas interações entre os parceiros mutualistas, incluindo produção de recursos alimentares mediando os serviços de polinização (MACHADO E LOPES, 2004; QUESADA et al., 2011; SÀNCHEZ-AZOFEIFA et al., 2014), além de alta complexidade nas interações planta-animal, envolvendo alto grau de especificidade. Um aspecto crucial inerente as FTSS são as mudanças sazonais que influenciam a dinâmica física e química dos vegetais deste ecossistema, afetando consequentemente diferentes grupos de animais, não apenas em virtude das mudanças nutricionais vegetais como também, em consequência das mudanças fenológicas, que, portanto, constituem um importante processo temporal (MALHEIROS, 2016).

A principal mudança estrutural desse ecossistema resulta da deciduidade foliar durante a estação seca, que reduz a produtividade das plantas, seguido por um período de maior concentração de chuvas (SANCHEZ-AZOFEIFA et al., 2005). Assim, o efeito da sazonalidade em florestas secas tem implicações importantes sobre os padrões

fenológicos das plantas, bem como sobre a abundância, riqueza e composição da fauna associada (CUEVAS-REYES et al., 2006; MARTINS et al., 2018).

A Caatinga consiste na maior e mais diversa mancha de floresta seca nos Neotrópicos (SILVA et al., 2017), apresentando uma grande diversidade de interações entre plantas e animais. Porém, embora estes fatores tenham importância para a manutenção da biodiversidade, estrutura de comunidades, além de fornecimento de serviços ecossistêmicos e sustentabilidade, estudos básicos de interações planta-animal neste ecossistema ainda são escassos em comparação com outros ecossistemas (DELCARRO, 2004; LEAL et al., 2018).

A Caatinga vem sofrendo alterações desde os primeiros séculos de descoberta (ANDRADE, 2005). É possivelmente o ambiente mais negligenciado, descuidado e degradado, sendo, assim, o menos protegido do país (SANTOS ET AL., 2011; KOCH et al., 2017). De acordo com Pereira et al. (2004), a exploração consciente e racional de qualquer ecossistema só pode ser delineada a partir do conhecimento de suas dinâmicas biológicas.

Diante do que foi exposto, esta tese tem por objetivo estudar as interações entre plantas e artrópodes no ecossistema Caatinga, elucidando o papel da sazonalidade climática na disponibilidade e qualidade dos recursos vegetais. Esta tese está dividida em dois capítulos: O **capítulo I** desta tese avalia a oscilação da disponibilidade de recursos vegetais em meio a sazonalidade climática sobre a abundância e riqueza da fauna de polinizadores, herbívoros e inimigos naturais. O **capítulo II** avalia como a sazonalidade climática pode afetar os nutrientes do solo e como isso afeta a herbivoria e guildas de herbívoros e florívoros.

Adicionalmente a tese possui três apêndices que consistem em artigos da tese: O **apêndice A** traz uma revisão da literatura acerca do papel da sazonalidade climática na disponibilidade e qualidade dos recursos vegetais, bem como os efeitos destes fatores na I) produção de defesas químicas vegetais; II) interações mutualísticas de polinização e dispersão de sementes; III) interações antagônicas como herbivoria e IV) os efeitos indiretos de um nível trófico sobre outro mediados pela sazonalidade e temporalidade dos recursos no ecossistema Caatinga. No **apêndice B** enfocamos no papel da sazonalidade sobre o mutualismo entre plantas e formigas, adicionalmente será avaliado os efeitos indiretos de formigas associadas a Nectários Extraflorais sobre os polinizadores e fitness da espécie vegetal. E finalmente o **apêndice C** enfoca nas interações entre plantas e aranhas e os efeitos indiretos destas sobre os polinizadores.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Interações multitróficas e sazonalidade

Compreender os mecanismos determinantes dos padrões de riqueza e abundância das espécies em diferentes escalas temporais e espaciais tem sido um dos principais enfoques ecológicos das últimas décadas (STORCH E GASTON, 2004; WARDHAUGH, 2014; WELTI et al., 2020). De modo geral, variações na disponibilidade de recursos e condições ambientais afetam a intensidade das forças *base-topo* e *topo-base* (BOEGE, 2005; SILVA et al., 2012; BECK et al., 2019; HARRISON E BANKS-LEITE, 2020; MCCARY et al., 2021).

Estudos sobre variação sazonal da disponibilidade de recursos vegetais e da diversidade das comunidades animais associadas, principalmente de artrópodes, já foram observados para florestas tropicais úmidas e temperadas (GRIMBACHER E STORK, 2009; BELTRÁN E WUNDERLE, 2014; CARADONNA ET AL., 2021). Porém, pouco se conhece a respeito da variação espaço-temporal de insetos e dos mecanismos determinantes desta variação em comunidades presentes em ambientes altamente sazonais como as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) (MARTINS et al., 2020b).

As populações animais e vegetais apresentam uma vasta gama de variações entre seus indivíduos as quais não se devem apenas às diferenças quanto à fase de desenvolvimento individual, sexo, pool gênico ou ao acaso, mas também, às condições bióticas e abióticas locais (TOREZA-SILINGARDI, 2007).

Durante o processo de crescimento e reprodução as espécies interagem de muitas formas com o meio, porém, como os vegetais compõem o primeiro nível trófico (produtores), são diretamente afetados pelas características edáficas e climáticas locais, muito mais intensamente que os animais (TOREZAN-SILINGARDI, 2007). Durante o seu desenvolvimento, o vegetal necessita de recursos abióticos como os nutrientes do solo, a água e a luz, para obter os compostos utilizados no crescimento, defesa do organismo e reprodução (OPAŁA-OWCZAREK et al., 2018)

Os fatores bióticos, como polinizadores, herbívoros, dispersores de sementes, bactérias fixadoras de nitrogênio nas raízes, entre outros, também desempenham um papel importante na vida do vegetal e juntos compõem as interações multitróficas (VERKERK E WRIGHT, 1996; SEIBOLD et al., 2018). Estas interações constituem sistemas onde várias espécies interagem simultaneamente (VAN DER PUTTEN et al., 2001; DESURMONT et al., 2018; FORNOFF et al., 2019) e a evolução dessas interações

resulta do desenvolvimento de adaptações cada vez mais sofisticadas, capazes de promover associações como uma forma de sobrevivência dos organismos interagentes (LOVATTO et al., 2012).

O estudo das interações multitróficas desempenha um papel fundamental na compreensão dos processos ecológicos que envolvem as espécies. Seus resultados indicam variações sazonais possivelmente capazes de afetar a abundância e a diversidade das espécies em um determinado ambiente natural (THOMPSON, 2005; OMENA et al., 2018).

Os eventos biológicos repetitivos, como a entrada na estação reprodutiva ou a brotação foliar, obedecem a ciclos temporais influenciados por fatores bióticos e abióticos estudados pela fenologia (QUIRINO E MACHADO, 2014; BRITO et al., 2017; DORJI et al., 2020).

Os fatores abióticos como a disponibilidade de água e o tipo de solo afetam os processos ecológicos, no que diz respeito aos processos de crescimento, na sobrevivência e no sucesso reprodutivo das populações vegetais (SOARES et al., 2018). Assim os fatores abióticos atuam diretamente sobre as espécies, possibilitando ou bloqueando, acelerando ou retardando, e até mesmo modelando seu desenvolvimento.

Adicionalmente, todos esses fatores abióticos interferem na reprodução das plantas, que envolve direta e indiretamente muitos aspectos relacionados à sua ecologia e aos fatores bióticos, como o estado nutricional dos indivíduos, a presença de polinizadores (DUFAY E ANSTETT, 2003; WYATT, 1983; DEPRÁ E GAGLIANONE, 2018) de dispersores de sementes (SANTOS et al., 2020), de herbívoros (CANELA E SAZIMA, 2003; VELASQUE E DEL-CLARO, 2016), de mutualistas condicionais (DEL CLARO, 2004; SOUSA-LOPES et al., 2019; VICENTE E IZZO, 2020) e de patógenos, além do tamanho e variabilidade genética da população (BRONSTEIN, 1994).

De acordo com Rathcke e Lacey (1985) em áreas tropicais com clima sazonal, a maioria das ervas e arbustos floresce na estação chuvosa, ou tem aumento na produção de flores nesta estação, o que favorece para uma maior abundância e melhor performance dos polinizadores. (CARVALHO E OLIVEIRA, 2003; MANTOVANI et al., 2003; MUNHOZ E FELFILI, 2005), sendo a precipitação pluviométrica é o fator mais importante que influencia na extensão do nicho polínico de abelhas (OLIVEIRA et al., 2009)

Quanto a dispersão de sementes fatores bióticos e abióticos contribuem para determinar a habilidade das plantas dispersarem sementes e, portanto, atuam como fatores de seleção sobre essa etapa em seu ciclo de vida (RODRÍGUEZ-RIÑO et al., 2019). Assim, supõe-se que nos ecossistemas com pluviosidade elevada e bem distribuída ao longo do ano, ocorre predomínio de plantas dispersas por vertebrados e, à medida que aumenta o grau de sazonalidade e diminui a precipitação, os ambientes tornam-se mais secos e os vetores abióticos, tais como o vento e a gravidade, vão ganhando importância (GRIZ et al., 2002).

Mutualistas condicionais como formigas que se associam a plantas que possuem Nectários Extraflorais, apresentam variação de abundância e composição de espécies durante o período seco e chuvoso, o que faz alterar toda a dinâmica das interações (WIRTH E LEAL, 2001; CALIXTO et al., 2021). Estas variações ocorrem por que há uma forte condicionalidade nas relações mutualísticas entre formigas e plantas com NEFs (PAZ et al., 2016; PACHECO E DEL-CLARO, 2021)

Os resultados desta interação dependem de uma miríade de fatores como a identidade e abundância das formigas, a qualidade e quantidade do néctar extrafloral, a estratégia de forrageamento e recrutamento das formigas e a identidade e comportamento dos herbívoros (APPLE E FEENER JR., 2001; BÄCHTOLD et al., 2014), e todos estes fatores são fortemente influenciados pela sazonalidade dos índices de precipitações pluviométricas em Florestas Tropicais Secas (SILVA E DEL-CLARO, 2014).

Para se entender o papel dos herbívoros e inimigos naturais na ecologia de interações multitróficas, alguns fatores precisam ser investigados, como a regularidade espacial e temporal, a abundância e a história natural das espécies envolvidas (DEL-CLARO, 2004). Sugere-se que a escolha de plantas representativas e abundantes, com ampla distribuição geográfica seja promissora para o estudo de interações, uma vez que pode permitir generalizações e replicações (SILVA E DEL-CLARO, 2014).

A sazonalidade expõe as plantas a mudanças periódicas, principalmente através de fatores como água, luz e temperatura, tendo as plantas que se ajustar fisiologicamente a essas condições. Além disso, a resposta das espécies às flutuações ambientais depende de vários fatores, tais como sua biologia, grau de especialização por recursos e a presença de competidores (PASSAMANI, 2003). Consequentemente, as espécies de uma comunidade podem responder diferentemente a uma mesma flutuação ambiental (O'CONNELL, 1989).

Desta forma o estudo das interações multitróficas associados a sazonalidade de fatores bióticos e abióticos desempenha papel fundamental na compreensão dos processos ecológicos que envolvem as espécies (MARTINS et al., 2020b).

A floresta tropical seca da América do Sul é o bioma menos estudado neste continente, principalmente quanto as interações entre plantas e fauna associada. Porém, nos últimos anos têm-se focado esforços em tentar desvendar os diferentes aspectos da ecologia inseto-planta (SILVA E DEL-CLARO, 2014; MIRANDA et al., 2002), e muito ainda resta a ser investigado, principalmente no que diz respeito aos fatores que levam a variações nos papéis dos organismos que compõem estas interações.

2.2 Herbivoria e Florivoria: interações antagonistas

A herbivoria é o consumo de diferentes partes das plantas, principalmente as folhas, por vertebrados ou invertebrados (SILVA et al., 2012). Além da herbivoria foliar, as plantas recebem danos em outros tecidos, como sementes (CARIVEAU et al., 2004), raízes (HLADUN E ADLER, 2009) e flores (MARTINS et al., 2020a). Esta importante interação pode desempenhar papel na dinâmica populacional de plantas, provocando um incremento na taxa de mortalidade das espécies ou alterando as relações competitivas entre as espécies (GORDEN E ADLER, 2018).

Os insetos representam a principal fonte de consumo da produção vegetal primária terrestre, e constituem aproximadamente 80% da vida animal conhecida (DEL-CLARO E TOREZAN-SILINGARDI, 2012). Por apresentarem hábito herbívoro em pelo menos uma fase de suas vidas, desempenham um papel ecológico importante, e podem atuar como predadores, parasitoides, polinizadores, fitófagos, entre outros (EDWARDS E WRATTEN, 1981). O nitrogênio do tecido foliar é o mediador desta interação, sendo essencial para a nutrição dos insetos herbívoros, indispensável para o metabolismo, crescimento e consequentes alterações a nível de população, além de ser um fator limitante para este grupo animal, sendo um elemento de grande importância para esses consumidores (MATTSON, 1980; THROOP E LERDAU, 2004).

A alta diversidade e biomassa de insetos herbívoros os consolidam como os organismos que mais impactam a vegetação (BARBOSA et al., 2005). Há estudos que indicam que insetos herbívoros chegam a restringir e até diminuir o sucesso reprodutivo vegetal (MARON E GARDNER, 2000; SILVA, 2009), outros sugerem que os insetos podem influenciar na evolução e na distribuição espacial (BARBOSA et al., 2005; DUKES et al., 2009).

Herrera (2002) e Sevegnoni (2007) calculam que cerca de 18% da biomassa vegetal terrestre é consumida por insetos herbívoros. Variações nas condições ambientais macro- ou microclimáticas, nutrientes do solo, qualidade da planta e consequente disponibilidade de recursos e inimigos naturais afetam as taxas de herbivoria sobre a flora (COLEY, 1980; DANKS, 2002; STILING E MOON, 2005).

A herbivoria, além de se configurar como uma das interações mais dominantes nos ambientes terrestres, é também responsável por grandes impactos em nível individual e de comunidade, afetando a sobrevivência e crescimento de plantas, e a regeneração da floresta como um todo, atuando em distintas escalas de tempo (FORISTER et al., 2015). Em virtude destes fatores citados, é previsível, por outro lado que, uma grande variedade de estratégias de defesas tenha evoluído em espécies vegetais, a fim de minimizar ou cessar o ataque por parte dos herbívoros (KOSLOV et al., 2015; GONZÁLEZ-ESQUIVEL et al., 2019).

Essa contínua interação entre plantas e herbívoros acabam por gerar uma coevolução, onde as espécies vegetais desenvolvem uma variedade de defensivos a fim de reduzir o impacto sofrido pela herbivoria, e os insetos herbívoros adquirem características para burlar tais defesas, o que ficou conhecido como uma intensa “corrida armamentista” (KARBAN E AGRAWAL, 2002; MARON; AGRAWAL E SCHEMSKE, 2019).

Os insetos herbívoros pertencem a distintos grupos com diferentes formas de alimentação que por sua vez, respondem distintamente a qualidade do hospedeiro e do ambiente (FERNANDES E PRICE, 1988; RIBEIRO et al. 1998). Assim, variações de fatores abióticos como a disponibilidade de água (HAHN E MARON, 2018) e nutrientes do solo (COLEY et al., 1985) irão afetar a qualidade da planta que pode estender seus efeitos para os níveis tróficos seguintes (CORTINA et al., 2013). Descrever a intensidade das interações entre e dentro dos níveis tróficos é imprescindível para compreender os padrões de distribuição das espécies e estabelecer estratégias para a conservação dos recursos naturais (BASSET et al., 2003).

No Brasil, estudos desta natureza têm focado em questões amplas, porém em ecossistema de Cerrado, Mata Atlântica e Floresta Amazônica (MYERS et al., 2000). Estudos que enfocam padrões de distribuição de insetos herbívoros, e os fatores que levam a associação a um hospedeiro particular entre habitats ainda são escassos (FERNANDES E PRICE, 1992; RIBEIRO et al., 1998; CUEVAS-REYES et al., 2004).

E quando se trata de FTSS estes estudos são ainda mais necessários em virtude das poucas informações existentes.

A herbivoria gera impactos tanto em nível individual quanto de comunidade e em diferentes escalas de tempo (COLEY, 1983; FONSECA et al., 2018). Nas plantas, os efeitos negativos da herbivoria são muitas vezes percebidos no seu crescimento e capacidade reprodutiva, reduzindo a habilidade competitiva e assim implicando inclusive, na regeneração florestal (AGRAWAL et al., 2018), aspecto de extrema importância para o ecossistema Caatinga, haja vista que possui amplas áreas em processo de regeneração em virtude das atividades antrópicas, de uso de madeira e criação extensiva de caprinos (SCHULZ et al., 2018).

Na Caatinga, estudos sobre herbivoria foliar focados na resposta de insetos herbívoros aos estresses abióticos do ambiente já têm sido bem documentados (FERNANDES et al., 2012; COELHO et al., 2012; RIBEIRO et al., 2013; NEVES et al., 2014; LEAL et al., 2018; MARTINS et al., 2020b). Efeitos da estrutura da vegetação sobre comunidades de herbívoros em escalas locais e regionais também têm sido reportados (NOVOTNY ET AL., 2007; NEVES ET AL., 2014; SILVA ET AL., 2017; SOUSA-SOUTO ET AL., 2014).

Martins et al. (2018) em área de Caatinga, demonstraram maior abundância de insetos herbívoros de vida livre durante a estação seca. Silva et al. (2011), observaram grande abundância de insetos no início do período chuvoso para diferentes ordens, mostrando um pico de atividade imediatamente após as primeiras chuvas, e resultados similares foram encontrados por outros autores em outros ecossistemas com sazonalidade marcada (OLIVEIRA E FRIZZAS, 2008). Outros trabalhos já mostraram que a diversidade de herbívoros de vida livre durante a estação seca é baixa em FTSS como a Caatinga, sobretudo devido às características físicas das plantas (esclerofilia, altos níveis de polifenóis e baixo teor nutricional) e climáticas (períodos de secas longas e severas) (FERNANDES et al., 2012; AQUINO et al., 2017). Por isso, a estação chuvosa é o período mais favorável para o desenvolvimento desses insetos herbívoros, que tem pico de atividade até a primeira metade desse período, resultado de uma maior palatabilidade das folhas, diminuição de inimigos naturais e menor conteúdo de fenólicos (BOEGE, 2005; GELY et al., 2020).

Dentro do contexto de herbivoria, a florivoria envolve a perda de tecidos florais ou órgãos reprodutivos (MCCALL E IRWIN, 2006; MCCALL, 2008) e é ainda menos

documentada que a herbivoria, não existindo ainda dados suficientes para gerar padrões de ocorrência e níveis de dano.

Espécies de herbívoros e florívoros interagem com diversas espécies de plantas, formando um emaranhado de redes de interações tróficas (BAGCHI et al., 2014; DÁTTILO E RICO-GRAY, 2018). As análises de redes têm sido especialmente úteis para entender o papel das interações inseto-planta na organização e dinâmica de comunidades. Métricas diferentes vêm sendo capazes de descrever as estruturas das redes de interações inseto-planta (e.g. BASCOMPTE E JORDANO, 2007; DÁTTILO E RICO-GRAY, 2018), mas o foco principal tem sido em alguns grupos em particular, como polinizadores (DÁTTILO et al., 2016) e formigas (COSTA et al., 2016), com poucos estudos ainda de redes antagonistas (GOMPERT et al., 2014; BECERRA, 2015; VOLF et al., 2017). Além disto, a estrutura e a dinâmica das redes de florívoros e herbívoros dentro das mesmas espécies de plantas tropicais ainda não é conhecida. Deste modo fica difícil estimar o prejuízo que essas interações antagônicas juntas podem causar ao fitness das plantas. Uma vez que flores e folhas bem como seus florívoros e herbívoros estão presentes simultaneamente em grande parte das espécies vegetais fica difícil separar estas duas interações.

Apesar dos florívoros serem tão comuns em sistemas naturais quanto os herbívoros e, apesar da florivoria poder inclusive ultrapassar a herbivoria em forma, magnitude e impacto, poucos estudos até agora estimaram a quantidade de tecido floral que é perdido por insetos florívoros (OGURO E SAKAI, 2014), não permitindo nenhuma generalização nesse momento. Alguns estudos sugerem que a herbivoria e florivoria podem estar relacionadas (MCCALL et al., 2018), uma vez que a herbivoria pode induzir resistência das flores para a florivoria, ou quando os herbívoros podem se tornar florívoros à medida que a planta cresce (OGURO E SAKAI, 2014; ABDALSAMEE E MÜLLER, 2015; WEST E LOUDA, 2018; BOYER et al., 2016; MCCALL et al., 2018).

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

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

Apesar de muitos estudos indicarem que a herbivoria seja capaz de induzir a produção de flores mais resistentes e assim reduzir os níveis de florivoria, os resultados de McCall et al. (2018) indicam que as duas interações não estão relacionadas para algumas espécies de plantas, de modo que a florivoria e a herbivoria podem ocorrer de maneira independente.

Tanto os herbívoros foliares quanto florais podem reduzir a aptidão (MARTINS et al., 2020a). Os principais efeitos provocados por herbívoros foliares que poderiam interferir na efetividade dos polinizadores são atraso do período de floração (MARQUIS, 1988), redução do número de flores (QUESADA et al., 1995; JUENGER E BERGELSON, 1997; LEHTILÄ E STRAUSS, 1999; MOTHERSHEAD E MARQUIS, 2000), decréscimo no tamanho da flor (STRAUSS et al., 1996; STRAUSS, 1997; MOTHERSHEAD E MARQUIS, 2000) e redução na qualidade ou quantidade da recompensa ao polinizador (QUESADA et al., 1995; STRAUSS et al., 1996; MOTHERSHEAD E MARQUIS, 2000). No entanto, dados de florivoria são escassos (ANTIQUERA E ROMERO, 2016). Em área de Caatinga, Martins et al., (2020a) registraram que a perda de atributos florais provocados pela florivoria em diferentes proporções provocam reduções significativas de visitas de polinizadores efetivos.

A herbivoria é responsável por grande parte da riqueza vegetal e complexidade de interações existentes nos sistemas terrestres (OHGUSHI, 2005), mesmo assim os efeitos de florivoria são pouco estudados, apesar de algumas pesquisas mostrarem ser relativamente comuns natureza (MCCALL E IRWIN, 2006). No entanto, quando se trata do ecossistema Caatinga muitas lacunas precisam ainda ser preenchidas. Estudos que relacionem a variação sazonal na qualidade e quantidade dos recursos alimentares para os insetos herbívoros ainda precisam ser realizados.

A perda de tecidos provocada pela herbivoria é influenciada por uma série de fatores que atua em níveis ascendentes e descendentes (TYLIANAKIS E MORRIS, 2017; DEKEUKELEIRE et al., 2019). No controle ascendente podemos citar a complexidade

do ambiente, mudanças na riqueza, composição e diversidade de plantas, bem como suas estratégias, como também a qualidade e disponibilidade de nutrientes dos tecidos vegetais, irão influenciar a diversidade de insetos herbívoros e a intensidade da herbivoria (FONSECA et al., 2018; GONZÁLEZ-ESQUIVEL et al., 2019; MARTINS et al., 2020b). Em nível descendente, a regulação da abundância de herbívoros se dá diretamente por meio dos inimigos naturais (TERBORGH, 2015; MOREIRA et al., 2017; MARTINS et al., 2020b).

Padrões de distribuição de insetos herbívoros no tempo e no espaço são fortemente dependentes das suas plantas hospedeiras (LEWINSOHN et al., 2005). A ocorrência da planta hospedeira, a densidade de plantas (CUEVAS-REYES et al., 2004) e a qualidade dos recursos oferecidos (STRONG, 1992), podem ser fundamentais na determinação desses padrões para os insetos. Desse modo, variações sazonais na distribuição de insetos fitófagos podem ser, na verdade, reflexos da sazonalidade das hospedeiras (DE ARAÚJO, 2018).

2.3 Defesas anti-herbivoria: fatores ambientais e fauna associada a planta hospedeira

A atribuição de defesas nas plantas é determinada pelo custo que perdas daquele tecido vão causar na aptidão da espécie. Deste modo, as plantas não são inertes aos ataques sofridos pelos herbívoros e produzem diversos mecanismos de proteção (FONSECA et al., 2018; GONZÁLEZ-ESQUIVEL et al., 2019), envolvendo, portanto, distintas estratégias (HERNÁN et al., 2019).

As defesas físicas podem ocorrer, por exemplo, por meio de depósitos cuticulares lipídicos contra a ação de insetos herbívoros, ou por tricomas, que dificultam a oviposição sobre a superfície das folhas. Em se tratando de defesas químicas, as plantas são ricas em substâncias que, aparentemente, não estão diretamente relacionadas com os processos metabólicos normais da fotossíntese, respiração e crescimento a estas substâncias dá-se o nome de compostos secundários (EDWARDS E WRATTEN, 1981). Tais estratégias são capazes de prevenir um aumento do número de herbívoros, embora exista um número reduzido de insetos capazes de se adaptarem a uma determinada espécie vegetal; estas substâncias conferem à planta uma melhor capacidade reprodutiva, uma vez que os tecidos responsáveis pela fotossíntese são conservados (MELO E SILVA-FILHO, 2002), sendo a síntese destas defesas químicas vegetais diretamente influenciada por fatores ambientais, fatores bióticos e abióticos podem influenciar o perfil de metabólitos

secundários de uma planta, tais como sazonalidade, índice pluviométrico, radiação ultravioleta, composição atmosférica, ritmo circadiano, temperatura, composição do solo, idade da planta, herbivoria e ataque de patógenos (GOBBO-NETO E LOPES, 2007).

As plantas podem ainda, utilizar como estratégia contra herbivoria as defesas indiretas, ou também chamadas de defesas bióticas. Nessa estratégia, as plantas, dependem de inimigos naturais dos herbívoros, em geral são predadores, para influenciar na abundância e no nível de ataque dos herbívoros sobre os tecidos vegetais, agindo como protetores bióticos (KOPTUR, 2005; DEL-CLARO E TOREZAN-SILINGARDI, 2009).

Nesse contexto, as plantas, ao longo de sua história evolutiva, desenvolveram características para a atração e permanência de visitantes (ex.: formigas e aranhas), tais como, nectários extraflorais (NEFs) e corpúsculos alimentares (como elaiossomos), que servem de alimento (NAHAS et al., 2012). Mas também, estruturas como domácias, que servem de local para nidificação, criação dos jovens e abrigo de formigas contra predadores (RICO-GRAY E OLIVEIRA, 2007). Algumas plantas ainda podem manter associações com herbívoros trofobiontes, que liberam secreções açucaradas, servindo de fonte de alimento para formigas, que indiretamente protegem as plantas (DEL-CLARO, 2004; MOREIRA E DEL-CLARO, 2005).

Neste contexto de defesas bióticas, os Nectários Extraflorais (NEFs) são estruturas produtoras de néctar que, ao contrário de nectários florais, não estão diretamente relacionados à polinização (HEIL, 2011; MARAZZI et al., 2013A). O néctar extrafloral é secretado por glândulas especializadas (BENTLEY, 1977). Essa substância pode conter açúcares, aminoácidos, proteínas, lipídeos e outros compostos orgânicos (OLIVEIRA E PIE, 1998). Quando comparado ao néctar floral, frequentemente apresenta maior concentração de açúcar (WÄCKERS, 2005). Plantas com nectários extraflorais são diversas e abundantes em vários ecossistemas (HEIL E MCKEY, 2003) e atraem grande diversidade de parceiros mutualistas (OLIVEIRA et al, 1991), podendo ter seu valor adaptativo aumentado (BYK E DEL-CLARO, 2010).

Em se tratando de associações entre animais e Nectários extraflorais, as interações entre formigas e plantas têm sido estudadas intensamente nas últimas três décadas (BECERRA E VENABLE, 1989; SANTOS E DEL-CLARO, 2001; VILHENA-POTIGUARA et al., 2012). No início desses estudos, muitos pesquisadores afirmaram que formigas atraídas pelos nectários extraflorais (NEFs) protegem a planta, mas falharam em mostrar, experimentalmente, evidências que suportassem tais conclusões (BENTLEY, 1977). Entretanto, em 1966, Janzen apresentou os primeiros dados

experimentais na América Central que demonstraram efetivamente uma relação obrigatória entre *Acacia cornigera* (Fabaceae) L. e *Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith (1877) (Formicidae, Hymenoptera). A planta oferece espaço físico para construção de ninhos (domácias), alimento na forma de corpos protéicos (também conhecidos com corpos Beltianos) e açúcares provenientes dos NEFs em troca de proteção contra herbívoros.

Oliveira et al. (1987) foram os primeiros a apresentar evidências experimentais em plantas com NEFs no cerrado brasileiro. Muitos experimentos de exclusão de formigas na região dos trópicos demonstram que as formigas podem de fato beneficiar as plantas reduzindo os impactos da herbivoria (DEL CLARO, et al., 1996; MARAZZI et al., 2013a). Contudo, a magnitude desses benefícios pode variar grandemente devido às variações temporais e espaciais de alguns fatores que influenciam as interações, como abundância e riqueza dos insetos herbívoros (O'DOWD E CATCHPOLE, 1983; DEL CLARO, 2004) e abundância e identidade das formigas (O'DOWD E CATCHPOLE, 1983; RASHBROOK et al., 1992). Del-Claro et al. (1996) em estudo com *Qualea multiflora* Mart. (Vochysiaceae) no cerrado brasileiro demonstraram que as formigas visitantes dos NEFs reduziram a herbivoria de folhas, botões e flores, o que resultou em um aumento significativo na produção de sementes. Nesse sistema, as formigas foram eficientes na remoção do principal herbívoro, o coleóptero *Macrodactylus pumilio* Burm. (Scarabeidae). Entretanto, os resultados encontrados dois anos mais tarde na mesma área de estudo mostraram que a presença das formigas não resultou novamente em maior sucesso reprodutivo para as plantas devido à baixa abundância do coleóptero (QUEIROZ, 1998). Bronstein (1998) discute que a presença de outro nível trófico altera as consequências das interações mutualísticas entre plantas e formigas devido às variações na abundância e riqueza desses animais ao longo do tempo, além das variações de comportamento e modos de alimentação entre as diferentes espécies (MARQUIS E BRAKER, 1994; DEL CLARO E OLIVEIRA, 2000). Com isso, as plantas com NEFs normalmente associam-se com guildas de espécies de formigas onívoras que mudam em composição e abundância no tempo e espaço (BENTLEY, 1976), o que pode comprometer a magnitude dos benefícios recebidos pelo parceiro mutualista (BRONSTEIN, 1998).

Variações similares nos benefícios têm sido encontradas em outros estudos de interações formiga-planta (FALCÃO et al., 2003; BELCHIOR, 2014). Cabe ressaltar que em alguns casos o benefício da associação pode também não ser evidenciado (O'DOWD

E CATCHPOLE, 1983; RASHBROOK et al., 1992). O trabalho desenvolvido por O'dowd e Catchpole (1983) não demonstrou evidências significativas de proteção das formigas contra os predadores de sementes em Asteraceae. Os autores discutiram que fatores como a atratividade da secreção dos NEFs, a disponibilidade de recursos alternativos, a densidade e a localização dos ninhos das formigas, as características intrínsecas desses animais, a densidade dos predadores de sementes e os fatores abióticos contribuíram para a variação temporal e espacial da intensidade e fidelidade do atendimento das formigas às plantas. Com esse trabalho, os autores sugeriram que é inviável a generalização da hipótese de proteção das formigas para todas as plantas com NEFs. Esses resultados foram corroborados por Rashbrook et al. (1992) que também não detectaram efeitos positivos na interação entre formigas e *Pteridium aquilinum* (Polypodiaceae). Nesse caso, os autores sugeriram que a baixa densidade de formigas foi o fator limitante para a ocorrência do mutualismo.

Adicionalmente, apesar da grande maioria dos estudos abordarem os benefícios para a planta há aqueles que indicam o oposto, como os casos em que polinizadores e dispersores de sementes que evitam flores e frutos devido à presença de formigas (HORVITZ E SHEMSKE, 1984). Quando se leva em consideração o comportamento agressivo das formigas, associado ao seu hábito carnívoro, somado ao sítio de forrageamento próxima das flores, o patrulhamento de formigas atraídas pelos recursos oferecidos nos NEFs pode afastar potenciais polinizadores (WAGNER E KAY, 2002; HEIL E MCKEY, 2003), por criarem um cenário de risco quando presentes, provocando alterações comportamentais nos visitantes florais (BELO et al., 2011).

Condições abióticas como a sazonalidade influenciam, pressão de herbivoria, taxas de visitação de formigas ou ambos (DE LA FUENTE E MARQUIS, 1999; WIRTH E LEAL, 2001), determinando variações nos custos e benefícios dessas associações para plantas. Assim, há uma forte condicionalidade nas relações mutualísticas entre formigas e plantas com NEFs (DEL-CLARO, 2004).

A presença dos NEFs pode também ser um fator de atração para outros animais, que se beneficiam dos recursos oferecidos pela planta, por exemplo, as aranhas, que maximizam sua eficiência de captura de presas ao colonizar plantas que possuem nectários (RUHREN E HANDEL, 1999; DOMINGUES, 2011).

Associações específicas entre aranhas e plantas são pouco conhecidas, mas há exemplos que sugerem preferência desses aracnídeos por determinadas características e/ou espécies de plantas. Por exemplo, aranhas do gênero *Peucetia* (Oxyopidae) ocorrem

em plantas com tricomas glandulares (MORAIS FILHO, 2009), provavelmente devido à maior facilidade de capturar presas nessas estruturas. Outro exemplo *Psecas chapoda* (Salticidae) que ocorre quase exclusivamente em *Bromelia balansae* (Bromeliaceae), passando todo o seu ciclo reprodutivo sobre a planta. As folhas da bromélia possuem arquitetura em forma de rosetas, possibilitando locais de proteção contra dessecação e inimigos naturais (ROMERO E VASCONCELLOS-NETO, 2005).

Apesar de serem quase exclusivamente carnívoras, alguns estudos têm mostrado que néctar pode ser uma importante fonte de energia para aranhas (TAYLOR E PFANNENSTIEL, 2008). Assim, a presença de néctar extrafloral pode mediar interações mutualísticas entre aranhas e plantas (RUHREN E HANDEL, 1999).

Como predadores extremamente diversos e abundantes que forrageiam na vegetação, aranhas tem o potencial de indiretamente aumentar o valor adaptativo das plantas que visitam, por meio da diminuição de herbívoros e consequentemente, herbivoria. Uma série de estudos demonstram tal efeito benéfico da presença de aranhas em plantas (ROMERO E VASCONCELLOS-NETO, 2004). Apesar disso as aranhas capturam indiscriminadamente qualquer presa que pouse em seu sítio de forrageamento, assim alguns estudos demonstram efeitos negativos da presença desses predadores para plantas. Geralmente nestes casos, as aranhas atacam espécies que mantém relações mutualísticas com as plantas, como polinizadores ou outros predadores (ROMERO E VASCONCELLOS-NETO, 2007).

Os efeitos da predação nas interações bióticas têm sido intensamente debatidos. Entretanto, apenas recentemente tem-se dado maior atenção nos efeitos não-letais dos predadores (LIMA, 1998; WERNER E PEACOR, 2003), ou seja, a capacidade de predadores em provocar respostas comportamentais nas presas, resultando em efeitos indiretos para demais níveis tróficos da comunidade (SCHMITZ et al., 1997; LIMA, 1998; GONÇALVES-SOUZA et al., 2008).

Os efeitos de uma espécie sobre outra, mediados por uma terceira espécie são denominados efeitos indiretos (WOOTTON, 1994). Estes efeitos em cascatas importância para a estrutura e produtividade das comunidades ecológicas e, portanto, são muito estudados por ecólogos para elucidar sua prevalência na natureza (PAINE, 1980; POLIS et al., 2000; SUTTLE, 2003; TERBORGH E ESTES, 2010).

A cascata trófica pode ocorrer quando um predador reduz a abundância de sua presa, o que tem efeito cascata no nível trófico abaixo, de modo que os recursos da própria presa aumentam em abundância. O efeito *topo-base*, quando promovido pelas aranhas ou

formigas associadas a NEFs, por exemplo, reduz a abundância de herbívoros resultando em um aumento na produtividade e consequentemente na melhora da aptidão do produtor primário (ROMERO E VASCONCELLOS-NETO, 2004).

Além desta visão clássica de predação, em que predadores provocam efeitos em cascata quando consomem suas presas (i.e. efeito indireto mediado pela densidade), outros efeitos transmitidos por predadores seriam de forma não letal, em que, atributos do predador provocam respostas comportamentais anti-predatórias em suas presas, o que afetaria toda a rede de interações tróficas por ela interligadas (i.e. efeito indireto mediado por atributos da presa) (SCHMITZ et al., 2000; WERNER E PEACOR, 2003; TERBORGH E ESTES, 2010).

Os efeitos da predação podem variar de acordo com o modo de forrageio do predador (i.e. se possuem estratégia do tipo senta-e-espera ou são caçadores ativos), sendo que, predadores que permanecem por longo período sobre determinado sítio (e.g., aranhas Thomisidae) podem exercer maior impacto direto na abundância de polinizadores quando comparado a predadores que vagueiam a longas distâncias (e.g. aves) (SUTTLE, 2003, WERNER E PEACOR, 2003). Além disso a sazonalidade pode afetar o efeito top-down a partir de modificações na necessidade de ingestão de alimentos mais ricos em épocas de seca.

O comportamento adaptativo de esquiva (STOKS et al., 2003) exibido pelos polinizadores pode ser exercido devido ao reconhecimento da presença do predador, sendo que este pode ser notado através de caracteres morfológicos (GONÇALVES-SOUZA et al., 2008), do comportamento de agressividade (INGS E CHITTKA, 2009), bem como odores químicos (DICKE E GROSTAL, 2001), fornecendo assim informações decisivas e confiáveis sobre o risco de predação (LIMA, 1998). Aranhas da família Thomisidae são tipicamente encontradas forrageando em flores ou folhas de diversas espécies de plantas (FOELIX, 2011). Essas aranhas tendem a escolher seu sítio de forrageio baseado na disponibilidade de itens alimentares (MORSE E FRITZ, 1982; MORSE, 1984), sendo que, em sítios ótimos de forrageio elas se alimentam indiscriminadamente de diversos grupos de artrópodes (AGNEW E SMITH, 1989; MORSE, 2007).

Assim predadores do tipo “senta-espera”, que permanecem por longo período sobre determinado sítio (e.g., aranhas Thomisidae e formigas associadas a nectários extraflorais) podem exercer maior impacto na abundância e taxa de visita de polinizadores (SUTTLE, 2003). Além disso a abundância de aranhas e formigas associadas aos NEFs

deve ter relação com a disponibilidade de presas local (e. g. herbívoros), que por sua vez varia sazonalmente conforme a disponibilidade e qualidade de recursos vegetais, e poucos são os estudos que avaliam os efeitos da sazonalidade climática no custos-benefícios destas interações em Florestas Tropicais Secas.

Os Efeitos em Cascata Trófica (ECT) *base-topo* e *topo-base* possuem forte relação com os fatores abióticos na determinação e limitação das interações e abundância das espécies (SCHMITZ et al., 2004).

As interações entre plantas, polinizadores, herbívoros, formigas e aranhas que forrageiam em flores são fortemente influenciados pela sazonalidade, isso porque a abundância e composição de espécies, comportamento e preferência alimentar variam no período de estiagem e período chuvoso, assim o custo-benefício destas interações também podem variar. Do mesmo modo, a quantidade e qualidade de recursos ofertados pelas plantas recebe forte influência dos fatores ambientais como sazonalidade, nutrientes do solo, estágios fenológicos e interações entre animais (SILVA, 2014).

Estudos sobre variação sazonal da disponibilidade de recursos vegetais e da diversidade das comunidades de animais associados já foram observados para florestas tropicais úmidas e temperadas (GRIMBACHER E STORK, 2009; BELTRÁN E WUNDERLE, 2014). Porém, pouco se conhece a respeito da variação espaço-temporal de artrópodes e dos mecanismos determinantes desta variação em comunidades de ambientes altamente sazonais como as florestas tropicais secas (FTSs) (CALIXTO et al., 2021).

3. ARTIGO 1

**Efeito da sazonalidade Climática sobre os fatores bióticos e estrutura de
comunidades de artrópodes associados a uma Convolvulaceae em uma Floresta
Tropical Sazonalmente Seca**

Manuscrito a ser submetido a *Revista Neotropical Entomology* (QUALIS A4)

Efeito da sazonalidade Climática sobre os fatores bióticos e estrutura de comunidades
de artrópodes associados a uma Convolvulaceae em uma Floresta Tropical
Sazonalmente Seca

Martins, J. K.S. S.¹ (0000-0001-7384-8924), Assunção, M.A.S.²(0000-0002-6365-5464), Moreira, A.L.S.³(0000-0001-5436-7578), Oliveira, A.F.M.⁴(0000-0002-0938-9345), Almeida, J.S.⁵(0000-0002-7118-7090).

¹Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, Avenida Prof. Moraes Rego, n. 1235, Cidade Universitária, Recife-PE, Brasil. E-mail: 50670-9010. E-mail: joanny.bio@gmail.com.

²Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, Avenida Prof. Moraes Rego, n. 1235, Cidade Universitária, Recife-PE, Brasil. matheus.alves.dfj@hotmail.com.

³Universidade Federal de Campina Grande-UFCG, Avenida Universitária, s/n, Jatobá, Patos-PB, Brasil. CEP: 58708-110. E-mail: adrielly.moreira@gmail.com.

⁴Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, Avenida Prof. Moraes Rego, n. 1235, Cidade Universitária, Recife-PE, Brasil. E-mail: 50670-9010. E-mail: afmoliveira@gmail.com.

⁵Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, Avenida Prof. Moraes Rego, n. 1235, Cidade Universitária, Recife-PE, Brasil. E-mail: 50670-9010. E-mail: jarcilene@pq.cnpq.br*(Autor correspondente).

RESUMO: O trabalho avalia o efeito da sazonalidade climática disponibilidade de recursos vegetais e a resposta na abundância e riqueza da fauna de polinizadores, herbívoros e inimigos naturais. O estudo foi desenvolvido em área de Caatinga, durante doze meses com a espécie *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa*, na Fazenda Tamanduá, Santa Terezinha, Paraíba Brasil. Registramos a fenologia, riqueza e abundância de herbívoros, polinizadores, onívoros, predadores e detritívoros. A disponibilidade foliar foi maior na estação seca, enquanto a disponibilidade floral foi maior na estação chuvosa. Registramos 22.697 artrópodes, dentre estes, herbívoros (n=10.199), predadores (n=7.285), onívoros (n=4.052), polinizadores (n=564), parasitoides (n=235) e detritívoros (n=362), pertencentes a 83 famílias e 514 espécies. A abundância da fauna não apresentou diferença significativa entre as estações (p= 0,524), já a riqueza de espécies foi significativamente maior na estação chuvosa (p=0.0224). Os herbívoros apresentaram uma relação inversa a precipitação pluviométrica, respondendo positivamente ao aumento de folhas e frutos, enquanto a riqueza respondeu ao aumento de botões e flores. A disponibilidade floral aumentou a riqueza de polinizadores. A diversidade de predadores aumentou quando houve aumento da diversidade de presas. A diversidade de parasitoides

aumentou com a maior diversidade de herbívoros, onívoros e predadores. A influência exercida pela disponibilidade dos recursos vegetais sobre a fauna associada, molda não só a riqueza e abundância dos invertebrados, mas também as interações deles. Conforme os resultados apresentados, a estrutura trófica da comunidade é regulada pela disponibilidade de recursos nos níveis tróficos inferiores e permite que tenha energia disponível para organismos em níveis superiores.

Palavras-chave: Efeito base-topo, Interações Multitróficas, Recursos vegetais, variação temporal, Caatinga.

ABSTRACT: The work evaluates the effect of climatic seasonality availability of plant resources and the response on the abundance and richness of the fauna of pollinators, herbivores, and natural enemies. The study was developed in areas of Caatinga in twelve months with the species *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa*, at Fazenda Tamanduá, Santa Terezinha, Paraíba, Brazil. We recorded phenology, richness and abundance of herbivores, pollinators, omnivores, predators, and detritivores. Leaf availability was higher in the dry season, while floral availability was higher in the rainy season. We registered 22.697 arthropods, among these, herbivores (n=10,199), predators (n=7,285), omnivores (n=4,052), pollinators (n=564), parasitoids (n=235) and detritivores (n=362), belonging to 83 families and 514 species. The abundance of the fauna did not present significant difference between seasons ($p=0.524$), while species richness was significantly higher in the rainy season ($p=0.0224$). The herbivores showed an inverse relationship to rainfall, responding positively to the increase of leaves and fruits, while richness responded to the increase of buds and flowers. Floral availability has increased the richness of pollinators. The diversity of predators increased when there was an increase in prey diversity. The diversity of parasitoids increased with the greatest diversity of herbivores, omnivores, and predators. The influence exerted by the availability of plant resources on the associated fauna, shapes not only the richness and abundance of invertebrates, but also the interactions they. According to the results presented, the trophic structure of the community is regulated by the availability of resources at the lower trophic levels and allows it to have energy available to organisms at higher levels.

KEYWORDS: Bottom-up effect, Multitrophic Interactions, Plant resources, temporal variation, Caatinga.

INTRODUÇÃO

Os efeitos de cascata trófica (ECT) são caracterizados por efeitos indiretos dos indivíduos de uma espécie sobre organismos de outras espécies pertencentes a um nível trófico não adjacente ao seu (Paine 1980). Os ECT do tipo *bottom-up* (base-topo) ocorrem quando um nível trófico inferior controla os níveis tróficos superiores; enquanto *top-down* (topo-base) ocorre a partir de níveis tróficos superiores controlando os níveis tróficos inferiores (Pace et al 1999). A observação desses ECT e o delineamento de suas dinâmicas por estudos empíricos e teóricos representam um dos maiores sucessos da ecologia de redes tróficas (Fretwell 1987; Polis et al 2000). As interações multitróficas constituem sistemas onde várias espécies interagem simultaneamente e a evolução dessas interações resulta do desenvolvimento de adaptações cada vez mais sofisticadas, capazes de promover associações como uma forma de sobrevivência dos organismos interagentes (Thompson 1999; Leroy et al 2019).

As plantas como produtores representam a fonte de energia para toda a rede de consumidores e o seu sucesso reprodutivo interfere direta e indiretamente na estruturação das cadeias tróficas (efeito *base-topo*) (Rzannyet al 2013; González-Maset al 2019). Desta forma, o registro da variação das características fenológicas reúne informações sobre a dinâmica das espécies vegetais, permitindo reconhecer as diferentes estratégias de floração e com isso, as formas de organização temporal dos recursos disponíveis para polinizadores, herbívoros e consequentemente predadores (Gentry 1974; Van Schaik et al 1993). Além de permitir melhor compreensão de como esses recursos influenciam na variação temporal da fauna interagente (Lewinsohn et al 2006).

Diante do exposto, uma teia trófica é a representação das relações alimentares entre predadores e presas numa comunidade ecológica (Cohen 1978). Como os recursos alimentares e os predadores estão entre os principais fatores limitantes do crescimento populacional de qualquer espécie, as interações tróficas são componentes essenciais para o entendimento da dinâmica das populações, e consequentemente dos padrões emergentes de coexistência e diversidade nos ecossistemas (Levin 1970; Holtet al 1994; Chesson 2000).

A maioria das teias alimentares é formada por pelo menos três níveis tróficos: produtores, herbívoros e os inimigos naturais dos herbívoros (Kergunteuilet al 2019; 2020). Como os insetos herbívoros constituem alimento para predadores e parasitoides, a abundância de herbívoros e a qualidade da planta podem afetar o terceiro nível trófico (Turlings & Erb 2018), pois o *status* nutricional da planta afeta a sua taxa de crescimento

e a fecundidade de dos herbívoros (Awmack & Leather 2002) e sua sobrevivência (Ríos Martínez & Costamagna 2018). As condições ambientais podem intensificar o ataque por herbívoros, afetando toda a estrutura da comunidade associada, e deste modo, plantas que sofrem estresse hídrico e/ou nutricional, em geral, constituem melhor fonte de alimento, por possuir maior disponibilidade de nitrogênio solúvel e menor concentração de compostos de defesa (White 1984).

Desse modo, compreender os mecanismos determinantes dos padrões de riqueza e abundância das espécies em diferentes escalas temporais e espaciais tem sido um dos principais enfoques ecológicos das últimas décadas (Silva et al 2007; Neves et al 2014; Wardhaugh 2014; Martins et al. 2018). Assim, variações na disponibilidade de recursos e condições ambientais afetam a intensidade das forças *base-topo* (Boege 2005; Silva et al 2012), sendo estes os fatores mais frequentemente considerados para explicar padrões de organização de comunidades de artrópodes (Basset et al 2003).

Os artrópodes em geral desempenham papel ecológico importante nos ecossistemas, estando envolvidos em processos ecológicos fundamentais existentes nas comunidades biológicas, nos quais o número de espécies/famílias e sua abundância em um ecossistema são o resultado de um equilíbrio que envolve o uso de diversos recursos e as condições edafoclimáticas, dentre as quais as chuvas estão entre os principais fatores climáticos que governam a dinâmica das comunidades de invertebrados desses ecossistemas (Vasconcellos et al 2010). Desta forma, os mecanismos que organizam as comunidades de artrópodes devem ser bem compreendidos, especialmente para se preservar estes organismos e gerar hipóteses que possam explicar os processos reguladores e mantenedores da diversidade (Basset et al 2003).

Durante a estação seca nas FTSs, apenas plantas sempre verdes permanecem com folhas (Giraldo & Holbrook 2011; Martinset al 2020a) e há uma marcante redução na diversidade de insetos (Domínguez & Dirzo 1995). Assim o contraste na disponibilidade de folhas e flores entre as estações tem potencial para afetar as interações artrópodes-planta (Dirzo & Domínguez 1995; Dirzo & Boege 2008) de três maneiras: (1) acarretar em um maior risco de ataque por herbívoros; e (2) ter favorecido uma pressão seletiva para maior investimento em defesas estruturais por estas plantas (Stanton 1975; Janzen & Waterman 1984; Dirzo & Boege 2008); e (3) algumas plantas desenvolveram um mecanismo de escape no tempo, produzindo folhas quando a probabilidade de herbivoria é baixa (Coley & Barone 1996), ou seja, antes do início da estação chuvosa (Aide 1992).

Nesse sentido, estudos sobre variação sazonal da disponibilidade de recursos vegetais e da diversidade das comunidades animais associadas, principalmente de insetos, já foram observados para florestas tropicais úmidas e temperadas (Wolda 1988; Didham & Springate 2003; Grimbacher & Stork, 2009). Contudo, apesar de estudos desta natureza serem bem reportados em sistemas florestais brasileiros (Petschet al 2020), pouco se conhece a respeito da variação espaço-temporal de artrópodes e dos mecanismos determinantes desta variação em comunidades presentes em ambientes altamente sazonais como as florestas tropicais secas (FTSs) (Silva et al 2012; Neves et al 2014).

O presente trabalho avalia o efeito da sazonalidade climática na disponibilidade de recursos vegetais e a resposta na abundância e riqueza da fauna de polinizadores, herbívoros e inimigos naturais, usando como modelo ecológico a espécie *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae). Para isto testamos as seguintes hipóteses: H1) Por ser uma planta sempre verde, durante a estação seca a riqueza e abundância de herbívoros é maior; H2) Predadores, parasitoides, polinizadores terão maior riqueza e abundância durante a estação chuvosa, acompanhando a oferta de recursos vegetais; H3) Onívoros tem menos especificidade quanto ao recurso consumido e, portanto, não há diferença de riqueza e abundância entre as estações; H4) A fauna varia em virtude da variação temporal dos recursos ofertados pela planta.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de trabalho: As observações do sistema de estudo foram realizadas mensalmente por um ano em área de Caatinga na Fazenda Tamanduá, Santa Terezinha, Paraíba. O clima segundo a classificação de Köppen é do tipo Bsh. Esta região está inserida no semiárido nordestino, e é marcada pelas secas e chuvas inconstantes, distribuídas irregularmente ao longo de todo ano. Os maiores índices de precipitação pluviométrica ocorrem entre janeiro e abril, com média anual de 600 mm. A estação seca inicia-se, geralmente, em maio e prolonga-se até janeiro tendo como predominância a formação da Caatinga, com clima quente e seco (Prado 2003).

Sistema de estudo: *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Martius & Choisy) pertence à família monofilética Convolvulaceae, amplamente distribuída nos trópicos, sendo predominantes em ambientes de áreas abertas como Cerrado e Caatinga (Junqueira e Simão-Bianchini 2006). Esta espécie é um arbusto perene, comum no Brasil, sendo nativa da América do Sul, e ocorre em grandes populações em áreas de Caatinga (Milet-Pinheiro &

Schlindwein 2008). Apresenta flores efêmeras, com antese diurna (Maimoni-Rodella & Yanagizawa 2007) e é polinizada por uma variedade de abelhas, tais como, *Ancylocelis*, *Ceratina*, *Melitoma*, *Ptilothrix*, *Trigona*, *Apis* entre outras (Schlising 1970; Kiill & Ranga 2003). Atrai várias espécies de formigas e outros artrópodes predadores devido à presença de Nectários Extraflorais (NEFs), sendo dois localizados na face abaxial das folhas, e cinco na base das sépalas de flores e nos botões (Paz et al 2016). Além disso, a espécie consiste em uma das poucas que persistem floridas e com folhas durante o período de estiagem na área de estudos, possibilitando testar como a sazonalidade climática molda a disponibilidade de recursos vegetais como folhas, flores, frutos e botões e como isso afeta a estrutura de comunidades de invertebrados associados a espécie vegetal em questão.

Registro da disponibilidade e variação temporal dos recursos vegetais: Foram marcados 30 indivíduos, com tiras de nylon plástico devidamente enumeradas e estas plantas foram acompanhadas mensalmente no período matutino quantificando em cada uma o número total de botões, flores, frutos e folhas, bem como o número dos mesmos com algum tipo de dano, seguindo a metodologia adaptada de Mendes e Albuquerque (2011). Todos esses dados foram obtidos por um único observador. A complexidade estrutural das plantas foi registrada contabilizando o número de ramificações em 30 indivíduos na estação seca e chuvosa, selecionados aleatoriamente em cada estação.

Coleta e identificação de artrópodes: Os artrópodes foram coletados mensalmente ao longo de um ano (jul-2018/jun-2019) para registro da diversidade e para avaliar se a abundância de artrópodes tem relação de causa e efeito com a disponibilidade dos recursos vegetais. As coletas ocorreram ao longo de três dias consecutivos das 5h às 17h. Foram utilizados métodos de coleta ativa, com uso de aspirador entomológico, rede entomológica para insetos com hábitos voadores, e pinças no caso de coleta manual. Os espécimes coletados foram armazenados em meio líquido (álcool a 70%) para posterior identificação por comparação e uso de chaves de identificação. Os artrópodes foram categorizados em grupos funcionais: Herbívoros, polinizadores, predadores, onívoros, parasitoides e detritívoros.

Análise da artropodofauna: Os artrópodes foram caracterizados de acordo com o número de espécies, gêneros e famílias dos espécimes coletados. A frequência das ordens e famílias taxonômicas foi calculada através da fórmula $F = n^\circ$ de meses em que a espécie

X foi coletada / n° total de meses de coleta x 100, e classificadas conforme Silveira Neto (1976) em constante > 50%, acessória > 25-50% e acidental < 25%. A dominância para os mesmos grupos taxonômicos foi definida de acordo com as categorias estabelecidas de Friebe (1983), sendo eudominante > 10%, dominante > 5-10%, subdominante > 2-5%, recessiva = 1-2% e rara < 1%. $D\% = (i/t).100$, onde i é o total de indivíduos de uma espécie e t o total de indivíduos coletados.

Análises estatísticas: Diferenças na riqueza e abundância por grupos funcionais de artrópodes, foram testadas através de uma Análise de Variância para um fator (ANOVA). A regressão Linear foi utilizada para avaliar a relação de causa e efeito entre a produção de folhas, botões, flores e frutos com a precipitação pluviométrica, sendo esta última a variável resposta. Este mesmo teste foi usado para avaliar possíveis relações entre abundância e riqueza por ordem e por grupos funcionais de artrópodes com a precipitação pluviométrica e com a disponibilidade de recursos vegetais (número de folhas, botões, flores e frutos), neste caso a precipitação pluviométrica e cada um dos recursos vegetais atuou como variável independente/resposta, enquanto a abundância e riqueza por ordem e grupos funcionais de artrópodes foram variáveis dependentes.

Os efeitos de um grupo funcional sobre o outro foram testados calculando previamente o índice de diversidade mensal para cada grupo funcional, utilizando o índice de Margalef, posteriormente foram realizadas regressões lineares entre os índices de cada um dos grupos funcionais de artrópodes. Antes das análises, as variâncias foram testadas quanto à normalidade pelo teste de Shapiro-Wilk, quando necessário, os dados foram transformados em raiz quadrada para reduzir as diferenças entre as variâncias. Todos os dados, analisamos a 0,05% de significância pelo programa STATISTICA 13.3 (StatSoft 2017).

RESULTADOS

Influência da sazonalidade sobre a disponibilidade dos recursos vegetais e complexidade do habitat

A emissão de folhas ocorreu ao longo de todo ano, porém houve relação inversa e significativa com a precipitação pluviométrica do mês anterior a coleta de dados (Regressão Linear: 5.2883; $p = 0.0425$) (Fig 1a, 2a). No entanto a produção de botões e flores foi maior durante a estação chuvosa (Figura 1b, c), havendo uma relação positiva e significativa na produção de flores com a precipitação pluviométrica (Regressão Linear:

$F = 5.2765$, $p = 0.0427$) (Fig 2b). A produção de frutos se concentrou durante a estação seca, mas não houve relação significativa com a precipitação mensal (Regressão Linear: $F = 6.0276$, $p = 0.0425$) (Fig 1d). A quantidade de ramificações por planta foi significativamente maior durante a estação chuvosa (ANOVA: $F = 5.1134$, $p = 0.0262$) (Fig 2c).

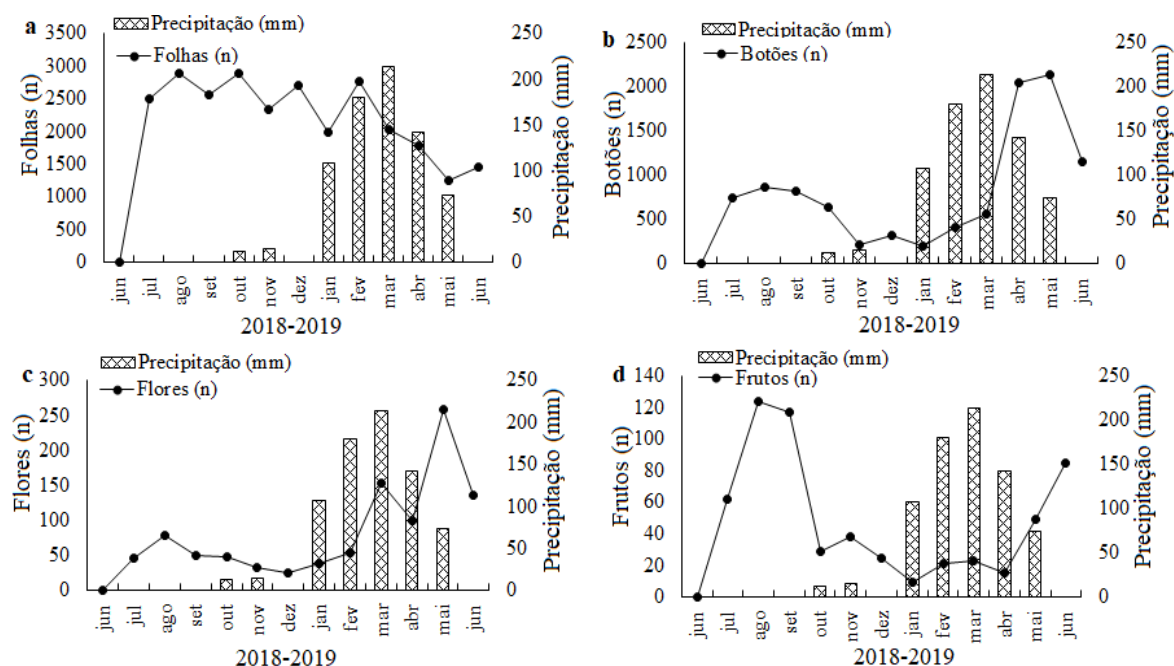


Figura 1. Precipitação pluviométrica mensal e variação temporal de folhas, botões, flores e frutos de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga. a) Folhas; b) Botões; c) Flores; d) Frutos.

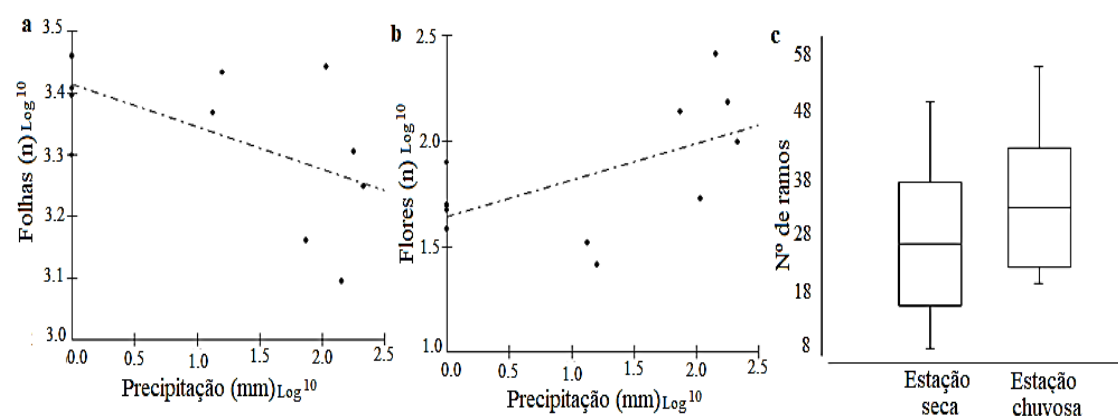


Figura 2. Efeito da Sazonalidade climática sobre os recursos vegetais e complexidade estrutural de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga. a) Relação entre precipitação pluviométrica e emissão de folhas; b) Relação entre precipitação

pluviométrica e emissão de flores; c) Média e desvio padrão do número de ramos entre as estações.

Caracterização da estrutura de comunidades e sazonalidade dos artrópodes associados

Foi registrado um total de 22697 artrópodes, representados pelas ordens: Diptera, Hymenoptera, Coleoptera, Hemiptera, Neuroptera, Mantodea, Dermaptera, Orthoptera, Phasmatodea, e Araneae, pertencentes a 83 famílias e 514 espécies. Dentre estas, as ordens mais representativas em termos de frequência foram: Hymenoptera, Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Araneae e Mantodea, categorizados como constantes. Já em relação a dominância, as ordens Hymenoptera e Coleoptera foram eudominante, enquanto Diptera e Hemiptera foram subdominantes, apenas a ordem Araneae foi considerada recessiva e as demais ordens foram raras (Tabela 1).

A ordem Hymenoptera foi a mais representativa em abundância e riqueza, totalizando 11043 indivíduos, pertencentes a 16 famílias taxonômicas (Tabela 2). Deste total de espécies 3,64% são vespas, 4,98% são abelhas e 91,37% são Hymenoptera Formicidae. Quanto a riqueza de espécies, registrou-se um total de 165 morfoespécies dentre estas, 23,63% representadas por vespas, enquanto abelhas tiveram representatividade de 25,45%, já as formigas (Formicidae) representaram 50,90% das espécies que compõem a ordem, totalizando 10090 indivíduos, pertencentes a 84 morfoespécies e 5 subfamílias: Myrmicinae (n= 6.423; 63,66%), Formicinae (n= 2.230; 22,10%), Dolichoderinae (n= 1.263; 12,52%), Pseudomyrmecinae (n= 129; 1,28%), Ectatominae (n= 45; 0,45%).

A ordem Coleoptera foi a segunda ordem mais representativa em termos de abundância e riqueza de espécies, pertencentes a 14 famílias taxonômicas com destaque para a família Chrysomelidae representando 94,51% da abundância e 49,65% da riqueza de espécie para esta ordem. Já a ordem Hemiptera foi representada por 26 famílias taxonômicas e 86 espécies, sendo por tanto, a terceira ordem mais representativa em termos de riqueza de espécies e a mais representativa quando ao número de famílias, com destaque para as famílias Lygaeidae, Reduviidae.

Diptera foi a terceira mais representativa em termos de abundância e a quarta mais representativa em riqueza de espécies, 61 morfoespécies, pertencentes a 9 famílias, com maior representatividade das famílias Muscidae e Tachinidae, respectivamente (Tabelas 1 e 2).

Para o total de indivíduos coletados, 12526 indivíduos foram registrados durante a estação seca, e 10171 indivíduos foram registrados durante a estação chuvosa (Tabela 2), no entanto esta diferença não foi significativa (ANOVA: $F = 0,563$; $p = 0,524$), do mesmo modo que não houve relação significativa entre a abundância total de indivíduos e a precipitação pluviométrica (Regressão Linear: $F = 0,7027$; $p = 0,5740$). Já a riqueza de espécies foi significativamente maior durante a estação chuvosa (ANOVA: $F = 7,8453$; $p = 0,0224$) com uma ocorrência de 407 espécies, enquanto durante a estação seca ocorreram 260 espécies, destas, 155 espécies foram comuns a ambas as estações, porém 105 espécies ocorreram exclusivamente na estação seca, enquanto 252 espécies ocorreram exclusivamente durante a estação chuvosa. No entanto, não houve relação significativa entre a riqueza total de espécies e precipitação pluviométrica (Regressão Linear: $F = 1,1954$; $p = 0,3003$).

Tabela 1. Fauna de artrópodes associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga, Santa Terezinha, Paraíba, Brasil. Legenda: S= Riqueza de espécies, N=Abundância.

ORDENS	S	N	Frequência		Dominância	
			%	Categoria	%	Categoria
Hymenoptera	165	11.043	100	Constante	48,66	Eudominante
Coleoptera	147	9865	100	Constante	43,46	Eudominante
Diptera	61	714	100	Constante	3,15	Subdominante
Hemiptera	86	509	100	Constante	2,24	Subdominante
Araneae	28	300	100	Constante	1,32	Recessiva
Orthoptera	12	195	58,3	Constante	0,86	Rara
Mantodea	9	41	66,7	Constante	0,18	Rara
Phasmatodea	4	23	41,7	Acessoria	0,10	Rara
Neuroptera	1	6	25,0	Acessoria	0,03	Rara
Dermaptera	1	1	8,3	Acidental	0,00	Rara
TOTAL	514	22.697			100	

Tabela 2. Sazonalidade de famílias dos artrópodes associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga, Santa Terezinha, Paraíba, Brasil. Legenda: R=Riqueza de espécies, N=Abundância, F=Frequências, D=Dominancia.

ORDENS	FAMÍLIA			%		Estação seca		Estação chuvosa	
		R	N	F	D	N	%	N	%
COLEOPTERA	Chrysomelidae	73	9.324	100	41.08	7.236	77.61	2.088	22.39
	Nitidulidae	5	47	66.67	0.21	18	38.30	29	61.70
	Curculionidae	19	75	75.00	0.33	41	54.67	34	45.33
	Buprestidae	5	28	66.67	0.12	6	21.43	22	78.57
	Cleridae	3	3	25.00	0.01	0	0.00	3	100
	Phalacridae	2	32	33.33	0.14	30	93.75	2	6.25

	Coccinellidae	18	252	100	1.11	141	55.95	111	44.05
	Carabidae	6	15	50.00	0.07	1	6.67	14	93.33
	Elateridae	2	5	16.67	0.02	0	0.00	5	100
	Lampyridae	4	45	83.33	0.20	16	35.56	29	64.44
	Cantharidae	1	7	8.33	0.03	0	0.00	7	100
	Cerambycidae	4	10	25.00	0.04	0	0.00	10	100
	Tenebrionidae	2	18	25.00	0.08	17	94.44	1	5.56
	Staphylinidae	3	4	25.00	0.02	2	50.00	2	50.00
HYMENOPTERA	Pompilidae	4	8	16.67	0.04	0	0.00	8	100
	Cabronidae	2	8	33.33	0.04	5	62.50	3	37.50
	Vespidae	13	352	100	1.55	156	44.32	196	55.68
	Sphecidae	2	2	16.67	0.01	0	0.00	2	100
	Chalcididae	4	12	25.00	0.05	2	16.67	10	83.33
	Chrysididae	1	2	8.33	0.01	0	0.00	2	100.00
	Ichneumonidae	6	6	25.00	0.03	3	50.00	3	50.00
	Braconidae	4	6	25.00	0.03	2	33.33	4	66.67
	Mutilidae	3	7	25.00	0.03	0	0.00	7	100
	Apidae	7	128	100	0.56	52	40.63	76	59.38
	Colletidae	2	27	41.67	0.12	0	0.00	27	100
	Melittidae	3	16	16.67	0.07	0	0.00	16	100
	Andrenidae	9	85	50.00	0.37	0	0.00	85	100
	Megachilidae	9	217	91.67	0.96	68	31.34	149	68.66
	Halictidae	12	77	100.	0.34	36	46.75	41	53.25
	Formicidae	84	10.090	100	44.46	4.093	40.56	5.997	59.44
HEMIPTERA	Acanthosomatidae	6	10	33.33	0.04	2	20.00	8	80.00
	Alydidae	2	16	16.67	0.07	10	62.50	6	37.50
	Anthocoridae	10	85	66.67	0.37	19	22.35	66	77.65
	Aradidae	3	5	16.67	0.02	0	0.00	5	100
	Berytidae	2	13	25.00	0.06	0	0.00	13	100
	Cercopidae	1	2	8.33	0.01	2	100	0	0.00
	Cicadelidae	5	10	41.67	0.04	4	40.00	6	60.00
	Cicadidae	1	1	8.33	0.00	0	0.00	1	100
	Coreidae	2	11	58.33	0.05	5	45.45	6	54.55
	Corixidae	1	3	8.33	0.01	3	100	0	0.00
	Dyctyopharidae	4	9	25.00	0.04	0	0.00	9	100
	Flatidae	1	3	16.67	0.01	1	33.33	2	66.67
	Lyctocoridae	1	7	16.67	0.03	0	0.00	7	100
	Lygaeidae	7	70	75.00	0.31	48	68.57	22	31.43
	Membracidae	7	10	50.00	0.04	2	20.00	8	80.00
	Miridae	1	20	41.67	0.09	7	35.00	13	65.00
	Nabidae	4	23	33.33	0.10	21	91.30	2	8.70
	Oxycarenidae	1	3	16.67	0.01	0	0.00	3	100
	Pentatomidae	4	10	41.67	0.04	5	50.00	5	50.00
	Phymatidae	4	29	83.33	0.13	13	44.83	16	55.17
	Pyrhocoridae	1	1	8.33	0.00	0	0.00	1	100
	Reduviidae	12	153	100.	0.67	78	50.98	75	49.02

	Rhopalidae	1	2	8.33	0.01	0	0.00	2	100
	Scutelleridae	1	1	8.33	0.00	0	0.00	1	100
	Thyreocoridae	3	11	25.00	0.05	0	0.00	11	100
	Tingidae	1	1	8.33	0.00	0	0.00	1	100
DIPTERA	Asilidae	1	1	8.33	0.00	0	0.00	1	100
	Bombyliidae	5	14	25.00	0.06	0	0.00	14	100
	Calliphoridae	2	2	8.33	0.01	0	0.00	2	100
	Dolichopodidae	7	42	58.33	0.19	8	19.05	34	80.95
	Muscidae	19	285	100	1.26	173	60.70	112	39.30
	Stratiomyidae	6	77	66.67	0.34	29	37.66	48	62.34
	Tabanidae	2	6	16.67	0.03	0	0.00	6	100
	Tachinidae	11	202	75.00	0.89	18	8.91	184	91.09
	Tephritidae	8	85	83.33	0.37	13	15.29	72	84.71
ORTHOPTERA	Acrididae	6	156	50.00	0.69	1	0.64	155	99.36
	Gryllacrididae	1	14	33.33	0.06	0	0.00	14	100
	Tetrigidae	3	18	33.33	0.08	0	0.00	18	100
	Tettigonidae	2	7	33.33	0.03	1	14.29	6	85.71
PHASMATODEA	Heteronemiidae	4	23	41.67	0.10	0	0.00	23	100
MANTODEA	Eupusidae	1	2	16.67	0.01	0	0.00	2	100
	Hymenopodidae	2	10	41.67	0.04	1	10.00	9	90.00
	Mantidae	4	23	66.67	0.10	4	17.39	19	82.61
	Tarachodidae	2	6	33.33	0.03	0	0.00	6	100
NEUROPTERA	Chrysopidae	1	6	25.00	0.03	1	16.67	5	83.33
DERMAPTERA	Labiduridae	1	1	8.33	0.00	0	0.00	1	100
ARANEAE	Araneidae	4	18	66.67	0.08	2	11.11	16	88.89
	Oxyopidae	7	24	58.33	0.11	9	37.50	15	62.50
	Salticidae	5	80	75.00	0.35	31	38.75	49	61.25
	Tetragnathidae	6	25	58.33	0.11	4	16.00	21	84.00
	Thomisidae	6	153	100	0.67	86	56.21	67	43.79
	TOTAL	514	22.697		100	12.526		10.171	

Varição sazonal dos grupos funcionais de artrópodes

Quanto aos grupos funcionais de artrópodes, 10199 indivíduos são herbívoros, 7285 são predadores, 4052 são onívoros, 564 são polinizadores, 235 são parasitoides e 362 indivíduos representam a abundância dos detritívoros, ocorrendo diferenças das proporções entre a estação seca e chuvosa, havendo maior representatividade de herbívoros e predadores durante a estação seca e predominância de artrópodes predadores, onívoros e herbívoros, bem como um aumento na abundância de parasitoides e detritívoros durante a estação chuvosa.

Em relação a riqueza de espécies dos grupos funcionais, os herbívoros foram mais representativos, com 198 morfoespécies, seguidos por predadores com 175 morfoespécies, os polinizadores foram representados por 47 morfoespécies, onívoros por

40 morfoespécies, e por fim parasitoides e detritívoros com 29 e 25 morfoespécies, respectivamente, havendo maior representatividade de espécies de herbívoros e predadores nas estações seca e chuvosa (Tabela 3).

Tabela 3. Grupos funcionais de artrópodes de vida livre associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga, Paraíba, Brasil.

ORDENS	Abundância/Riqueza de espécies													
	Herbívoros		Polinizadores		Predadores		Onívoros		Parasitoides		Detritívoros		TOTAL	
Coleoptera	9509	107	0	0	356	40	0	0	0	0	0	0	9865	147
Hemiptera	232	55	0	0	277	31	0	0	0	0	0	0	509	86
Hymenoptera	113	5	550	42	6295	60	4052	40	33	18	0	0	11043	165
Orthoptera	195	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	195	12
Diptera	127	15	14	5	9	5	0	0	202	11	362	25	714	61
Phasmatodea	23	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	4
Mantodea	0	0	0	0	41	9	0	0	0	0	0	0	41	9
Neuroptera	0	0	0	0	6	1	0	0	0	0	0	0	6	1
Dermaptera	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
Araneae	0	0	0	0	300	28	0	0	0	0	0	0	300	28
TOTAL	10.199	198	564	47	7.285	175	4.052	40	235	29	362	25	22.697	514

Para herbívoros a abundância foi significativamente maior durante a estação seca (ANOVA: $F = 8.3774$, $p = 0.0154$; Tukey: $Q=4.0933$, $p < 0.05$), enquanto a riqueza foi significativamente maior durante a estação chuvosa (ANOVA: $F = 10.9166$, $p = 0.0107$; Tukey: $Q=4.6726$, $p < 0.05$). Os polinizadores apresentaram abundância (ANOVA: $F = 12.6231$, $p = 0.0054$; Tukey: $Q = 5.0245$, $p < 0.01$) e riqueza (ANOVA: $F = 9.3491$, $p = 0.0118$; Tukey: $Q = 4.3241$, $p < 0.05$) significativamente maiores durante a estação chuvosa (Fig 3). Os onívoros apresentaram uma abundância mais representativa durante a estação chuvosa (ANOVA: $F = 5.0873$, $p = 0.0458$; Tukey: $Q = 3.1897$, $p < 0.05$), porém não houve diferença significativa da riqueza de espécies entre as estações (ANOVA: $F = 0.0571$, $p = 0.9952$). Já os predadores não apresentaram diferença significativa da abundância entre as estações (ANOVA: $F = 0.1204$, $p = 0.9803$), porém a riqueza foi significativamente maior durante a estação chuvosa (ANOVA: $F = 9.3491$, $p = 0.0118$; Tukey: $Q = 3.5274$, $p < 0.05$) (Fig 3). Parasitoides e detritívoros não apresentaram diferenças significativas entre as estações, tanto para riqueza quanto para a abundância ($p > 0.05$). Apenas os herbívoros apresentaram uma relação inversa e significativa com a precipitação pluviométrica (Regressão linear: 6.4567 , $p = 0.0281$) (Fig 4a, b). A relação entre abundância e precipitação não foi significativa para os predadores (Regressão Linear: $F = 0.0776$, $p = 0.7818$), polinizadores (Regressão Linear: $F = 0.7058$, $p = 0.5750$),

onívoros (Regressão Linear: $F=2.4333$, $p=0.1473$), parasitoides (Regressão Linear: $F=0.2712$, $p=0.6184$) e detritívoros (Regressão Linear: $F=0.169$, $p=0.6910$).

Apesar de todos os grupos tróficos apresentarem maior riqueza durante a estação chuvosa, não houve relação de causa efeito com a precipitação pluviométrica para nenhum dos grupos funcionais: herbívoros (Regressão Linear: $F=1.3445$, $p=0.2729$), predadores (Regressão Linear: $F=1.2883$, $p=0.2828$), polinizadores (Regressão Linear: $F=1.6891$, $p=0.2214$), onívoros (Regressão Linear: $F=1.2883$, $p=0.2828$), parasitoides (Regressão Linear: $F=1.6891$, $p=0.2214$) e detritívoros (Regressão Linear: $F=0.0966$, $p=0.7592$).

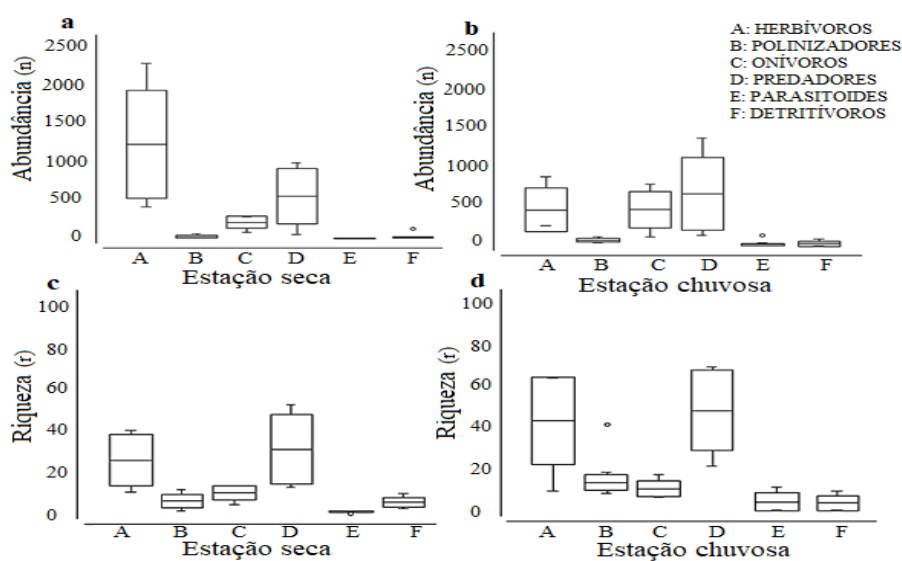


Figura 3. Grupos funcionais de artrópodes associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa*, no ecossistema Caatinga, Paraíba, Brasil. a) Abundância-estação seca; b) Abundância-estação chuvosa; c) Riqueza-estação seca; d) Riqueza-estação chuvosa.

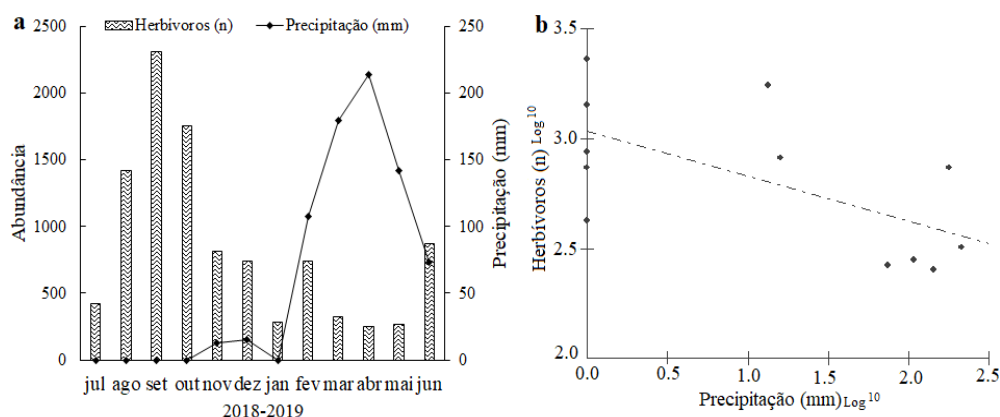


Figura 4. Variação temporal e sazonal da herbívoros associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga, Paraíba, Brasil. a) Variação temporal da precipitação

pluviométrica e abundância de herbívoros; b) Regressão Linear entre a precipitação pluviométrica e abundância de herbívoros.

Sazonalidade e variação temporal da relação fauna-recursos por grupos funcionais

Quando analisados por grupos funcionais os herbívoros apresentaram relação positiva e significativa da abundância com a emissão de folhas (Regressão Linear: $F=5.3137$, $p=0.0449$), e produção de frutos (Regressão Linear: $F=6.8738$, $p=0.0245$) (Figura 5 a, b). Já a riqueza para este grupo funcional apresentou uma relação positiva e significativa com a produção de botões (Regressão Linear: $F=7.0649$, $p=0.0251$) e flores (Regressão Linear: $F=12.8556$, $p=0.0051$) (Figura 5c, d).

Apenas os polinizadores da ordem Hymenoptera (abelhas) apresentaram uma relação positiva e significativa da riqueza de espécies com a disponibilidade de flores (Regressão linear: $F=5.4660$, $p=0.0398$) (Figura 5e). Já os onívoros apresentaram relação positiva e significativa da riqueza de espécies com a produção de frutos (Regressão Linear: $F=7.507$, $p=0.0200$) (Figura 5f).

Dentre os predadores, quando analisados por guildas, os mastigadores (Regressão Linear: $F=6.3994$, $p=0.0286$) (Figura 5g) e perfuradores (Regressão Linear: $F=11.9439$, $p=0.0062$) (Figura 5h) apresentaram uma relação positiva e significativa entre a riqueza de espécies e produção de flores. Os demais grupos funcionais não apresentaram relação significativa de abundância ou riqueza de espécies com a produção de folhas, botões, flores ou frutos.

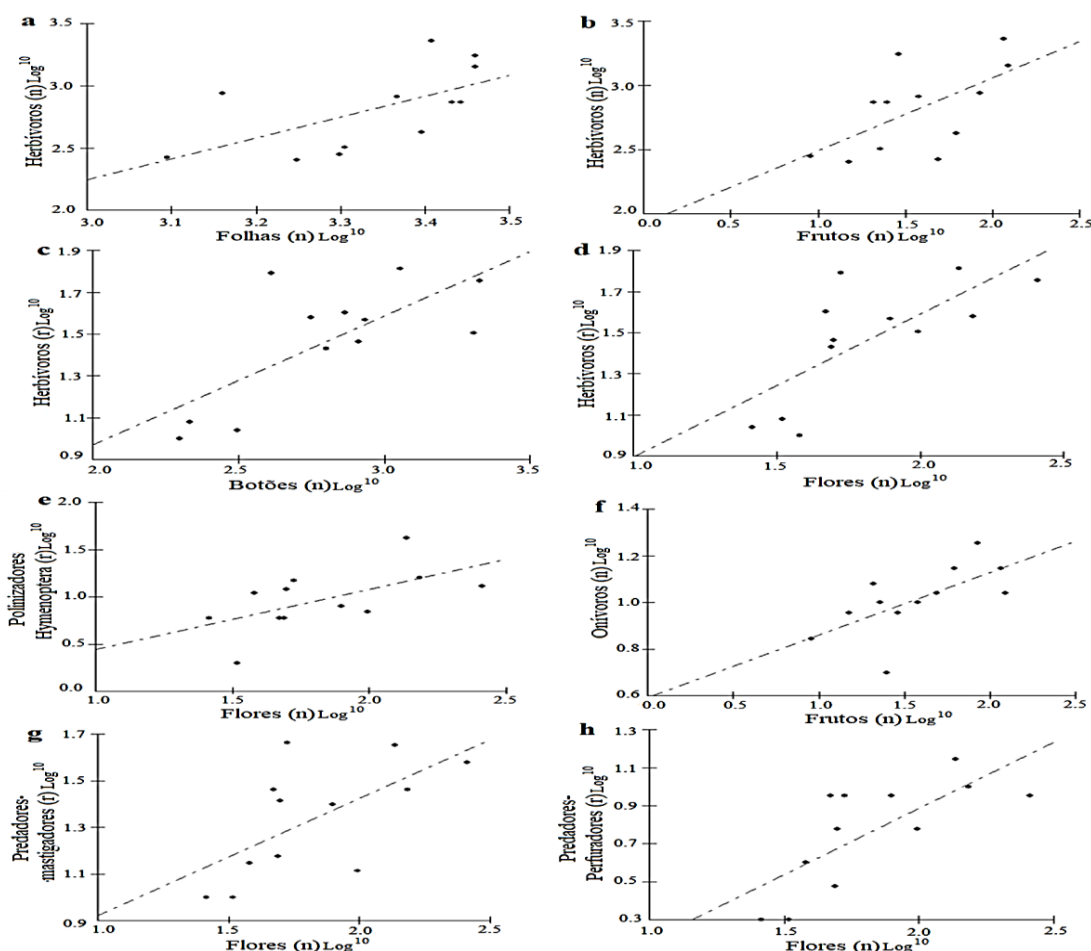


Figura 5. Relação entre riqueza e abundância dos grupos funcionais de invertebrados associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* e a disponibilidade de recursos vegetais. a) Abundância de herbívoros e a disponibilidade de folhas; b) Abundância de herbívoros e a disponibilidade de frutos; c) Riqueza de espécies de herbívoros e a disponibilidade de flores; d) Riqueza de espécies de herbívoros e a disponibilidade de botões florais; e) Riqueza polinizadores Hymenoptera e a disponibilidade de flores; f) Riqueza dos onívoros e a disponibilidade de frutos; g) Riqueza de predadores-mastigadores e a disponibilidade de flores h) Riqueza de Predadores-perfuradores e a disponibilidade de flores.

Relação entre grupos funcionais

A abundância de onívoros apresentou uma relação positiva e significativa com o aumento da riqueza de espécies de herbívoros (Regressão Linear: $F = 10.3807$, $p = 0.0090$) (Figura 6a). Houve uma relação positiva e significativa entre a abundância total de predadores e a riqueza de insetos herbívoros e polinizadores quando estes foram analisados conjuntamente com valores mensais somados (Regressão Linear: 12.1809 , p

= 0.0059) (Figura 6b). Quando analisados por guilda, os predadores maceradores (Araneae) apresentaram a abundância relacionada positivamente com a abundância total de insetos (número de presas) (Regressão Linear: $F= 6.0723$, $p = 0.0320$) (Figura 6c).

Quanto ao parasitoides, estes apresentaram uma relação positiva e significativa da riqueza de espécies com a abundância de insetos detritívoros (Regressão Linear: 6.0119; $p = 0.0327$) (Figura 6d), já a abundância de parasitoides apresentou relação positiva e significativa com a riqueza de espécies de herbívoros (Regressão Linear: $F=8.4306$, $p = 0.0152$), polinizadores (Regressão Linear: $F= 11.3941$, $p = 0.0071$) e predadores (Regressão Linear: $F= 29.6710$, $p = 0.0005$) (Figura 6e).

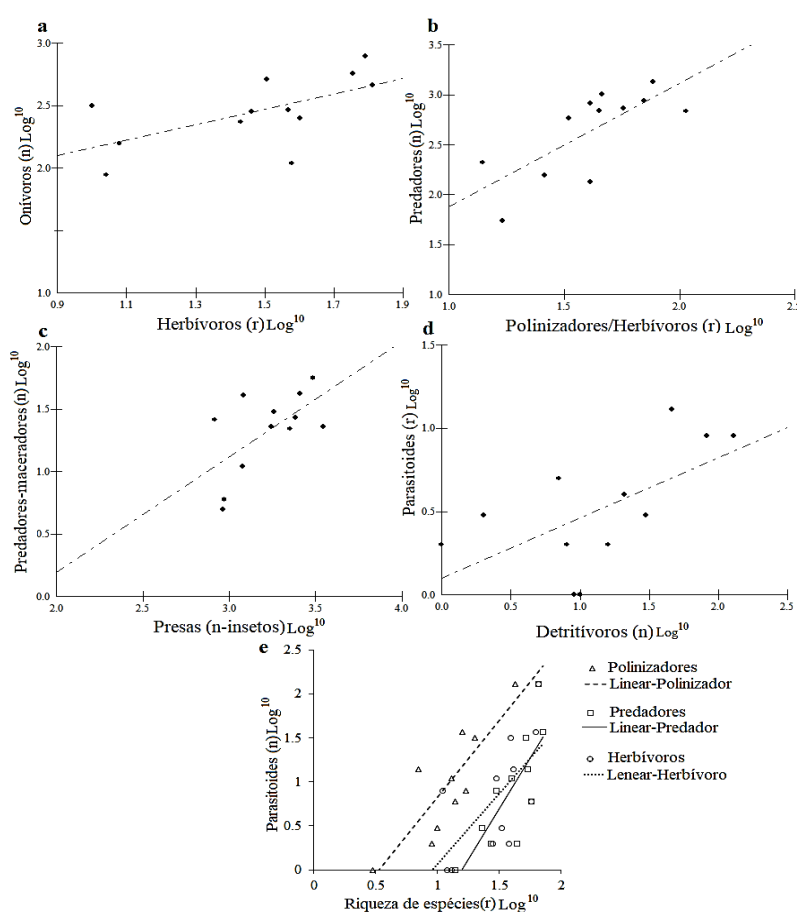


Figura 6. Relação da abundância e riqueza entre grupos funcionais de artrópodes associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga. a) Abundância de onívoros e a riqueza de herbívoros; b) Abundância de predadores e a riqueza de polinizadores e herbívoros; c) Abundância de predadores maceradores e a abundância total de insetos; d) Riqueza de parasitoides e abundância de detritívoros; e) Abundância de parasitoides e a riqueza de herbívoros, polinizadores e predadores.

A análise de diversidade dos grupos funcionais de artrópodes mostrou uma relação positiva e significativa entre predadores com polinizadores (Regressão Linear: $F=11.8192$, $p=0.0064$), herbívoros (Regressão Linear: $F=33.7599$, $p=0.0003$) e onívoros (Regressão Linear: $F=4.8852$; $p=0.0496$) (Figura 7a).

Assim como para os predadores, a diversidade de insetos parasitoides aumentou com o aumento da diversidade de insetos herbívoros (Regressão Linear: $F=4.9715$, $p=0.0479$) e onívoros (Regressão Linear: $F=5.2635$, $p=0.0429$), mas também apresentou relação positiva e significativa com a diversidade de predadores (Regressão Linear: $F=14.2337$, $p=0.0039$) (Figura 7b).

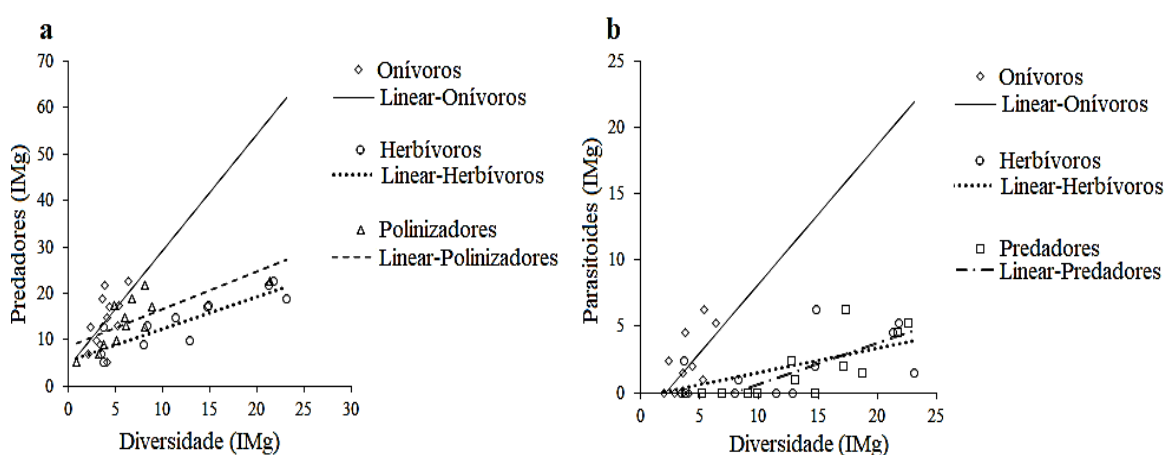


Figura 7. Relação da diversidade entre os grupos funcionais de artrópodes associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga, Paraíba, Brasil. a) Relação entre a diversidade de artrópodes predadores e a diversidade de onívoros, herbívoros e polinizadores; b) Relação entre a diversidade de parasitoides e a diversidade de onívoros, herbívoros e predadores.

DISCUSSÃO

Caracterização da estrutura de comunidades e sazonalidade dos artrópodes associados

A espécie vegetal *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* suporta uma alta abundância e riqueza de artrópodes ao longo de todo ano, atuando como importante fonte de recursos para a artropodofauna local, principalmente durante o período de estiagem, por se tratar de uma espécie perene, e, portanto, durante a estação seca apenas plantas sempre verdes permanecem com folhas (Pezzini et al 2014). Dessa forma, plantas sempre verdes inseridas na FTSS podem atuar como sítios de refúgio para insetos durante períodos secos (Silva e Neves 2014). Espécies vegetais deste grupo fenológico contribuem para a

manutenção da fauna residente durante a severa estação seca, além disso as espécies de insetos que ocorrem em ecossistemas com sazonalidade marcada como a Caatinga podem apresentar duas estratégias para atravessar o período desfavorável: migrar no tempo, por meio de processos de diapausa, ou migrar no espaço, deslocando-se para setores que apresentem recursos necessários à sobrevivência (Silva e Neves 2014; Guedes et al 2020).

Embora *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* não possua domácias, os Nectários Extra Florais são bem abundantes nesta espécie vegetal e sua interação com formigas parece ser um componente chave nas interações multitróficas da espécie em questão, o que justifica a maior representatividade em riqueza e abundância para este grupo de invertebrados. Quando se trata de associações entre animais e NEFs, as interações entre formigas e plantas têm sido estudadas intensamente nas últimas três décadas (Santos & Del-Claro 2001; Vilhena-Potiguara et al 2012; Martins et al 2020b), no entanto mais pesquisas precisam ser feitas em área de Caatinga a fim de compreender o papel das formigas neste ecossistema dentro de um cenário multitrófico. A riqueza de espécies de formigas também pode ser influenciada por características do habitat ou áreas fitofisiográficas, como a estrutura da vegetação (mata, capoeira e pastagem), de modo que um habitat com maior complexidade vegetacional fornece maior disponibilidade de locais para nidificação e maior oferta de alimento. Sendo assim, a complexidade estrutural da área de estudos, como grau de conservação, estratos arbóreos definidos, e maior disponibilidade de recursos, áreas para nidificação provavelmente foram determinantes para a maior diversidade de formigas. Isso ocorre por que as formigas têm características biológicas e ecológicas que as tornam sensíveis ao ambiente que vivem (Santos & Cabreira 2019).

A ordem Coleoptera foi a segunda mais representativa em termos de abundância e riqueza de espécies, com destaque para a família Chrysomelidae. Coleoptera é a ordem mais numerosa e diversificada da classe Insecta, estando presente em todos os continentes, com exceção das regiões polares, mostrando alta adaptação aos mais variados ambientes e métodos de sobrevivência, incluindo água doce, raízes de árvore ou gramíneas (Gullan & Cranston 2010).

Embora uma redução acentuada na abundância de artrópodes durante a estação seca seja bem documentada em habitats tropicais (Novotny & Basset 1998; Pinheiro et al 2002; Vasconcellos et al 2010), no presente trabalho, as maiores abundâncias ocorreram na estação seca. Além disso, a família mais representativa em termos de abundância foi Chrysomelidae, constituída por insetos herbívoros, que por sua vez têm suas atividades

intimamente relacionadas com as oscilações climáticas, bem como com as condições fisiológicas da planta hospedeira, como status nutricional, e palatabilidade. Deste modo a maior abundância para este grupo de invertebrados durante a estação seca, pode estar relacionada a redução de interações competitivas e predação, favorecendo o aumento população de um grupo específico, e resultando na redução de riqueza de espécies. Neste sentido, Eldridge et al (2017) demonstraram que fatores como condições nutricionais e estresse hídrico podem proporcionar alterações na qualidade de plantas, afetando a palatabilidade e até mesmo o desenvolvimento de invertebrados (Kerpel et al 2006).

O oposto ocorreu durante a estação chuvosa, caracterizada neste trabalho pela menor abundância de invertebrados e uma maior riqueza de espécies. A forte sazonalidade do ecossistema faz com que a dinâmica de interações se concentra praticamente em sua totalidade nesta estação, sejam interações com herbívoros (Paula et al 2011), dispersores, ou polinizadores. Isso se deve ao fato de que durante a estação chuvosa há uma maior concentração de recursos vegetais (Sena et al 2017).

Variação sazonal dos grupos funcionais de artrópodes

Um padrão atípico de distribuição sazonal de herbívoros foi registrado no presente trabalho, com pico de abundância na estação seca, resultados similares foram registrados para herbívoros do Cerrado por Marquis et al (2002), com pico de abundância no mês de junho. Estes autores atribuíram isso à fuga do ataque de parasitóides e patógenos. De fato, a abundância de parasitoides foi maior durante a estação chuvosa, deste modo a taxa de ataque de insetos parasitóides são maiores nesta estação. Desse modo, mesmo sob condições de seca mais severa, os herbívoros podem adotar um padrão de distribuição sazonal que evita o pico de abundância dos inimigos naturais, favorecendo o desenvolvimento e abundância (Marquis et al 2002).

Adicionalmente, os insetos herbívoros pertencem a distintos grupos com diferentes formas de alimentação que por sua vez, respondem distintamente a qualidade do hospedeiro e do ambiente (Fernandes & Price 1988). Assim, variações de fatores abióticos como a disponibilidade de água (Hahn & Maron 2018) irão afetar a qualidade da planta que pode estender seus efeitos para os níveis tróficos seguintes (Cortina et al 2013).

A representatividade de polinizadores (riqueza/abundância) durante a estação chuvosa, já era esperada, uma vez que a produção de flores no ecossistema Caatinga ocorre principalmente durante esta estação do ano. Sendo as abelhas os principais

prestadores desse serviço para as angiospermas (Faegri & Van Der Pijl 2013), houve predominância de abelhas como polinizadores no presente trabalho, e em trabalhos anteriores (Martins et al 2020), com a mesma espécie de *Ipomoea* houve uma redução significativa no número de visitas durante a estação seca, o mesmo, foi visto por Guedes et al (2011), que observou déficit de polinização durante a estação seca em área de Caatinga em espécies arbóreas nativas no sertão da Paraíba. Estes resultados podem ser afetados por aspectos fenológicos, assim como por outros fatores bióticos, como interações com outros níveis tróficos (Martins et al 2020c).

Apesar de onívoros apresentarem maior abundância na estação chuvosa, enquanto predadores apresentaram maior riqueza para esta estação, ambos os grupos funcionais não apresentaram relação de causa e efeito com a precipitação pluviométrica, no entanto, embora estes grupos não respondam diretamente a precipitação pluviométrica, os mesmos respondem a outros fatores que se relacionam com as variáveis climáticas, como disponibilidade de presas, além disso variações fenológicas como aumento de flores e botões, por exemplo aumentam a complexidade estrutural da planta, aumentando também a quantidade de nichos para forrageamento durante a estação chuvosa.

Sazonalidade da relação fauna-recursos

A fenologia da espécie vegetal afetou os padrões de flutuações de abundância e riqueza dos grupos funcionais da fauna de invertebrados. O aumento da abundância de herbívoros nos meses com mais folhas e frutos coincide também com os meses de menor precipitação pluviométrica, e pode ser explicada pela ideia proposta por Mattson e Haack (1987). Segundo esses autores, o estresse hídrico é o fator mais importante na explosão populacional de insetos, isso ocorre por que de maneira geral, as plantas produzem toxinas sob estresse, reduzindo a produção de aleloquímicos de alto custo metabólico e direcionando recursos para a produção de aleloquímicos baratos (Koricheva 2002), no entanto trabalhos que avaliem a variação sazonal destes compostos ainda são necessários para que possa compreender estes padrões na abundância de herbívoros. Vários autores demonstraram que fatores como condições nutricionais e mudanças climáticas podem proporcionar alterações súbitas na qualidade de plantas, afetando grandemente os insetos (Edwards & Wratten 1981; Crawley 1983; Gullan & Cranston 2010; Carbone et al 2021).

Adicionalmente a riqueza de herbívoros aumentou em virtude do aumento de botões e flores, demonstrando que, um aumento geral na disponibilidade de recursos vegetais é determinante para o aumento na diversidade de herbívoros, isso ocorre porque

indivíduos com maior número de flores representam manchas com maior quantidade de recursos, afetando a presença de insetos herbívoros (Schmitt 1983). Os recursos podem também estar concentrados em função do tempo (Solomon 1981). Assim, a fenologia da planta afeta o ataque por herbívoros, pois o número de flores por planta funciona como indicador da disponibilidade de recursos (Howe & Westley 1988).

Com o aumento da disponibilidade floral, e de botões florais, ocorre também o aumento de nichos para forrageamento, bem como aumento de presas, e se considerarmos que a planta possui nectários extraflorais, ocorre também o aumento da produção de néctar extrafloral na estação chuvosa, justificando o aumento da riqueza de espécies de predadores.

Quanto aos polinizadores, a riqueza das abelhas responde positivamente ao aumento da disponibilidade floral, o que pode ser explicado em virtude da relação entre fenologia e a guilda de abelhas estarem relacionadas com base na oferta de recursos florais (Batalha & Martins 2004; Oliveira & Gibbs 2000; Lenza & Klink 2006).

Uma vez que os onívoros registrados no presente trabalho constituía-se basicamente de formicídeos visitantes de Nectários Extraflorais, um aumento no número de botões e frutos implica também no aumento deste recurso, que por serem ativos também em botões e frutos em *I. carnea*, consiste também em uma defesa biótica para a planta (Martins et al 2020a; 2020c).

A presença de flores em plantas da Caatinga atrai muitos organismos consumidores, e por se tratar de plantas com Nectários Extraflorais, esse fato ganha maior importância. Os predadores com aparelho bucal mastigador (Coleoptera, Mantodea, Neuroptera e Dermaptera) assim como os perfuradores (Hemiptera) apresentam uma maior especificidade quanto a preferência alimentar, assim o aumento de riqueza nos meses com maior disponibilidade floral pode estar relacionado com a maior abundância e ocorrência de presas de sua preferência.

Relação entre grupos funcionais

O aumento na riqueza de espécies dos polinizadores apresentou uma relação de causa e efeito com o aumento na riqueza de herbívoros. Este aspecto pode estar fortemente relacionado a mudanças das taxas de herbivoria, uma vez que o aumento de riqueza de polinizadores e herbívoros ocorrem na estação chuvosa, onde também ocorrem as menores abundâncias de herbívoros. As taxas de herbivoria tem forte influência sobre

os polinizadores, uma vez afetam a atratividade floral, por perdas de atributos florais importantes para a polinização biótica (Vega-Polanco et al 2020).

A relação positiva entre a abundância de onívoros com a riqueza de herbívoros sugere uma forte influência deste grupo funcional sobre os herbívoros, se levarmos em consideração que os meses de maior abundância de onívoros coincide com os meses de menor abundância e maior riqueza de herbívoros. O mesmo ocorreu com predadores, que apresentaram um aumento significativo na população nos períodos de maior riqueza de herbívoros e polinizadores, cabe salientar que este período coincide com estação chuvosa.

A abundância de predadores maceradores (Araneae) aumentou de acordo com a disponibilidade de itens alimentares totais, ou seja, houve aumento nas populações de aranhas nos meses em que ocorria maiores abundâncias dos demais invertebrados, isso pode ser justificado, uma vez que aranhas requerem grande número de presas para completar seu ciclo biológico e, soma-se a isso, o fato de, em geral, serem de baixa especificidade. Uma característica comum na dinâmica predador-presa é a ocorrência de ciclos, ocorrendo oscilações nas abundâncias de ambos. Entretanto, outros estudos demonstram que o aumento da disponibilidade de presas, pode ser mediado pelo aumento na disponibilidade de recursos vegetais, que por sua vez pode aumentar a abundância de herbívoros e este aumento, resulta em um efeito cascata promovendo um aumento na abundância de predadores (Quesada et al 2009; Penereiro 2010; Vidal & Murphy 2018).

Dentre os efeitos provocados pelo aumento na diversidade de predadores, podemos destacar: 1) redução na abundância de herbívoros dominantes, possibilitando a ocorrência de outras espécies de herbívoros; 2) pode reduzir as taxas de herbivoria (e.g. por complementaridade na redução da densidade de herbívoros ou nas alterações comportamentais), podendo gerar efeito indireto positivo sobre a biomassa de plantas (Cardinale et al 2003; Duffy 2003; Gamfeldt et al 2005; Schmitz et al 2004); e 4) o aumento de predadores com o aumento da disponibilidade de flores, pode gerar efeitos indiretos e negativos sobre o fitness da planta através da redução no número de visitas de polinizadores (ver Martins et al 2020b).

O aumento na riqueza de parasitoides em virtude do aumento de insetos detritívoros indica uma certa especificidade quanto a ocorrência de certas espécies parasitoides, uma vez que no presente trabalho, os detritívoros foram constituídos unicamente pela ordem Diptera, corroborando com os resultados de outros trabalhos (Samková et al 2020; Jaraleño-Teniente et al 2020; Strand & Obrycki 1996) que demonstraram especificidade de insetos parasitoides com seus hospedeiros respectivos.

Uma vez que na Caatinga ocorre aumento na riqueza durante a estação chuvosa de espécies de herbívoros, polinizadores e predadores, isso gera também um incremento na disponibilidade de ovos, larvas ou imaturos durante esta estação do ano, influenciado a ocorrência de endoparasitóides, isso pode justificar o aumento da abundância de parasitoides em função do aumento da riqueza dos grupos funcionais anteriormente citados.

No presente trabalho a estação seca foi marcada pelo aumento significativo de folhas e isso influenciou a abundância de herbívoros, deste modo a hipótese H1 foi parcialmente corroborada, uma vez que apenas a abundância de herbívoros foi maior durante a estação seca, respondendo a maior disponibilidade de folhas.

Durante a estação chuvosa ocorreu aumento de riqueza e abundância de polinizadores, bem como o incremento na abundância e riqueza de inimigos naturais com o aumento da abundância e riqueza de onívoros e insetos parasitoides, bem como aumento da riqueza de predadores, corroborando parcialmente as hipóteses H2 e H3, haja vista que riqueza e abundância se comportaram de forma distinta entre as estações

Outro aspecto importante do trabalho foi a influência exercida pela fenologia da planta, ou seja, disponibilidade dos recursos vegetais sobre a fauna associada, moldando não só a riqueza e abundância dos invertebrados associados, mas também as interações entre os grupos funcionais, deste modo a hipótese H4 foi corroborada.

CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES: Os autores Jarcilene Silva de Almeida e Antônio Fernando Moraes de Oliveira contribuíram com a concepção e desenho do estudo, bem como supervisão e revisão. A preparação de material, coleta de dados e as análises foram realizadas por Joanny Kelly Silva dos Santos Martins, Adrielly de Lira Moreira Silva e Matheus Alves Siqueira de Assunção. Joanny Kelly Silva dos Santos Martins redigiu a primeira versão do manuscrito e todos os autores comentaram as versões anteriores do manuscrito, de modo que todos os autores leram e aprovaram o manuscrito final.

AGRADECIMENTOS: Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal-PPGBV da Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, ao Instituto Tamanduá, pelo apoio financeiro e logístico. Aos organismos de fomento: Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco - FACEPE (PBPG-1487 - 2.05/16), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq – PQ 307422/2012-7 e

PQ 309965/2016-0), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Brasil (Código de financiamento 001) pelo auxílio financeiro.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICA

Aide TM (1992) Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica*, 532-537.

Awmack CS, Leather SR (2002) Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 47:817–844.

Basset Y, Kitching R, Miller S, Novotny V (Eds.). (2003) *Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University Press.

Batalha MA, Martins FR (2004) Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). *Australian Journal of Botany* 52(2): 149-161.

Boege K (2005) Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany* 92(10): 1632-1640.

Carbone LM, Aguilar R (2021). Abiotic and biotic interactions as drivers of plant reproduction in response to fire frequency. *Arthropod-Plant Interactions* 15(1): 83-94.

Cardinale BJ, Harvey CT, Gross K et al (2003) Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology letters* 6(9): 857-865.

Chesson, P (2000) General theory of competitive coexistence in spatially varying environments. *Theoretical population biology* 58(3): 211-237.

Cohen, JE, Stephens, DW (1978). *Food webs and niche space*. Princeton University Press.

Coley PD, Barone, J A (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual review of ecology and systematics* 27(1): 305-335.

Cortina J, Vilagrosa A, Trubat R (2013) The role of nutrients for improving seedling quality in drylands. *New Forests* 44: 719-732.

Crawley MJ (1983) *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications.

Didham R K, Springate N D (2003) Determinants of temporal variation in community structure. Y. Basset, V. Novotny, SE Miller, and RL Kitching, 28-39.

Dirzo R, Boege K (2008) Patterns of herbivory and defense in tropical dry and rain forests. *Tropical forest community ecology* 63-78.

Dominguez CA, Dirzo R (1995) Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: Variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology* 9(2): 204-216.

Duffy JE (2003) Biodiversity loss, trophic skew, and ecosystem functioning. *Ecology letters* 6(8): 680-687.

Edwards PJ, Wratten SD (1981) *Ecologia das interações entre insetos e plantas* (Vol. 27). São Paulo: EPU/Editora da Universidade de São Paulo.

Eldridge DJ, Delgado-Baquerizo M, Travers SK et al (2017) Do grazing intensity and herbivore type affect soil health? Insights from a semi-arid productivity gradient. *Journal of Applied Ecology* 54: 976-985.

English-Loeb G, Stout M J, Duffey SS (1997) Drought stress in tomatoes: changes in plant chemistry and potential nonlinear consequences for insect herbivores. *Oikos* 456-468.

Faegri K, Van der Pijl L (2013) *Principles of pollination ecology*.

Fernandes GW, Price PW (1988) Biogeographical gradients in galling species richness. *Oecologia* 76(2): 161-167.

Friebe B (1983) Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 3. Die Kaferfauna. *Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland. Beihefte*.

Gamfeldt L, Hillebrand H, Jonsson P R (2005) Species richness changes across two trophic levels simultaneously affect prey and consumer biomass. *Ecology Letters* 8(7): 696-703.

Gentry AH (1974) Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 64-68.

Gibbs PE, Oliveira PE (2000) Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora* 195(4): 311-329.

Giraldo JP, Holbrook NM (2011) Physiological mechanisms underlying the seasonality of leaf senescence and renewal in seasonally dry tropical forest trees. In *Seasonally dry tropical forests* (pp. 129-140). Island Press, Washington, DC.

González-Mas N, Cuenca-Medina M, Gutiérrez-Sánchez F et al (2019). Bottom-up effects of endophytic *Beauveria bassiana* on multitrophic interactions between the

cotton aphid, *Aphis gossypii*, and its natural enemies in melon. *Journal of Pest Science* 92(3): 1271-1281.

Grimbacher PS, Stork NE (2009) How do beetle assemblages respond to cyclonic disturbance of a fragmented tropical rainforest landscape? *Oecologia* 161(3): 591-599.

Guedes RS, Vieira Zanella FC, Coelho Grossi P (2020) Sazonalidade na comunidade de Coleoptera em duas fitofisionomias de Caatinga. *Ciência Florestal* (01039954), 30(4).

Hahn PG, Maron JL (2018) Plant water stress and previous herbivore damage affect insect performance. *Ecological Entomology* 43(1):47-54.

Holt RD, Grover J, Tilman D (1994) Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *The American Naturalist* 144: 741-771.

Howe HF, Westley LC (1988) *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press.

Janzen DH, Waterman PG (1984) A seasonal census of phenolics, fibre and alkaloids in foliage of forest trees in Costa Rica: some factors influencing their distribution and relation to host selection by Sphingidae and Saturniidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 21(4): 439-454.

Jaraleño-Teniente J, Lomeli-Flores JR, Rodríguez-Leyva E et al (2020) Egg parasitoids survey of *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) in maize and sorghum in Central Mexico. *Insects* 11(3), 157.

Kergunteuil A, Humair L, Maire A L et al (2020). Tritrophic interactions follow phylogenetic escalation and climatic adaptation. *Scientific reports* 10(1): 1-10.

Kergunteuil A, Röder G, Rasmann S (2019) Environmental gradients and the evolution of tri-trophic interactions. *Ecology letters* 22(2): 292-301.

Kerpel SM, Soprano E, Moreira GRP (2006) Effect of nitrogen on *Passiflora suberosa* L. (Passifloraceae) and consequences for larval performance and oviposition in *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Neotropical Entomology* 35, 192-200.

Kiill LHP, Ranga NT (2003). *Ecologia da polinização de Ipomoea asarifolia* (Ders.) Roem. & Schult.(Convolvulaceae) na região semi-árida de Pernambuco. *Acta Botanica Brasilica* 17(3): 355-362.

Koricheva J (2002) Meta-analysis of sources of variation in fitness costs of plant antiherbivore defenses. *Ecology* 83(1): 176-190.

Lenza E, Klink, CA (2006) Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Brazilian Journal of Botany* 29(4): 627-638.

Leroy N, Tombeur F, Walgraffe Y et al (2019) Silicon and plant natural defenses against insect pests: impact on plant volatile organic compounds and cascade effects on multitrophic interactions. *Plants* 8(11): 444.

Levin SA (1970) Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *The American Naturalist* 104 (939): 413-423.

Lewinsohn TM, Loyola RD, Prado P I (2006). Matrizes, redes e ordenações: a detecção de estrutura em comunidades interativas. *Oecologia Brasiliensis* 10(1): 6.

Maimoni-Rodella RCS, Yanagizawa YANP (2007) Floral biology and breeding system of three *Ipomoea* weeds. *Planta Daninha* 25(1): 35-42.

Marquis RJ, Morais HC, Diniz I R (2002) Interactions among cerrado plants and their herbivores: unique or typical. *The cerrados of Brazil*, 306-328.

Martins JKSS, Carneiro A, Souza L et al (2020a). How pollinator visits are affected by flower damage and ants presence in *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Martius and Choise)(Convolvulaceae)? *Brazilian Journal of Biology* 80(1): 47-56.

Martins J, Moreira A, Assunção M et al (2020b). Trade-off in plant-ant interactions: seasonal variations. *Brazilian journal of biology* 80(4):921-933.

Martins JKSS, Oliveira AFM, Almeida JS (2020c) Variação sazonal das redes de interações planta-artrópodes em Floresta Tropical Sazonalmente Seca. *Revista Brasileira de Geografia Física*, 13(06): 2671-2713.

Martins JKSS, Souza LS, Carneiro AG et al (2018) Variação temporal e espacial da artropodofauna associada a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae) em um ecossistema de Floresta Tropical Seca. *Journal of Environmental Analysis and Progress* 3 (4):356-378.

Mattson WJ, Haack RA (1987) The role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *Bioscience* 37(2): 110-118.

Mendes FN, Rêgo MMC, Albuquerque PMCD (2011) Phenology and reproductive biology of two species of *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae) in Cerrado area in Northeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 11(4): 103-115.

Milet-Pinheiro P, Schlindwein C (2008) Comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e plantas em uma área do Agreste pernambucano, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 52(4): 625-636.

Neves EL, Viana BF (2008) Dispersão e predação de Sementes de três espécies de *Jatropha* L. (Euphorbiaceae) da Caatinga, semiárido do Brasil. *Candombá* 4:146-157.

Neves FS, Silva JO, Espírito-Santo MM, Fernandes GW (2014) Insect herbivores and leaf damage along successional and vertical gradients in a tropical dry forest. *Biotropica* 46:14-24.

Novotny V, Basset Y (1998) Seasonality of sap-sucking insects (Auchenorrhyncha, Hemiptera) feeding on *Ficus* (Moraceae) in a lowland rain forest in New Guinea. *Oecologia*, 115(4): 514-522.

Paula J D, Vargas L, Agostinetto D et al (2011) Manejo de *Conyza bonariensis* resistente ao herbicida glyphosate. *Planta daninha* 29(1): 217-227.

Paz JRLD, Silva WP, Pigozzo CM (2016) Vespas aculeata e abelhas visitantes de nectários extraflorais em *Ipomoea carnea* subsp. *fistulosa* no semiárido baiano, Nordeste do Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 38:113-132

Paz JRLD, Silva WP, Pigozzo CM (2016) Vespas aculeata e abelhas visitantes de nectários extraflorais em *Ipomoea carnea* subsp. *fistulosa* no semiárido baiano, Nordeste do Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 38:113-132

Petsch DK, Saito VS, Landeiro VL et al (2021) Beta diversity of stream insects differs between boreal and subtropical regions, but land use does not generally cause biotic homogenization. *Freshwater Science* 40(1): 000-000.

Petsch DK, Saito VS, Landeiro VL et al (2021) Beta diversity of stream insects differs between boreal and subtropical regions, but land use does not generally cause biotic homogenization. *Freshwater Science* 40(1): 000-000.

Pezzini FF, Ranieri BD, Brandão DO et al (2014) Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. *Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 148: 965-974.

Pezzini FF, Ranieri BD, Brandão DO et al (2014) Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. *Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 148: 965-974.

Pinheiro F, Diniz IR, Coelho D et al (2002) Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27:132-136.

Prado DE (2003) As caatingas da América do Sul. *Ecologia e conservação da Caatinga* 2: 3-74.

Quesada L, Sanchez-Azofeifa GA, Alvarez-Anõrve M et al (2009). Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258: 1014-1024.

Ríos Martínez AF, Costamagna AC (2018). Effects of crowding and host plant quality on morph determination in the soybean aphid, *Aphis glycines*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 166(1):53-62.

Rusch DW, Gerard JC, **Solomon** S et al (1981) The effect of particle precipitation events on the neutral and ion chemistry of the middle atmosphere—I. Odd nitrogen. *Planetary and Space Science* 29(7): 767-774.

Rzanny M, Kuu A, Voigt W (2013) Bottom-up and top-down forces structuring consumer communities in an experimental grassland. *Oikos* 122(7):967-976.

Samková A, Hadrava J, Skuhrovec J et al (2020) Host Specificity of the Parasitic Wasp *Anaphes flavipes* (Hymenoptera: Mymaridae) and a New Defence in Its Hosts (Coleoptera: Chrysomelidae: *Oulema* spp.). *Insects* 11(3):175.

Santos JC, Del-Claro K (2001) Interação entre formigas, herbívoros e nectários extraflorais em *Tocoyena formosa* (Cham. e Schlechtd.) K. Schum.(Rubiaceae) na vegetação do cerrado. *Revista brasileira de Zoociências* 3(1):77-92.

Santos R, Cabreira W (2019) Densidade da fauna invertebrada da serapilheira em função do efeito de borda de diferentes áreas de reflorestamento. *Enciclopédia Biosfera*, 16(30):174-185.

Schlising RA (1970) Sequence and timing of bee foraging in flowers of *Ipomoea* and *Aniseia* (Convolvulaceae). *Ecology* 51(6): 1061-1067.

Schmitt J (1983) Flowering plant density and pollinator visitation in *Senecio*. *Oecologia* 60(1): 97-102.

Schmitz O J, Krivan V, Ovadia O (2004) Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology letters* 7(2):153-163.

Sena FH, Lustosa BM, Almeida-Cortez JS (2017) Ecofisiologia da germinação de sementes de *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan (Fabaceae). *Gaia Scientia* 11:1-8.

Silva BLR, Tavares FM, Almeida-Cortez JS (2012) Composição florística do componente herbáceo de uma área de caatinga - Fazenda Tamanduá, Paraíba, Brasil. *Revista De Geografia* 29: 54-64.

Silva FAB, Hernández MIM, Ide S et al (2007) Comunidade de escarabeíneos (Coleoptera, Scarabaeidae) copro-necrófagos da região de Brejo Novo, Caruaru, Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 51(2): 228-233.

Silva JO, Neves FS (2014) Insect herbivores associated with an evergreen tree *Goniorrhachis marginata* Taub. (Leguminosae: Caesalpinioideae) in a tropical dry forest. *Brazilian Journal of Biology* 74:623-631.

STANTON N (1975) Herbivore pressure on two types of tropical forests. *Biotropica* 7:8-11

Strand MR, Obrycki JJ (1996) Host specificity of insect parasitoids and predators. *BioScience* 46(6): 422-429.

Thompson JN (1999) The evolution of species interactions. *Science* 284: 2116-2118.

Turlings TC, Erb M (2018) Tritrophic interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: mechanisms, ecological relevance, and application potential. *Annual review of entomology* 63: 433-452.

Van Schaik CP, Terborgh JW, & Wright SJ (1993) The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of ecology and Systematics* 353-377.

Vasconcellos A, Andreazze R, Almeida AM et al (2010) Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 54(3): 471-476.

Vega-Polanco M, Rodríguez-Islas LA, Escalona-Domenech RY et al (2020). Does florivory affect the attraction of floral visitors to buzz-pollinated *Solanum rostratum*? *Arthropod-Plant Interactions* 14(1): 41-56.

Vidal MC, Murphy SM (2018) Bottom-up vs. top-down effects on terrestrial insect herbivores: A meta-analysis. *Ecology Letters* 21(1): 138-150.

Vilhena-Potiguara RC, Aguiar-Dias ACAD, Kikuchi TYS (2012) Estruturas secretoras em cipó-d'alho (*Mansoa standleyi* (Steyerm.) AH Gentry, Bignoniaceae): ocorrência e morfologia. *Acta Amazonica* 42: 321-328.

Wardhaugh CW (2014) The spatial and temporal distributions of arthropods in forest canopies: uniting disparate patterns with hypotheses for specialisation. *Biological Reviews* 89(4):1021-1041.

White TCR (1984) The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63:90-105.

Wolda H (1988) Insect seasonality: why? *Annual review of ecology and systematics* 19:1-18.

4. ARTIGO 2

A sazonalidade climática no ecossistema da Caatinga molda a dinâmica das interações planta-herbívoro

Manuscrito a ser submetido a *Revista Neotropical Entomology* (QUALIS A4)

A sazonalidade climática no ecossistema da Caatinga molda a dinâmica das
interações planta-herbívoros

Martins, J.K.S.S.¹ (0000-0001-7384-8924), Moreira, A.L.S.² (0000-0001-5436-7578)
Assunção, M.A.S.³ (0000-0002-6365-5464), Oliveira, A.F.M.⁴ (0000-0002-0938-9345),
Almeida, J.S.⁵ (0000-0002-7118-7090).

¹Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, Avenida Prof. Moraes Rego, n. 1235, Cidade Universitária, Recife-PE, Brasil. E-mail: 50670-9010. E-mail: joanny.bio@gmail.com.

²Universidade Federal de Campina Grande-UFCG, Avenida Universitária, s/n, Jatobá, Patos-PB, Brasil. CEP: 58708-110. E-mail: adrielly.moreira@gmail.com.

³Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, Avenida Prof. Moraes Rego, n. 1235, Cidade Universitária, Recife-PE, Brasil. matheus.alves.dfj@hotmail.com.

⁴Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, Avenida Prof. Moraes Rego, n. 1235, Cidade Universitária, Recife-PE, Brasil. E-mail: 50670-9010. E-mail: jarcilene@pq.cnpq.br*(Autor correspondente).

RESUMO: O objetivo deste trabalho foi avaliar como a sazonalidade climática afeta desde fatores abióticos como nutrientes do solo e como isso irá se refletir na quantidade e qualidade dos recursos ofertados pela planta a fauna de herbívoros associada. O trabalho foi desenvolvido em áreas de Caatinga da Fazenda Tamanduá, Santa Terezinha, Paraíba, Brasil, em populações de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa*. Registramos a variação temporal da frequência de herbivoria e florivoria, bem como a fenologia da planta ao longo de um ano, realizamos análises de nutrientes do solo nas estações seca e chuvosa, adicionalmente a fauna de herbívoros foi registrada mensalmente. Registramos um total de 10199 insetos herbívoros, 36 famílias e 198 espécies, distribuídos em 6 ordens: Coleoptera (n=9509), Hemiptera (n=232), Orthoptera (n=195), Diptera (n=127), Hymenoptera (n=113), e Phasmatodea (n=23). A abundância total de herbívoros foi maior durante a estação seca e a riqueza foi maior durante a estação chuvosa. Quanto as guildas de herbívoros, a abundância de mastigadores-trituradores de folhas foi maior durante a estação seca, enquanto mastigadores-trituradores de flores e botões foram mais abundantes na estação chuvosa, já os sugadores apresentaram maior riqueza e abundância na estação chuvosa. Deste modo, devido à enorme diversidade de insetos associados, ainda são necessárias mais investigações para conhecermos essas interações e melhor elucidarmos o padrão de ocorrência de insetos pertencentes a diferentes guildas.

PALAVRAS-CHAVE: Herbivoria, Florivoria, Guildas, Variação temporal, Fenologia, Caatinga

ABSTRACT: The objective of this study was to evaluate how climatic seasonality affects from abiotic factors such as soil nutrients and how this will be reflected in the quantity and quality of resources offered by the plant to associated herbivore fauna. The work was carried out in caatinga areas of The Fazenda Tamanduá, Santa Terezinha, Paraíba, Brasil, in populations of *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa*. We recorded the temporal variation of the frequency of herbivory and florivory, as well as the phenology of the plant over the course of one year, we performed analyses of soil nutrients in the dry and rainy seasons, additionally the herbivorous fauna was recorded monthly. We recorded a total of 10,199 herbivore insects, 36 families and 198 species, distributed in 6 orders: Coleoptera (n=9509), Hemiptera (n=232), Orthoptera (n=195), Diptera (n=127), Hymenoptera (n=113), and Phasmatodea (n=23). The total abundance of herbivores was higher during the dry season and the richness was higher during the rainy season. As for herbivore guilds, the abundance of leaf-crushers was higher during the dry season, while flower-crushers and buds were more abundant in the rainy season, while the suckers showed greater richness and abundance in the rainy season. Thus, due to the enormous diversity of associated insects, more investigations are still needed to know these interactions and better elucidate the pattern of occurrence of insects belonging to different guilds.

KEYWORDS: Herbivory, Florivoria, Guilds, Temporal variation, Phenology, Caatinga

INTRODUÇÃO

O estudo das interações inseto-planta desempenha um papel fundamental na compreensão dos processos ecológicos que envolvem as espécies, sendo importantes na descrição da estrutura, da organização e da dinâmica das comunidades (Blüthgen et al 2008; Dáttilo et al 2016; Dáttilo & Rico-Gray 2018). Deste modo, a busca por padrões que expliquem a diversidade biológica é uma das mais antigas preocupações da ecologia e a estruturação trófica das comunidades e as interações entre diferentes espécies podem ser pontos substanciais para compreensão desses padrões (Price 1997).

Nesse sentido, as interações entre insetos herbívoros e suas plantas hospedeiras são bons modelos tanto para aprimorar o conhecimento vigente sobre o assunto quanto para a

descoberta de novos padrões e/ou interações entre essas espécies (Del-Claro & Torezan-Silingardi 2009).

A herbivoria é uma interação antagônica em que os insetos diminuem o fitness das plantas, seja reduzindo a área fotossinteticamente ativa ou a quantidade de seiva presente nos vasos condutores, causando prejuízos para a diferenciação, crescimento e desenvolvimento (Ribeiro Fernandes 2000; Gorden & Adler 2016). Os danos causados por herbívoros representam uma forte pressão seletiva para as plantas (Stamp 2003). A resposta das plantas frente à herbivoria é geralmente espécie-específica, sendo influenciada tanto pelos custos gerados pela herbivoria quanto pelos custos envolvidos na proteção dos tecidos, sendo estes fatores fortemente influenciados por fatores bióticos como a abundância e composição de espécies de herbívoros (Anselmo et al 2013) e abióticos como sazonalidade climática, nutrientes do solo (Silva et al 2016), de modo que a qualidade do solo e as variações físicas e bióticas locais influenciam intensamente na diversidade encontrada (Marquis & Braker 1994; Thompson 2005).

Estudos que tratam de questões temporais para insetos em geral são relativamente comuns (Wolda 1978; Wolda 1988; Gutiérrez & Wilson 2021). Esses pesquisadores têm destacado que fatores relacionados à sazonalidade podem ser tão importantes quanto o espaço para a distribuição da entomofauna (He et al 2020). Por outro lado, pesquisas com enfoque temporal que tratem exclusivamente de insetos herbívoros são escassas (Araújo 2013; Canepuccia et al 2020).

Insetos fitófagos, juntamente com suas plantas hospedeiras, representam aproximadamente 50% da biota conhecida, justificando o interesse no assunto e a busca por padrões relacionados a esses insetos (Del-Claro & Torezan-Silingardi 2009). Não bastasse isso, interações planta-herbívoros apresentam uma diversidade e complexidade de sistemas que dificultam a elaboração de teorias gerais sobre os padrões e processos observados na natureza (Ribeiro & Fernandes 2000). De modo que, insetos herbívoros podem ser divididos quanto ao alimento consumido em herbívoros (consumidores de folhas) e florívoros (consumidores de flores) e frungívoros (consumidores de frutos), e o modo de consumo do recurso vegetal pode ser categorizado em guildas (*e.g.* mastigadores, broqueadores, sugadores) e esses diferentes grupos apresentam padrões de distribuição temporais peculiares e muitas vezes opostos (Ribeiro & Fernandes 2000).

A herbivoria e florivoria podem ser inversamente relacionadas, como proposto pela Teoria da Defesa Ótima e quando a própria herbivoria induz a produção de flores com maiores concentrações de defesa (McCall & Irwin 2006).

Estas interações antagônicas podem ainda estar diretamente relacionadas, se os herbívoros forem generalistas em suas preferências e se alimentarem tanto da flor quanto da folha. No entanto, o pouco que se conhece sobre o funcionamento destas interações não permite chegar a nenhuma conclusão (McCall & Irwin 2006; Kozlov et al 2015a,b)

Estas interações podem ser ainda melhor compreendidas quando se considera a fenologia dos eventos reprodutivos e vegetativos, haja vista que o registro da variação das características fenológicas reúne informações sobre a dinâmica das espécies vegetais e as formas de organização temporal dos recursos disponíveis para os animais associados a espécie vegetal (Van Schaik et al 1993). Além de permitir a melhor compreensão de como esses recursos influenciam na variação temporal da fauna interagente (Oliveira et al 2012).

Em Florestas Tropicais Secas como a Caatinga, a sazonalidade no regime das chuvas altera a disponibilidade de água e nutrientes no solo, o que acaba afetando o desenvolvimento das plantas (Kanegae 2000). A ocorrência da planta hospedeira (Ribeiro & Fernandes 2000), a arquitetura das plantas (Cuevas-Reyes et al 2004) e a qualidade dos recursos oferecidos (Price 1992), podem ser fundamentais na determinação desses padrões para os insetos. De modo que, variações sazonais na distribuição de insetos fitófagos podem ser, na verdade, reflexos da sazonalidade das hospedeiras (Araújo & Santos 2008).

Uma vez que os estudos temporais da diversidade de insetos herbívoros são ainda escassos, principalmente quando se compara a distribuição das pesquisas entre os domínios e biomas neotropicais, e é possível perceber que existem lacunas principalmente nas florestas secas (e.g. Caatinga) (Calixto et al 2021), o objetivo deste trabalho foi avaliar como a sazonalidade climática afeta desde fatores abióticos como nutrientes do solo e como isso irá se refletir na quantidade e qualidade dos recursos ofertados pela planta a fauna de herbívoros associada. Para alcançar o objetivo, testamos as hipóteses: H1: A produção de folhas e flores é maior durante a estação chuvosa; H2: Existe mudança na composição de espécies herbívoros entre as estações; H3: Durante a estação seca o estresse hídrico e nutricional do solo torna as plantas sempre verdes mais susceptíveis ao ataque por herbívoros, portanto, as taxas de herbivoria são maiores nesta estação; H4: Partindo do princípio de que estruturas reprodutivas são mais defendidas, a florivoria é menos frequente que a herbivoria. Para testar estas hipóteses a espécie utilizada como modelo ecológico foi *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae).

MATERIAIS e MÉTODOS

Área de trabalho

O trabalho de campo foi desenvolvido mensalmente ao longo de 12 meses na Fazenda Tamanduá, Santa Terezinha, Paraíba. O clima segundo a classificação de Köppen é do tipo Bsh. Esta região está inserida no semiárido nordestino, e é marcada pelas secas e chuvas inconstantes, distribuídas irregularmente ao longo de todo ano. Os maiores índices de precipitação pluviométrica ocorrem entre janeiro e abril, com média anual de 600 mm. A estação seca inicia-se, geralmente, em maio e prolonga-se até janeiro tendo como predominância a formação da Caatinga, com clima quente e seco (Prado 2003) (Figura 1).

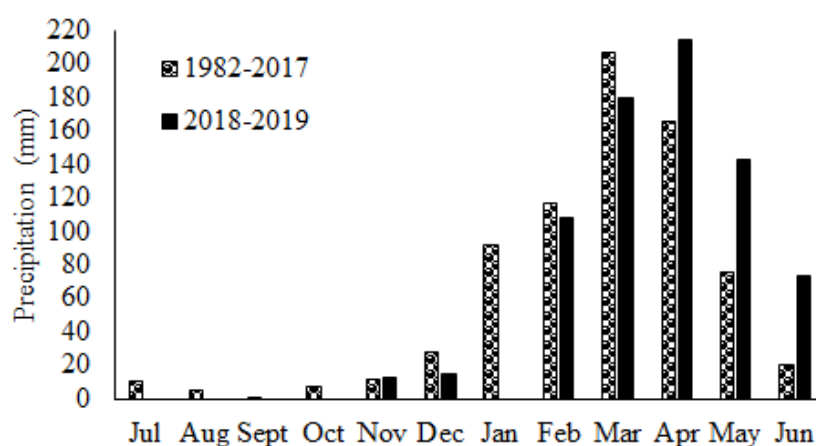


Figura 1. Chuvas durante o período experimental e média mensal ao longo de 36 anos no ecossistema Caatinga, Santa Terezinha, Paraíba, Brazil. Fonte: Estação meteorológica da Fazenda Tamanduá.

Sistema de estudo

Ipomoea carnea subs. *fistulosa* (Martius e Choisy) pertence à família monofilética Convolvulaceae, amplamente distribuída nos trópicos, sendo predominantes em ambientes de áreas abertas como Cerrado e Caatinga (Junqueira & Simão-Bianchini 2006). Esta espécie é um arbusto perene, comum no Brasil, sendo nativa da América do Sul, e ocorre em grandes populações em áreas de Caatinga (Milet-Pinheiro & Schlindwein 2008). Apresenta flores efêmeras, com antese diurna (Maimoni-Rodella & Yanagizawa 2007).

Atrai várias espécies de formigas e outros predadores devido à presença de nectários extraflorais, sendo dois localizados na face abaxial das folhas, e cinco na base das sépalas de flores e nos botões (Martins et al 2020b), que de acordo com Frey (1995) têm função defensiva contra herbivoria. *I. carnea* é uma espécie de crescimento rápido, e tem produção de folhas, flores e frutos mesmo durante o período de estiagem, fazendo desta espécie e

bom modelo ecológico para avaliar o papel da sazonalidade climática nos padrões temporais de herbivoria, estratégias vegetais e comunidades de herbívoros associados.

Fenologia e registro da herbivoria floral e foliar

Foram marcados 30 indivíduos e acompanhados mensalmente no período matutino quantificando o número de botões, flores, frutos e folhas de cada planta, bem como o número dos mesmos com algum tipo de dano, seguindo a metodologia de Torezan-Silingardi (2007). Todos esses dados foram obtidos por um único observador.

Mensuração de folhas e flores e medida de área foliar herbivorada

Foram marcados trinta indivíduos de *I. carnea subs. fistulosa*, e para cada uma destas plantas foi selecionado um ramo para a retirada de 10 folhas, totalizando 300 folhas, que foram escaneadas e analisadas quanto a área herbivorada pelo programa Image J (Rasband 2011). O cálculo, que consistia na soma dos valores de cada marca de herbivoria sobre o valor da área total, foi realizado para cada folha. Em seguida foi calculada a média da proporção da área que sofreu herbivoria para cada planta (Adami-Rodrigues et al 2004), além disso uma flor de cada planta teve as medidas da corola, e estruturas reprodutivas com uso de paquímetro digital. As flores foram mensuradas quanto ao diâmetro e altura da corola, bem como altura das estruturas reprodutivas em 60 flores pertencentes a 30 indivíduos.

Coleta e identificação de herbívoros

Os insetos foram coletados mensalmente ao longo de todo período de estudo (jul-2018/jun-2019) para registro da diversidade e para avaliar se a abundância de herbívoros tem relação de causa e efeito com a disponibilidade dos recursos vegetais. As coletas ocorreram ao longo de três dias consecutivos das 5h às 17h. Para tanto, foram utilizados métodos de coleta ativa, fazendo-se uso de aspirador entomológico, rede entomológica para insetos com hábitos voadores, e pinças no caso de coleta manual. Os espécimes coletados foram armazenados em meio líquido (álcool a 70%) para posterior identificação por comparação e uso de chaves de identificação.

Os herbívoros foram caracterizados de acordo com o número de espécies e famílias dos espécimes coletados e categorizados de acordo com o aparelho bucal em mastigadores, mastigadores-broqueadores, sugadores e “herbívoros parasitas” (que depositam ovos dentro ou sobre os frutos). A frequência das espécies foi calculada através da fórmula $F =$

nº de meses em que a espécie X foi coletada / nº total de meses de coleta x 100, e classificadas conforme Silveira Neto (1976) em constante > 50%, acessória > 25-50% e acidental < 25%. A dominância das espécies foi definida de acordo com as categorias estabelecidas de Friebe (1983), sendo eudominante > 10%, dominante > 5-10%, subdominante > 2-5%, recessiva = 1-2% e rara < 1%. $D\% = (i/t).100$, onde i é o total de indivíduos de uma espécie e t o total de indivíduos coletados.

Análise de solo

Para a avaliação da fertilidade do solo, foi obtida uma amostra composta de solo na profundidade de 0 a 15 cm, em cinco pontos de quatro parcelas medindo 1mX1m, segundo procedimentos descritos em Dick et al (1998), sendo que cada amostra composta foi seca ao ar, homogeneizada e passada em malha de 2 mm. As subamostras coletadas foram enviadas ao Instituto Agronômico de Pernambuco-IPA para análise de macronutrientes.

Análises estatísticas

A sazonalidade dos eventos vegetativos e reprodutivos, e da taxa de herbivoria foliar e floral foi avaliada através da análise circular através do teste de Rayleigh pelo Software Oriana versão 4.02. Diferenças no número de folhas, botões, flores e frutos entre as estações seca e chuvosa foi testada através de do Teste T de Student para amostras pareadas.

O tamanho de flores e folhas, bem como o teor de nutrientes do solo tiveram suas médias avaliadas entre as estações através de uma Análise de Variância (ANOVA) seguido de Teste Tukey. O mesmo teste foi utilizado para avaliar diferenças na abundância e frequência de ocorrência de espécies nas folhas, botões, flores e frutos. Para a análise de área foliar herbivorada entre as estações usamos o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis. Utilizamos o Teste binomial para testar diferenças entre as estações quanto à ocorrência (riqueza) de espécies.

A regressão Linear foi utilizada para avaliar a relação de causa e efeito entre a produção de folhas, botões, flores e frutos com a precipitação pluviométrica, sendo esta última a variável resposta. Este mesmo teste foi usado para avaliar possíveis relações entre abundância e riqueza de herbívoros das guildas de herbívoros com a precipitação pluviométrica e com a produção de itens alimentares vegetais (número de folhas, botões, flores e frutos), neste caso cada um dos itens alimentares vegetais atuou como variável dependente.

Antes das análises, todos os dados foram testados quanto a normalidade das variâncias pelo teste de shapiro-wilk, e quando necessário os dados foram transformados em raiz quadrada para homogeneizar as variâncias. Todos os dados foram analisados a 0,05% de significância pelo programa STATISTICA 13.3 (StatSoft, 2017).

RESULTADOS

Variação sazonal da disponibilidade e qualidade dos recursos vegetais: fenologia e vigor da planta

A emissão de folhas ocorreu durante todo o período estudando (Teste Rayleigh: $p < 1E-12$), porém apresentou forte sazonalidade (Rao's Spacing Test; $p < 0.01$), com picos entre os meses de agosto e outubro de 2018, havendo, portanto, um maior número de folhas para esta estação (T-pareado: $t=5.3374$; $GL=29$; $p<0.0001$).

Para as fenofase reprodutivas, a produção botões, flores e frutos, também ocorreram durante todo o período de estudos (Teste Rayleigh: $p < 1E-12$), porém os botões apresentaram maior agregação durante a estação chuvosa (Teste Rayleigh: $p < 0.01$), ocorrendo maior quantidade de botões (T-pareado: $t=-6.1248$; $GL= 29$; $p=<0.0001$). Para a fenofase de floração ocorreu agregação durante a estação chuvosa, entre os meses de maio e junho (Rao's Spacing Test: $p < 0.01$), com plantas apresentado um maior número de flores quando comparado com estação seca (T-pareado: $t= -7.9578$; $GL=29$; $p= < 0.0001$).

Os frutos apresentaram forte agregação na estação seca (Rao's Spacing Test: $p < 0.01$), apesar disso a produção de frutos por plantas entre as estações não apresentou diferença significativa (T-pareado: $t=1.1848$; $GL= 29$; $p= 0.1228$) (Tabela 1 e Fig 2).

Tabela 1. Análise de distribuição circular para a emissão de folhas e fenofases reprodutivas de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema da Caatinga, Santa Terezinha, Paraíba, Brasil.

	Folhas	Botões	flores	Frutos
Número de observações	30	24	20	11
Ângulo médio	142°	321°	321°	54°
Variância circular	0.848	0.604	0.595	0.644
Desvio padrão circular	111.129°	78.002°	76.993°	82.326°
Teste de Rayleigh (Z)	629.851	1577.986	167.966	75.742
Teste de Rayleigh (p)	$< 1E-12$	$< 1E-12$	$< 1E-12$	$< 1E-12$
Teste de espaçamento de Rao (U)	359.841	359.571	355.773	352.764
Teste de espaçamento de Rao (p)	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01

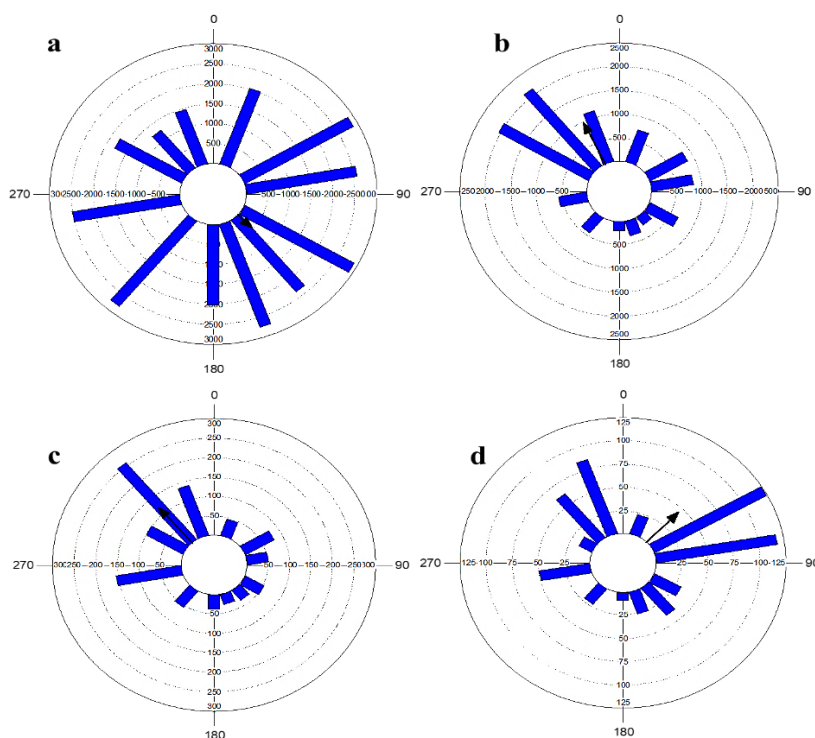


Figura 2. Variação sazonal da fenologia de *Ipomoea carnea subs fistulosa* no ecossistema da Caatinga. a) Emissão de folhas (Teste de Rayleigh e Teste de Espaçamento de Rao: $p < 0,01$); b) Emissão de botões de flores (Teste de Rayleigh e Teste de Espaçamento de Rao: $p < 0,01$); c) Emissão de flores (Teste de Rayleigh e Teste de Espaçamento de Rao: $p < 0,01$); d) Emissão de frutas (Teste de Rayleigh e Teste de Espaçamento de Rao: $p < 0,01$).

Influência da sazonalidade sobre os nutrientes do solo e qualidade dos recursos vegetais para os consumidores

O solo não apresentou grandes variações, tanto de acidez, quanto de teor de nutrientes entre as estações seca e chuvosa. No entanto, o teor de Fósforo e Potássio foram menores durante a estação seca, juntamente com o pH, já os teores de Cálcio, Magnésio e Alumínio foram maiores durante esta estação, no entanto estas diferenças não foram significativas (Tabela 2).

As plantas apresentaram diferença significativa no índice de área foliar entre as estações (ANOVA: $F=19.6415$; $p=0.0001495$; Tukey: 1.3279; $p < 0.01$), com média de 27.282 cm^2 na estação seca, e média de 43.185 cm^2 durante a estação chuvosa (Tabela 3).

As flores também apresentaram medidas morfométricas maiores durante a estação chuvosa (Tabela 3), assim o diâmetro da corola (Anova: $F=4.5574$; $p=0.0348$; Tukey: $p < 0.05$) e comprimento da corola (Anova: $F=132.6335$; $p < 0.0001$; Tukey: $p < 0.01$), bem

como o comprimento do pistilo (Anova: $F=7.3827$; $p=0.0085$; Tukey: < 0.01) foram significativamente maiores durante esta estação (Tabela 3).

Tabela 2. Macronutrientes do solo da Caatinga durante as estações secas e chuvosas, Paraíba, Brasil. Legenda: P= Fósforo; pH= Acidez ativa; Ca= Cálcio; Mg= Magnésio; Na= Sódio; K= Potássio; Al= Alumínio; H= Hidrogênio; S= Enxofre; CEC= Capacidade de Troca de Cation; V= Saturação base; m= Saturação de alumínio.

	Estação seca		Estação chuvosa		ANOVA	
	Média	Desvio padrão	Média	Desvio padrão	F	p
P(mg/dm ³)	17.5	±3.67	19	±7.07	0.22	0.87
pH(H ₂ O)	5.1	±0.5	5.25	±0.35	0.15	0.92
Cmolc/dm³						
Ca	12.09	±3.16	10.9	±3.54	0.16	0.91
Mg	2.21	±0.86	1.9	±0.74	0.31	0.82
Na	0.18	±0.11	0.2	±0.05	0.04	0.99
K	0.91	±0.13	1.41	±0.65	2.14	0.27
Al	0.31	±0.25	0.23	±0.18	0.21	0.88
H	3.4	±1.40	3.85	±2.38	0.37	0.78
S	15.4	±3.60	14.43	±3.89	0.1	0.96
CEC	19.13	±2.56	18.48	±4.73	0.04	0.99
%						
V	79.75	±0.63	78.75	±11.78	0.04	0.99
M	2.25	±2.63	2	±1.82	0.02	1

Tabela 3. Morfometria floral e área foliar de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa*, nas estações secas e chuvosas no ecossistema da Caatinga, Paraíba, Brasil. Legend.: cm= centímetro; mm= milímetro.

	Estação seca		Estação chuvosa	
	Média	desvio padrão	Média	desvio padrão
Área foliar (cm ²)	27.282	±11.7111	43.185	±16.9775
Diâmetro da corola (mm)	78.8173	±13.0453	84.227	±6.4752
Comprimento da corola (mm)	58.5737	±7.0341	76.9047	±4.3761
Comprimento de estilete (mm)	13.4823	±4.2474	13.3007	±2.3155
Comprimento do pistilo (mm)	18.2568	±4.4539	21.2323	±4.0175

Comunidade de herbívoros

Registramos um total de 10199 insetos herbívoros, 36 famílias e 198 espécies, distribuídos em 6 ordens: Coleoptera (n=9509), Hemiptera (n=232), Orthoptera (n=195), Diptera (n=127), Hymenoptera (n=113), e Phasmatodea (n=23) (Tabela 4).

Quanto a riqueza de espécies Coleoptera se destacou com representatividade de 107 espécies, seguido por Hemiptera com 55 espécies, Diptera com 15 espécies, Orthoptera foi representada por 12 espécies, Hymenoptera por 5 espécies, e Phasmatodea por 4 espécies.

Do total de herbívoros, 73,25% ocorreram durante a estação seca, enquanto apenas 26,75% ocorreram durante a estação chuvosa, havendo relação significativa e inversa com a precipitação pluviométrica (Regressão Linear: $F= 5.0078$; $p = 0.0473$). Em termos quantitativos de ocorrência de espécies, a riqueza foi significativamente maior durante a estação chuvosa, de modo que enquanto na estação seca ocorreram 90 espécies, na estação chuvosa foi registrado um total de 152 espécies (Teste binomial: $Z=4.797$; $P_{unilateral} < 0.0001$; $P_{bilateral} < 0.0001$), porém não houve relação significativa com a precipitação pluviométrica (Regressão Linear: $F=1.3445$; $p = 0.2729$).

A composição de espécies diferiu entre as estações, assim apenas 44 espécies do total registrado coocorreram em ambas as estações, 46 espécies ocorreram apenas durante a estação seca, enquanto 108 espécies ocorreram apenas na estação chuvosa. Outro aspecto da composição de espécies entre as estações foi o incremento na abundância ocasionado pelas espécies *Charidotella sexpunctata* durante a estação seca, representando 84.24 % de toda a abundância de herbívoros para esta estação, enquanto durante a estação chuvosa as espécies *Diabrotica speciosa*, e *Diabrotica virgifera* foram as mais representativas totalizando 38, 01% da abundância total desta estação. Além disso 90. 54% da abundância total de *C. sexpunctata* ocorreu durante a estação seca, havendo redução na estação chuvosa compondo apenas 9. 45 % da abundância total da espécie. O oposto ocorreu para as espécies de *D. speciosa*, da qual, apresentou a distribuição da abundância entre as estações da seguinte forma: estação seca: 36. 06%, e estação chuvosa: 64.37%. Já *D. virgifera*, a abundância se concentrou quase que em sua totalidade na estação chuvosa (99. 62 %) (Tabela 5). Adicionalmente 99.39% de *C. sexpunctata* e 95.09% de *D. virgifera* foram registrados herbivorando folhas, e *D. speciosa* teve 65.50 % dos registros em flores, 24.97% em botões florais e apenas 9.51% em folhas.

Dentre os insetos coletados, 9.840 são mastigadores, dos quais 93, 56% consistem em mastigadores-trituradores ($n=9207$), e 6.43% são mastigadores-broqueadores ($n=633$), salientando que os broqueadores foram representados pela subfamília Bruchinae (Chrysomelidae), e pelas famílias Curculionidae e Buprestidae. Para as demais guildas de herbívoros, 232 (2.27%) são sugadores, e os parasitas foram representados por apenas 127 indivíduos (1.25%) (Tabela 4).

Dentre os mastigadores, a ordem Coleoptera se destaca por sua riqueza e abundância, com um total de 107 espécies, pertencentes a 6 famílias, totalizando 9509 indivíduos. A família Chrysomelidae foi representada por 6 subfamílias, sendo Cassidinae a mais abundante, seguida da subfamília Galerucinae (Tabela 5).

Durante as duas estações a abundância de mastigadores foi predominante em relação as demais guildas, porém a representatividade foi maior durante a estação seca (Seca: N=6889; Chuva: N=2318), havendo assim relação inversa e significativa da abundância de mastigadores foliares com a precipitação pluviométrica (Regressão Linear: $F=7.6847$, $p = 0.0190$) (Fig 3a), enquanto a abundância de mastigadores florais apresentou relação positiva e significativa com a precipitação (Regressão Linear: $F=5.1960$, $p = 0.0440$) (Fig 3b). As demais guildas não apresentaram relação com esta variável climática ($p>0.005$).

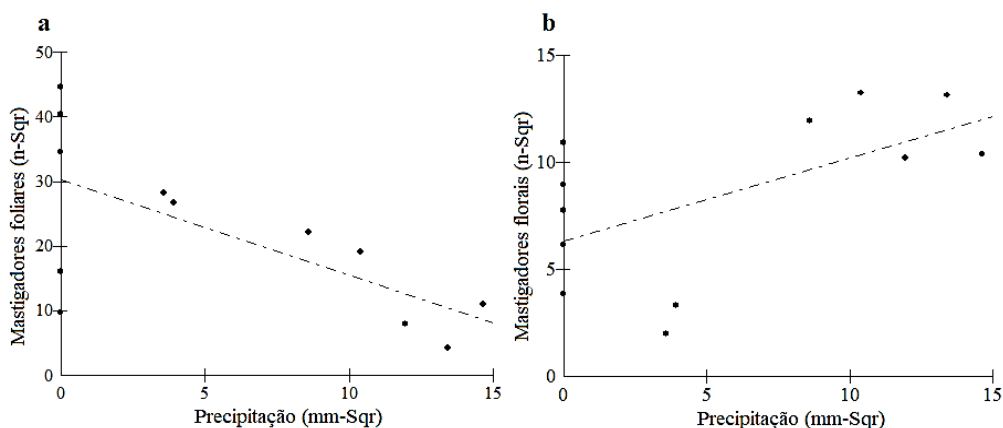


Figura 3. Relação entre herbívoros mastigadores-trituradores e precipitação pluviométrica. a) Relação entre mastigadores de flores e precipitação pluviométrica; b) Relação entre mastigadores de folhas e precipitação pluviométrica.

Dentre os mastigadores-broqueadores, a subfamília Bruchinae (Chrysomelidae) foi a mais representativa em abundância e riqueza, seguida de Curculionidae e Buprestidae (Tabelas 4 e 5). Esta guilda foi mais abundante durante a estação seca (Seca: N=471; Chuvosa: N=162), porém não houve relação significativa com a precipitação pluviométrica (Regressão Linear: $F= 1.705$; $p = 0.2193$).

Os sugadores, representados pela ordem Hemiptera, apresentaram um total de 55 espécies, pertencentes a 21 famílias com destaque para as famílias Lygaeidae e Anthocoridae que apresentaram as maiores abundâncias (Tabela 4). Esta guilda apresentou maior abundância durante a estação chuvosa (Seca: N=90; Chuvosa: N=142), porém não houve relação significativa com a precipitação pluviométrica (Regressão Linear: $F= 0.1958$; $p = 0.6708$).

Os parasitas consistiram em insetos da ordem Diptera, pertencentes a 15 espécies e 3 famílias (Tabela 4) com destaque para a família Tephritidae. Esta guilda foi mais representativa em termos de abundância na estação chuvosa (Seca: N=; Chuvosa: N=,

porém não houve relação significativa com a precipitação (Regressão Linear: $F = 1.2328$; $p = 0.2931$).

Tabela 4. Herbívoros associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae) no ecossistema da Caatinga, Paraíba, Brasil. LEGENDA: R=Riqueza, N=Abundância, F=Frequência, D=Dominância, M=Mastigadores, MB=Mastigadores-broqueadores, S=Sugadores, P=Parasitas

ORDEM	FAMÍLIA	Estação seca				Estação chuvosa				GUILDAS
		R	N	F%	D%	R	N	F%	D%	
Coleoptera	Chrysomelidae	43	7236	100	96.85	47	2088	100	76.54	M
	Nitidulidae	5	18	66.67	0.24	3	29	66.67	1.06	M
	Curculionidae	9	41	83.33	0.55	13	34	66.67	1.25	MB
	Buprestidae	4	6	66.67	0.08	3	22	66.67	0.81	MB
	Cleridae	0	0	0	0	3	3	50	0.11	M
	Phalacridae	2	30	50	0.4	2	2	16.67	0.07	M
Hymenoptera	Formicidae	3	27	50	0.36	5	86	83.33	3.15	M
Orthoptera	Acrididae	1	1	16.67	0.01	6	155	83.33	5.68	M
	Gryllacrididae	0	0	0	0	1	14	66.67	0.51	M
	Tetrigidae	0	0	0	0	3	18	66.67	0.66	M
	Tettigonidae	1	1	16.67	0.01	2	6	50	0.22	M
Phasmatodea	Heteronemiidae	0	0	0	0	4	23	83.33	0.84	M
Hemiptera	Acanthosomatidae	2	2	16.67	0.03	4	8	50	0.29	S
	Alydidae	1	10	16.67	0.13	1	6	16.67	0.22	S
	Anthocoridae	1	1	16.67	0.01	3	34	83.33	1.25	S
	Aradidae	0	0	0	0	3	5	33.33	0.18	S
	Cercopidae	1	2	16.67	0.03	0	0	0	0	S
	Cicadelidae	1	4	16.67	0.05	5	6	66.67	0.22	S
	Cicadidae	0	0	0	0	1	1	16.67	0.04	S
	Coreidae	1	5	50	0.07	2	6	66.67	0.22	S
	Corixidae	1	3	16.67	0.04	0	0	0	0	S
	Dyctyopharidae	0	0	0	0	4	9	50	0.33	S
	Flatidae	1	1	16.67	0.01	1	2	16.67	0.07	S
	Lygaeidae	5	48	83.33	0.64	5	22	66.67	0.81	S
	Membracidae	1	2	33.33	0.03	7	8	66.67	0.29	S
	Miridae	1	7	33.33	0.09	1	13	50	0.48	S
	Oxycarenidae	0	0	0	0	1	3	33.33	0.11	S
	Pentatomidae	1	5	33.33	0.07	1	3	33.33	0.11	S
	Pyrhcoridae	0	0	0	0	1	1	16.67	0.04	S
	Rhopalidae	0	0	0	0	1	2	16.67	0.07	S
	Scutelleridae	0	0	0	0	1	1	16.67	0.04	S
	Thyreocoridae	0	0	0	0	3	11	50	0.4	S
	Tingidae	0	0	0	0	1	1	16.67	0.04	S
Diptera	Drosophilidae	2	8	33.33	0.11	5	27	50	0.99	P
	Dolichopodidae	0	0	0	0	1	7	66.67	0.26	P

Tephritidae	3	13	66.67	0.17	8	72	100	2.64	P
TOTAL	90	7471	-	100	152	2728	-	100	

Tabela 5. Herbívoros da família Chrysomelidae associados a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga, Paraíba, Brasil. LEGENDA: ES=Estação Seca, EC=Estação Chuvosa, T=Total.

SUBFAMÍLIA/ESPÉCIE	Abundância-n			Frequência %			Dominância %		
	ES	EC	T	ES	EC	T	ES	EC	T
CASSIDINAE									
<i>Charidotella sexpunctata</i>	6294	657	6951	100	100	100	86.98	31.47	74.55
<i>Cistudinella</i> sp	6	59	65	16.67	66.67	41.67	0.08	2.83	0.70
<i>Charidotella</i> sp	2	0	2	33.33	0.00	16.67	0.03	0.00	0.02
Cassidinae sp1	0	5	5	0.00	16.67	8.33	0.00	0.24	0.05
Cassidinae sp2	0	4	4	0.00	16.67	8.33	0.00	0.19	0.04
Cassidinae sp3	0	4	4	0.00	50.00	25.00	0.00	0.19	0.04
Cassidinae sp4	0	13	13	0.00	50.00	25.00	0.00	0.62	0.14
Cassidinae sp5	0	7	7	0.00	33.33	16.67	0.00	0.34	0.08
Cassidinae sp6	0	4	4	0.00	50.00	25.00	0.00	0.19	0.04
Cassidinae sp7	0	1	1	0.00	16.67	8.33	0.00	0.05	0.01
<i>Chelymorpha</i> sp	0	1	1	0.00	16.67	8.33	0.00	0.05	0.01
BRUCHINAE									
<i>Megacerus</i> sp	3	0	3	33.33	0.00	16.67	0.04	0.00	0.03
<i>Acanthoscelides obtectus</i>	16	0	16	16.67	0.00	8.33	0.22	0.00	0.17
<i>Acanthoscelides</i> sp1	6	0	6	33.33	0.00	16.67	0.08	0.00	0.06
<i>Acanthoscelides</i> sp2	3	8	11	33.33	16.67	25.00	0.04	0.38	0.12
<i>Mimosestes</i> sp1	25	0	25	33.33	0.00	16.67	0.35	0.00	0.27
<i>Mimosestes</i> sp2	3	0	3	16.67	0.00	8.33	0.04	0.00	0.03
<i>Amblycerus</i> sp1	3	0	3	33.33	0.00	16.67	0.04	0.00	0.03
<i>Amblycerus</i> sp2	5	6	11	33.33	33.33	33.33	0.07	0.29	0.12
<i>Amblycerus</i> sp3	5	71	76	16.67	100	58.33	0.07	3.40	0.82
Bruchinae sp1	16	0	16	66.67	0.00	33.33	0.22	0.00	0.17
Bruchinae sp2	4	0	4	16.67	0.00	8.33	0.06	0.00	0.04
Bruchinae sp3	237	4	241	50.00	16.67	33.33	3.28	0.19	2.58
Bruchinae sp4	15	0	15	50.00	0.00	25.00	0.21	0.00	0.16
Bruchinae sp5	2	0	2	16.67	0.00	8.33	0.03	0.00	0.02
Bruchinae sp6	13	2	15	66.67	16.67	41.67	0.18	0.10	0.16
Bruchinae sp7	3	5	8	33.33	33.33	33.33	0.04	0.24	0.09
Bruchinae sp8	3	4	7	33.33	16.67	25.00	0.04	0.19	0.08
Bruchinae sp9	2	1	3	33.33	16.67	25.00	0.03	0.05	0.03
Bruchinae sp10	2	0	2	16.67	0.00	8.33	0.03	0.00	0.02
Bruchinae sp11	0	2	2	0.00	33.33	16.67	0.00	0.10	0.02
Bruchinae sp12	15	0	15	50.00	0.00	25.00	0.21	0.00	0.16
Bruchinae sp13	4	0	4	33.33	0.00	16.67	0.06	0.00	0.04
Bruchinae sp14	22	1	23	33.33	16.67	25.00	0.30	0.05	0.25
Bruchinae sp15	1	0	1	16.67	0.00	8.33	0.01	0.00	0.01

Bruchinae sp16	3	0	3	33.33	0.00	16.67	0.04	0.00	0.03
Bruchinae sp17	1	0	1	16.67	0.00	8.33	0.01	0.00	0.01
Bruchinae sp18	1	0	1	16.67	0.00	8.33	0.01	0.00	0.01
Bruchinae sp19	2	0	2	16.67	0.00	8.33	0.03	0.00	0.02
Bruchinae sp20	6	0	6	50.00	0.00	25.00	0.08	0.00	0.06
Bruchinae sp21	1	0	1	16.67	0.00	8.33	0.01	0.00	0.01
Bruchinae sp22	1	0	1	16.67	0.00	8.33	0.01	0.00	0.01
Bruchinae sp23	1	0	1	16.67	0.00	8.33	0.01	0.00	0.01
Bruchinae sp24	0	1	1	0.00	16.67	8.33	0.00	0.05	0.01
Bruchinae sp25	0	1	1	0.00	16.67	8.33	0.00	0.05	0.01
GALERUCINAE									
<i>Diabrotica speciosa</i>	436	773	1209	100	100	100	6.03	37.02	12.97
<i>Diabrotica virgifera</i>	1	264	265	16.67	83.33	50.00	0.01	12.64	2.84
<i>Diabrotica</i> sp	0	2	2	0.00	16.67	8.33	0.00	0.10	0.02
Alticini sp1	2	0	2	16.67	0.00	8.33	0.03	0.00	0.02
Alticini sp2	0	1	1	0.00	16.67	8.33	0.00	0.05	0.01
Alticini sp3	0	24	24	0.00	33.33	16.67	0.00	1.15	0.26
Alticini sp4	0	2	2	0.00	16.67	8.33	0.00	0.10	0.02
Alticini sp5	1	0	1	16.67	0.00	8.33	0.01	0.00	0.01
Alticini sp6	15	2	17	33.33	16.67	25.00	0.21	0.10	0.18
Alticini sp7	0	58	58	0.00	33.33	16.67	0.00	2.78	0.62
Alticini sp8	40	1	41	66.67	16.67	41.67	0.55	0.05	0.44
<i>Altica</i> sp	9	66	75	33.33	50.00	41.67	0.12	3.16	0.80
<i>Desonycha</i> sp	2	0	2	16.67	0.00	8.33	0.03	0.00	0.02
<i>Acalymma vittatum</i>	0	2	2	0.00	16.67	8.33	0.00	0.10	0.02
Galerucinae sp1	0	6	6	0.00	33.33	16.67	0.00	0.29	0.06
Galerucinae sp2	0	1	1	0.00	16.67	8.33	0.00	0.05	0.01
Galerucinae sp3	0	4	4	0.00	16.67	8.33	0.00	0.19	0.04
Galerucinae sp4	0	3	3	0.00	33.33	16.67	0.00	0.14	0.03
Galerucinae sp5	0	1	1	0.00	16.67	8.33	0.00	0.05	0.01
Galerucinae sp6	0	3	3	0.00	16.67	8.33	0.00	0.14	0.03
CRIPTOCEPHALINAE									
Criptocephalinae sp1	0	2	2	0.00	16.67	8.33	0.00	0.10	0.02
Criptocephalinae sp2	0	2	2	0.00	16.67	8.33	0.00	0.10	0.02
Criptocephalinae sp3	0	1	1	0.00	16.67	8.33	0.00	0.05	0.01
Criptocephalinae sp4	0	2	2	0.00	16.67	8.33	0.00	0.10	0.02
CHRYSOMELINAE									
Chrysomelinae sp1	0	1	1	0.00	16.67	8.33	0.00	0.05	0.01
Chrysomelinae sp2	4	2	6	33.33	16.67	25.00	0.06	0.10	0.06
<i>Chrysolina</i> sp	0	2	2	0.00	33.33	16.67	0.00	0.10	0.02
EUMOLPINAE									
<i>Colasposoma</i> sp	0	2	2	0.00	33.33	16.67	0.00	0.10	0.02
TOTAL	7236	2088	9324				100	100	100

Quanto ao uso dos recursos vegetais, a abundância de herbívoros foi significativamente maior nas folhas (ANOVA: $F = 36.6148$; $p \leq 0.0001$) (Fig 4a), já a

riqueza de espécies foi significativamente maior nas folhas e flores quando comparado com botões e frutos (ANOVA: $F=11.7877$; $p<0.0001$) (Fig 4b), no entanto a riqueza e abundância entre as guildas de herbívoros responderam de modo distinto a disponibilidade de cada tipo de recurso alimentar.

A abundância dos mastigadores apresentaram relação positiva e significativa com a emissão de folhas (Regressão Linear: $F= 5.3595$, $p= 0.0414$) (Fig 4c), enquanto a riqueza para esta guilda apresentou relação positiva e significativa com o aumento da produção de flores (Regressão Linear: $F=14.6143$ $p= 0.0036$) (Fig 4d).

Os mastigadores-broqueadores apresentaram uma relação positiva e significativa da abundância (Regressão Linear: $F= 16.6157$; $p= 0.0025$) (Fig 4e) e riqueza com a disponibilidade de frutos (Regressão Linear: $F=15.7626$; $p= 0.0029$) (Fig 4f).

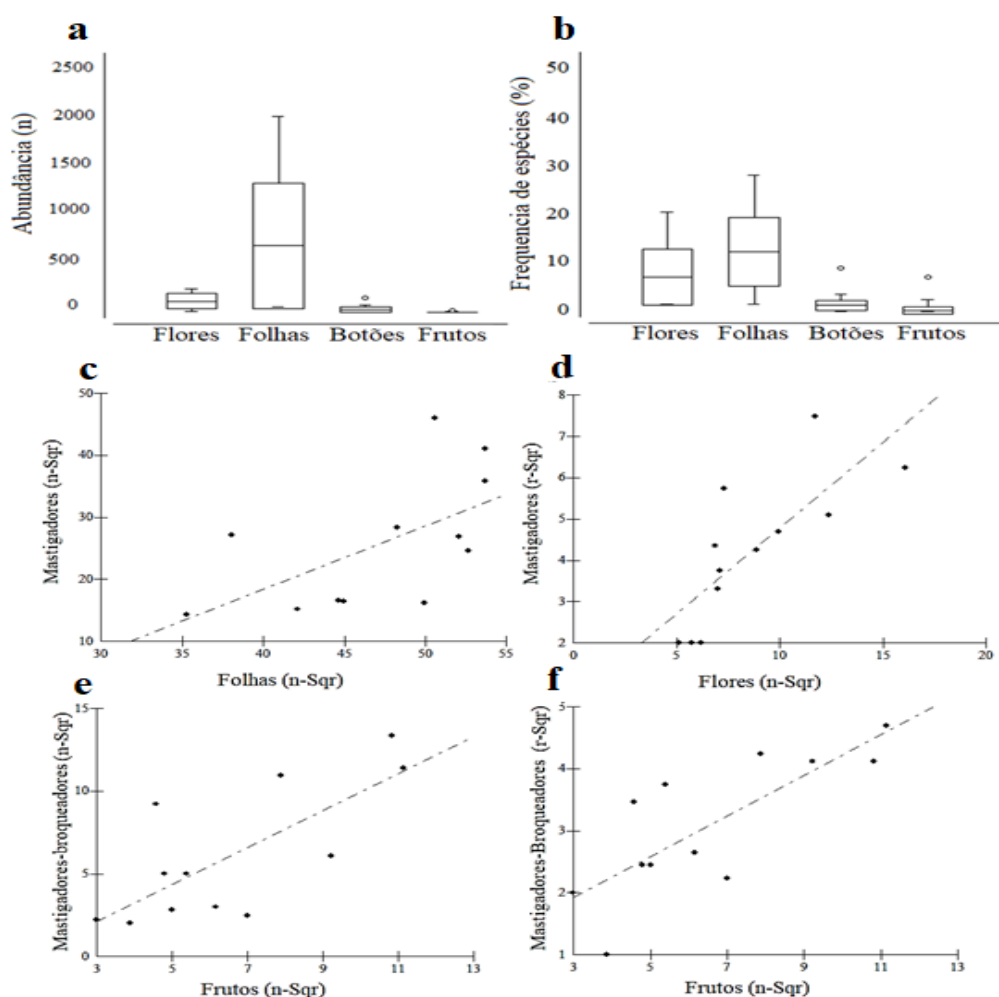


Figura 4. Abundância e riqueza de herbívoros hospedeiros de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* e relação dos mastigadores com os recursos vegetais no ecossistema Caatinga. a) Abundância de herbívoros; b) Frequência da ocorrência de espécies; c) Relação entre a abundância de mastigadores e disponibilidade de folhas; d) Relação entre a riqueza de

mastigadores e a disponibilidade de flores; e) Relação entre a abundância de broqueadores e disponibilidade de frutos; f) Relação entre a riqueza de broqueadores e a disponibilidade de frutos.

Os herbívoros sugadores apresentaram uma relação positiva e significativa entre a riqueza com a disponibilidade de botões (Regressão Linear: $F=6.0740$, $p = 0.0320$), e flores (Regressão Linear: $F= 11.574$, $p = 0.0068$) (Fig 5a).

Os parasitas apresentaram relação inversa e significativa da abundância com a emissão de folhas (Regressão Linear: $F=6.5314$, $p = 0.0274$), relação positiva e significativa com a emissão de flores (Regressão Linear: $F=6.0054$, $p = 0.0328$) (Fig 5b). Adicionalmente apresentaram relação inversa e significativa da riqueza com a emissão de folhas (Regressão Linear: $F=614.7046$, $p = 0.0035$), e uma relação positiva e significativa com a emissão de botões (Regressão Linear: $F=4.8717$, $p = 0.0498$), flores (Regressão Linear: $F=5.6081$, $p = 0.0378$) (Fig 5c).

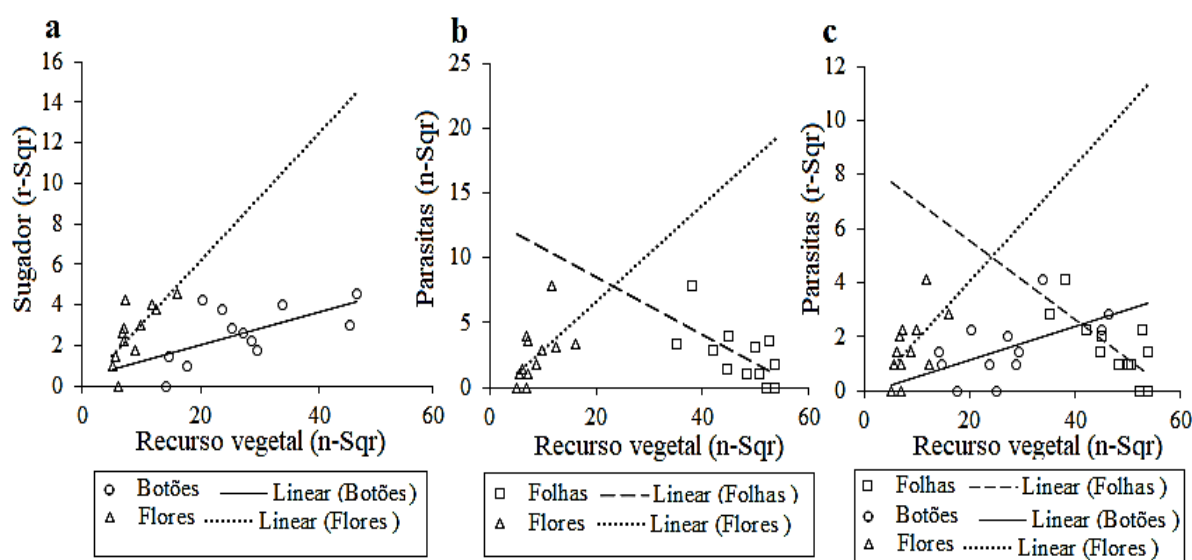


Figura 5. Relação da riqueza e abundâncias de herbívoros sugadores e parasitas com os recursos vegetais de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema Caatinga. a) Relação entre a riqueza de sugadores e com disponibilidade de botões e flores; b) Relação entre a abundância de parasitas e a disponibilidade de folhas e flores; c) Relação entre a riqueza de parasitas e a disponibilidade de folhas, botões e flores.

Caracterização e variação sazonal da herbivoria

A frequência folhas danificadas por herbivoria teve pico durante a estação chuvosa entre os meses de abril e maio de 2019, sendo significativamente maior durante esta estação (T-pareado: $t = 18.604$, $GL = 29$, $p < 0.0001$) (Fig 6a), no entanto, a maior área foliar herbivorada foi registrada durante a estação seca, com média de 6.39% enquanto na estação chuvosa esta média foi de 0.92% (Kruskal-Wallis: $H = 18.1298$; $p < 0.0001$) (Fig 6b). A proporção de botões e flores danificados foi significativamente maior durante a estação chuvosa (T-pareado: $t = 2.4321$, $GL = 29$, 0.0107) (Fig 6c), porém a frequência de frutos danificados não teve diferença significativa entre as estações (T- pareado: $t = 0.8996$, $GL = 29$, $p = 0.1879$). De maneira geral para esse sistema de estudo a frequência de herbivoria foi maior que a frequência de florivoria (Teste t-pareado: $t = -26.5106$, $GL = 29$, $p < 0.0001$) (Fig 6d).

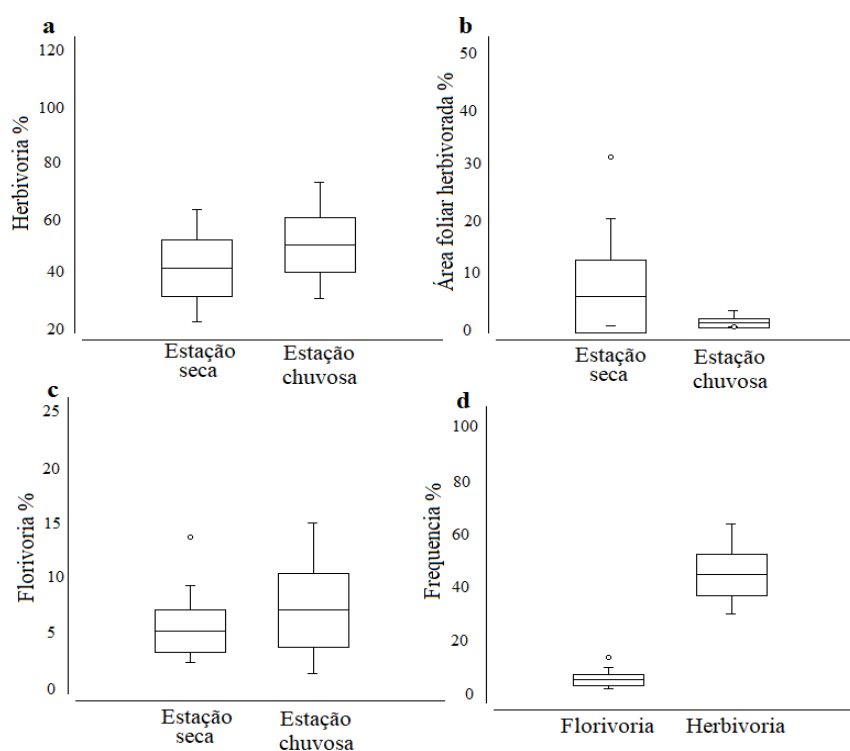


Figura 6. Herbívoros e florivoria em *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* no ecossistema da Caatinga, Paraíba, Brasil. a) Proporção média de folhas danificadas (%); b) Média da área foliar herbivorada (%); c) Proporção média de botões e flores danificadas; d) Proporção média de herbivoria e florivoria (%).

DISCUSSÃO

Variação sazonal da disponibilidade e qualidade dos recursos vegetais: fenologia e vigor da planta

A característica fenológica mais marcante do nosso modelo ecológico foi a forte relação das fenofases com a sazonalidade, evidenciada por meio dos valores significativos para o teste de Rayleigh, revelando a influência das estações nos ciclos vegetativos e reprodutivos da espécie. Durante a estação seca a fenologia da espécie vegetal em questão mostrou um aumento da emissão de folhas, característica que foge do padrão esperado para ambiente com sazonalidade marcada (Borchert 1999). Apesar de existirem poucos trabalhos que levem em consideração fatores bióticos e abióticos na fenologia de espécies da Caatinga (Pereira et al 1989; Machado et al 1997; Griz & Machado 2001; Andrade et al 2020), apontando a precipitação como o principal fator que regula o comportamento fenológico da maioria das espécies vegetais, a literatura também relata a existência de espécies com comportamentos fenológicos que parece não responder diretamente à precipitação (Barbosa et al 1989; Amorim et al 2009).

Barbosa et al (1989) mencionaram que na Caatinga algumas espécies sempre-verdes mudam de folhas do início para o final da estação seca e têm pico de floração na estação chuvosa, corroborando com os resultados do presente trabalho, deste modo a hipótese H1 foi parcialmente corroborada.

Ao mesmo tempo, a área foliar foi significativamente menor durante a estação seca. De acordo com Taiz e Zeiger (2004), um ajuste da planta para redução da área foliar é uma mudança importante a longo prazo, assim a produção de folhas menores beneficia a adequação da planta a um ambiente com limitação hídrica. A área foliar menor transpira menos, conservando, efetivamente, um suprimento de água limitado no solo por um período mais longo (Pringle et al 2011; Tomlinson et al 2013),

As flores ocorreram em menor quantidade e com seu tamanho significativamente menor durante a estação seca, isso pode ser justificado pelo fato de que sob condições de déficit hídrico, o equilíbrio entre a produção de assimilados e a demanda para o desenvolvimento dos órgãos reprodutivos é severamente afetado pela redução na área foliar fotossinteticamente ativa (Gerik et al 1996).

Durante a estação chuvosa, ocorreu uma redução na quantidade de folhas produzidas por planta e adicionalmente a área foliar foi significativamente maior, ocorrendo nesta estação o aumento da quantidade de botões florais, e consequente um aumento em quantidade e tamanho das flores, indicando que o pico destas fenofases são

fortemente influenciadas pela ocorrência de chuvas, coincidindo também com o período de floração de várias outras espécies do ecossistema Caatinga. Segundo Janzen (1967) e Mantovani e Martins (1988), a ocorrência simultânea dessas fenofases pode ser considerada como uma estratégia das plantas, com maior concentração de flores, deixando-as em mais exposição e, portanto, visíveis, facilitando a visualização e o acesso do polinizador, por outro lado, a essa maior visibilidade também favorece a ocorrência de herbívoros florais.

A frutificação também apresentou pico durante a estação seca, o que coincide com o padrão esperado para plantas com dispersão anemocórica ou autocórica em Florestas Tropicais Secas (Frankie et al 1974; Mantovani & Martins 1988; Bullock & Solís-Magallanes 1990; Oliveira & Moreira 1992; Machado et al 1997), estando mais relacionados às condições ambientais favoráveis para a dispersão dos diásporos (Frankie et al 1974; Kuhlmann & Ribeiro 2016).

Comunidade de herbívoros

Embora uma redução acentuada na abundância de insetos durante a estação seca seja comum em habitats tropicais (Janzen 1973; Freire-Jr et al 2014), alguns estudos não encontraram esse padrão (Neves et al 2010; Martins et al 2018). No presente trabalho a abundância de herbívoros em geral foi significativamente maior durante a estação seca, sobretudo para herbívoros mastigadores da ordem Coleoptera, com destaque para a espécie *Charidotella sexpunctata*, espécie pertencente a subfamília Cassidinae (Chrysomelidae), da qual constitui-se, em sua maioria, de especialistas em seu hábito alimentar, sendo muitas das espécies monófagas (alimentam-se de plantas de um único gênero) ou oligófagas (alimentam-se de espécies de diferentes gêneros dentro de uma família) (Bernays & Chapman 1994; Buzzi 1994). Dentre as famílias registradas como hospedeiras deste grupo de herbívoros, Convolvulaceae é uma das principais famílias (Buzzi 1994; Tamuli 2020). Apesar de se reproduzirem durante períodos quentes e úmidos e entrarem em diapausa durante a estação seca (Nogueira-de-Sá & Vasconcellos-Neto 2003), no presente estudo, os cassidíneos foram abundantes durante a estação seca. A ocorrência do grupo mesmo durante a estação seca pode ser justificado pelo fato de que as espécies de Cassidinae têm forte interação com suas plantas hospedeiras, podendo passar todo seu ciclo reprodutivo em uma única ou em poucas plantas vizinhas (Windsor et al 1992), sendo sua ocorrência fortemente correlacionada a fatores bióticos, como a fenologia planta hospedeira e fatores abióticos como temperatura e precipitação pluviométrica (Nogueira de Sá & Vasconcellos-

Neto 2003a; Flinte et al 2015). Assim a maior abundância de herbívoros provocado pelo aumento de *C. sexpunctata* ocorreu provavelmente, pelo aumento na abundância de seus recursos vegetais (Flinte et al 2011; 2015; 2017), ou seja, pelo aumento de emissão de folhas durante esta estação, adicionalmente, devido à baixa mobilidade e restrição à fonte de alimento e habitat, Cassidíneos são alvos previsíveis de inimigos naturais (Chaboo 2011; Jolivet & Hawkeswood 1995). No entanto em ecossistemas com sazonalidade marcada como Caatinga a fauna de insetos parasitoides e predadores costuma ser mais representativos durante a estação chuvosa, deste modo, o aumento da população de *C. sexpunctata* durante os meses secos, pode estar relacionado não apenas com a maior disponibilidade do recurso consumido (folhas), mas também por uma migração no tempo, favorecendo uma janela livre de inimigos naturais, que podem ser Araneae, Heteroptera, Coleoptera, Diptera e Hymenoptera (Bacher & Luder 2005; Chaboo 2007).

Com a chegada da estação chuvosa a abundância de *C. sexpunctata* declinou drasticamente, coincidindo com o surgimento de outras espécies de herbívoros e florívoros, com destaque para a espécie *Diabrotica speciosa* que apresenta preferência por flores e botões florais, e já foi registrada como a principal espécie de florívoros da espécie vegetal estudada (Martins et al 2020a).

Deste modo, podemos dizer que houve uma sucessão de espécies entre as estações seca e chuvosa, e considerando o baixo número de espécies co-ocorrentes, houve, portanto, baixa sobreposição. E uma vez que, *C. sexpunctata* consiste em um grupo especialista alimentar, e sua história de vida está intimamente relacionada com a planta hospedeira, a abundância na estação seca não ocorreu pelo fato de durante a estação seca, apenas plantas sempre verdes permanecerem com folhas (Murphy & Lugo 1986; Pezzini et al 2014), afinal de contas, as relações entre herbívoros e suas plantas hospedeiras podem ser tão íntimas quanto as interações entre flores e seus polinizadores como resultado de processos coevolutivos (Becerra 2007; Kariñho-Betancourt 2020). Assim a hipótese H2 foi totalmente corroborada, uma vez que a composição de espécies de herbívoros foi diferente entre as estações.

Parasitas e sugadores responderam positivamente ao aumento de botões e flores, assim com exceção de mastigadores, as demais guildas não apresentaram um padrão claro de variação sazonal, provavelmente em virtude dos diferentes hábitos alimentares dentro de cada ordem (*e.g.*, Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera), respondendo assim, à outras variáveis que respondem às variações da precipitação, como a disponibilidade dos recursos vegetais (*e.g.*, folhas, botões, flores e frutos), existindo assim uma miríade de

fatores bióticos e abióticos responsáveis por esses resultados. Fatores como competição interespecífica e distribuição de recursos alimentares em um determinado período da estação, entre outros, podem agir em conjunto com fatores climáticos para moldar os padrões de abundância de insetos (Pinheiro et al 2002; Freire-Jr et al 2014; Wardhaugh 2014).

Caracterização e variação sazonal da herbivoria foliar e floral

Ao mesmo tempo que as folhas foram menores e mais abundantes durante a estação seca, estas também foram mais herbivoradas em termos de área foliar, em grande parte pela espécie *Charidotella sexpunctata* que foi dominante durante esta estação, associado ao comportamento agregador com vários indivíduos em uma única folha e sua baixa mobilidade, justificam os maiores índices de área foliar herbivorada para esta estação.

Lima et al (2017) mostraram que *Ipomoea carnea* possui um alto conteúdo de compostos fenólicos, e Khatiwora et al (2010) registraram quantidades significativas de fenóis e flavonoides em suas folhas, flores e caule desta mesma espécie, e apesar de, no presente, trabalho o solo não ter apresentado diferença significativa nos teores de nutrientes do solo entre as estações, o estresse hídrico afeta a absorção de nutrientes pelas plantas, e de acordo com Gonzalez-Dugo et al (2012) sob condições hídricas limitantes como ocorreu na estação seca, a nutrição da planta é afetada, e conseqüentemente toda dinâmica de defesa da planta, no entanto, são necessários estudos futuros que contemplem testes para avaliar a variação sazonal da produção de compostos fenólicos em *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* para que possamos melhor compreender os padrões aqui encontrados, assim a hipótese H3 foi parcialmente corroborada.

O aumento de folhas durante a estação seca, pode inclusive ser uma estratégia fenológica afim de sobrepujar a herbivoria, fato que é bastante comum em locais com climas que possuem estações secas definidas. Tal fato tem sido demonstrado por indivíduos que emitiram brotações na estação seca e foram menos atacadas pelos insetos herbívoros, em comparação com os indivíduos que emitiram folhas jovens no período mais úmido (Aide 1993; Coley & Barone 1996; Neves et al 2014), no entanto esta estratégia não dribla a ação de herbívoros especialistas, uma vez que estes apresentam toda sua história de vida intimamente relacionada a planta hospedeira. Em contrapartida a frequência de folhas danificadas foi maior durante a estação chuvosa, o que o pode estar relacionado a queda no número de indivíduos de *C. sexpunctata*, e aumento da riqueza de espécies de herbívoros mais generalistas e não agregadores nesta estação, havendo assim, poucos ou um indivíduo

de cada espécie por folha. Associado a isso, os generalistas respondem à disponibilidade de recursos em uma escala espacial maior, nominalmente, ao conjunto de recursos e estruturas que compõem o habitat, ou seja, a heterogeneidade do habitat que emerge durante a estação chuvosa (Novotny et al 2002), com maior diversificação de alimentos e sites para oviposição (Novotny et al 2002).

Alguns estudos sugerem que a herbivoria e florivoria podem estar relacionadas (McCall et al 2018), de modo que a herbivoria pode induzir resistência das flores para a florivoria, essa explicação justifica os resultados do presente trabalho, uma vez que a frequência de florivoria foi menor durante a estação seca. Porém, além disso, houve maior disponibilidade floral durante a estação chuvosa, justificando o aumento na abundância *D. speciosa*, principal florívoro de *I. carnea*. Esta espécie de herbívoro mastigador danifica não só as pétalas, mas também estruturas reprodutivas da flor, podendo torná-la inviável e reduzindo a atratividade de polinizadores (ver Martins et al 2020a). No entanto, apesar dos florívoros serem tão comuns em sistemas naturais quanto os herbívoros e, da florivoria poder inclusive ultrapassar a herbivoria em forma, magnitude e impacto poucos estudos até agora estimaram a quantidade de tecido floral que é perdido para insetos florívoros (Strauss et al 2004; Oguro & Sakai 2014), não permitindo nenhuma generalização nesse momento.

No presente trabalho a variação na disponibilidade de folhas e flores em estações distintas separou temporalmente a comunidade de herbívoros e florívoros, em simultâneo a isso, a frequência de herbivoria foi maior que a frequência de florivoria corroborando a hipótese H4 com a previsão proposta pela “Hipótese de Defesa Ótima (Rhoades 1979) em que estruturas reprodutivas seriam muito menos propensas a sofrerem perdas de biomassa por insetos do que outras estruturas como raízes, caules e folhas maduras (Ribeiro & Fernandes 2000; Schaffner et al 2011; Gorden & Adler 2016; Godschalx et al 2016) sugerindo que estes tecidos vegetais sejam mais valiosos para o fitness das plantas e portanto mais bem defendidos. No entanto, os estudos publicados até agora sobre o funcionamento destas duas interações antagonísticas entre insetos e plantas de forma simultânea, analisaram apenas as mudanças que uma pode exercer sobre a química defensiva da outra e, nenhum estudo comparou ainda se de fato essas mudanças influenciam as porcentagens de florivoria e herbivoria para uma mesma espécie vegetal, deixando uma imensa lacuna a respeito dos efeitos combinados dessas interações (Oguro & Sakai 2014; Abdalsamee & Müller 2015; Boyer et al 2016; McCall et al 2018), sendo necessária a realização de trabalhos futuros que contemplem estes aspectos.

CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES: Os autores Jarcilene Silva de Almeida e Antônio Fernando Moraes de Oliveira contribuíram com a concepção e desenho do estudo, bem como supervisão e revisão. A preparação de material, coleta de dados e as análises foram realizadas por Joanny Kelly Silva dos Santos Martins, Adrielly de Lira Moreira Silva e Matheus Alves Siqueira de Assunção. Joanny Kelly Silva dos Santos Martins redigiu a primeira versão do manuscrito e todos os autores comentaram as versões anteriores do manuscrito, de modo que todos os autores leram e aprovaram o manuscrito final.

AGRADECIMENTOS: Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal-PPGBV da Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, ao Instituto Tamanduá, pelo apoio financeiro e logístico. Aos organismos de fomento: Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco - FACEPE (PBPG-1487 - 2.05/16), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq – PQ 307422/2012-7 e PQ 309965/2016-0), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Brasil (Código de financiamento 001) pelo auxílio financeiro.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abdalsamee MK, Mueller C (2015). Uncovering different parameters influencing florivory in a specialist herbivore. *Ecological entomology* 40(3): 258-268.

Adami-Rodrigues K, Iannuzzi R, Pinto ID (2004) Permian plant-insect interactions from a Gondwana flora of southern Brazil. *Fossils and Strata* 51(51):106-125.

Aide TM (1993) Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology* 74(2): 455-466.

Amorim ILD, Sampaio EVDSB, Araújo EDL (2009) Fenologia de espécies lenhosas da caatinga do Seridó, RN. *Revista Árvore* 33(3): 491-499.

Andrade AP, Silva DS, Bruno RDLA et al (2020) Temporal rainfall variability as inductor of the phenology of Brazilian semiarid species. *Australian Journal of Crop Science* 14(2): 299-307.

Anselmo AF, Kerpel SM, Ferreira Junior A et al (2013) Abundância, riqueza de espécies e sazonalidade de borboletas (Lepidoptera: Hesperioidea e Papilionoidea) visitantes florais em área de caatinga e floresta ciliar no semiárido paraibano. *Revista de Biologia e Farmácia* 9(4): 97-110.

Araújo WS (2013) The importance of temporal factors to herbivore insect distribution in Neotropical systems. *Revista da Biologia* 10(1): 1-7.

Araújo WSD, Santos BBD (2008) Efeitos do habitat e da sazonalidade na distribuição de insetos galhadores na Serra dos Pirineus, Goiás, Brasil.

Bacher S, Luder S (2005) Picky predators and the function of the faecal shield of a cassidine larva. *Functional Ecology* 19(2): 263-272.

Barbosa DCDA, Alves JLDH, Prazeres SDM, Paiva AMA (1989) Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de caatinga (Alagoinha-PE). *Acta Botanica Brasilica* 3(2): 109-117.

Becerra JX (2007) The impact of herbivore–plant coevolution on plant community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(18):7483-7488.

Bernays EA, Chapman RE (1994) Behavior: the process of host-plant selection. *Host-plant selection by phytophagous insects* 95-165.

Blüthgen N, Fründ J, Vázquez DP et al (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits. *Ecology* 89(12): 3387-3399.

Borchert R (1999) Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *Iawa Journal* 20(3): 239-247

Boyer MDH, Gorden NLS, Barber NA, Adler LS (2016) Floral damage induces resistance to florivory in *Impatiens capensis*. *Arthropod-Plant Interactions* 10(2): 121-131.

Bullock SH, Solís-Magallanes JA (1990) Phenology of Canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 22(1): 22-35.

Buzzi ZJ (1994) Host plants of neotropical cassidinae. In *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae* (pp. 205-212). Springer, Dordrecht.

Calixto ES, Novaes LR, Santos DFB et al (2021). Climate seasonality drives ant–plant–herbivore interactions via plant phenology in an extrafloral nectary-bearing plant community. *Journal of Ecology*, 109(2): 639-651.

Canepuccia AD, Alemany D, Vidal EE et al (2020). Temporal variation in positive and negative interactions between marsh herbivores mediated by changes in plant traits. *Marine Ecology Progress Series* 634: 89-97.

Chaboo CS (2007) Biology and phylogeny of the Cassidinae Gyllenhal sensu lato (tortoise and leaf-mining beetles)(Coleoptera: Chrysomelidae). *Bulletin of the American Museum of natural History* 2007(305): 1-250.

Chaboo CS (2011) Defensive behaviors in leaf beetles: from the unusual to the weird. *Chemical biology of the tropics* 59-69.

Coley PD, Barone JA (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual review of ecology and systematics* 27(1): 305-335.

Cuevas-Reyes P, Quesada M, Hanson P, Dirzo R, Oyama KEN (2004). Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology* 92(4): 707-716.

Dáttilo W, Lara-Rodríguez N, Jordano P et al (2016) Unravelling Darwin's entangled bank: architecture and robustness of mutualistic networks with multiple interaction types. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1843): 2016-1564.

Dáttilo W, Rico-Gray V (2018) *Ecological networks in the tropics*. Cham, Switzerland: Springer.

Del-Claro K, Torezan-Silingardi HM (2009) Insect-plant interactions: new pathways to a better comprehension of ecological communities in Neotropical savannas. *Neotropical Entomology* 38(2): 159-164.

Dick DP, Gomes J, Rosinha PB (1998) Caracterização de substâncias húmicas extraídas de solos e de lodo orgânico. *Revista brasileira de ciência do solo* 22(4): 603-611.

Flinte V, Abejanella A, Daccordi M et al (2017) Chrysomelinae species (Coleoptera, Chrysomelidae) and new biological data from Rio de Janeiro, Brazil. *ZooKeys* 720: 5-22.

Flinte V, Freitas S, Macedo MV et al (2011) Altitudinal and temporal distribution of *Plagiometriona* Spaeth, 1899 (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) in a tropical forest in southeast Brazil. *ZooKeys* 157: 15–31.

Flinte V, Hentz E, Morgado BM, Monte LAC (2015). Biology and phenology of three leaf beetle species (Chrysomelidae) in a montane forest in southeast Brazil. *ZooKeys* 547:119-132.

Frankie GF, Baker HG, Opler PA (1974) Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62(3): 881-913.

Freire-Jr G, Nascimento AR, Konstantinov IM, Diniz IR (2014) Temporal occurrence of two *Morpho* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae): influence of weather and food resources. *Environmental Entomology* 43: 274-282.

Frey R (1995) *Ipomoea carnea* ssp. *fistulosa* (Martius ex Choisy) Austin: taxonomy, biology and ecology reviewed and inquired. *Tropical Ecology* 36(1): 21-48.

Friebe B (1983) Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 3. Die Kaferfauna. *Beitrage zur naturkundlichen Forschung in Sudwestdeutschland. Beihefte*.

Gerik TJ, Faver KL, Thaxton PM, El-Zik KM (1996) Late season water stress in cotton: I. Plant growth, water use, and yield. *Crop science* 36(4): 914-921.

Godschalx AL, Stady L, Watzig B, Ballhorn DJ (2016) Is protection against florivory consistent with the optimal defense hypothesis? *BMC Plant Biology* 16(1):1-9.

Gonzalez-Dugo V, Zarco-Tejada P, Berni JA et al (2012) Almond tree canopy temperature reveals intra-crown variability that is water stress-dependent. *Agricultural and Forest Meteorology* 154: 156-165.

Griz LMS, Machado ICS (2001) Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast for Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17: 303-321.

Gutiérrez D, Wilson RJ (2021) Intra-and interspecific variation in the responses of insect phenology to climate. *Journal of Animal Ecology* 90(1): 248-259.

He S, Soininen J, Deng G et al (2020) Metacommunity structure of stream insects across three hierarchical spatial scales. *Ecology and Evolution* 10(6): 2874-2884.

Janzen DH (1967) Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist* 101(919): 233-249.

Janzen DH (1973) Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54(3): 687-708.

Jolivet P, Hawkeswood T (1995) Host-plants of Chrysomelidae of the world. Backhuys.

Junqueira MER, Simão-Bianchini R (2006) O gênero *Evolvulus* L. (Convolvulaceae) no município de Morro do Chapéu, BA, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20(1): 157-172.

Kanegae MF, Braz VDS, Franco AC (2000) Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central. *Brazilian Journal of Botany* 23(4): 459-468.

Kariñho-Betancourt E (2020) Coevolution: plant-herbivore interactions and secondary metabolites of plants. *Co-Evolution of Secondary Metabolites* 47-76.

Khatiwora E, Adsul VB, Kulkarni MM et al (2010) Spectroscopic determination of total phenol and flavonoid contents of *Ipomoea carnea*. *International Journal of ChemTech Research* 2(3): 1698-1701.

Khatiwora E, Adsul VB, Kulkarni MM et al (2010) Spectroscopic determination of total phenol and flavonoid contents of *Ipomoea carnea*. *International Journal of ChemTech Research* 2(3):1698-1701.

Kozlov MV, Lanta V, Zverev V, Zvereva EL (2015a) Background losses of woody plant foliage to insects show variable relationships with plant functional traits across the globe. *Journal of Ecology* 103:1519-1528.

Kozlov MV, Lanta V, Zverev V, Zvereva EL (2015b) Global patterns in background losses of woody plant foliage to insects. *Global Ecology and Biogeography* 2: 1126-1135.

Kuhlmann M, Ribeiro JF (2016) Evolution of seed dispersal in the Cerrado biome: ecological and phylogenetic considerations. *Acta Botanica Brasilica* 30(2): 271-282.

Lima BMFV, Oliveira RAD, Santos EAD et al (2017) Caracterização fitoquímica e bioatividade de extratos etanólicos em ovos de mosca-negra-dos-citros. *Ciência Rural* 47(11).

Machado ICS, Barros LM, Sampaio EVSB (1997) Phenology of caatinga at Serra Talhada, PE, northeastern Brazil. *Biotropica* 29: 57-68.

Maimoni-Rodella RCS, Yanagizawa YANP (2007) Floral biology and breeding system of three *Ipomoea* weeds. *Planta Daninha* 25(1): 35-42.

Mantovani W, Martins FR (1988) Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 11: 101-112.

Marquis RJ, Braker HE (1994) Plant-herbivore interactions: diversity, specificity, and impact. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest* 261-281.

Martins J, Moreira A, Assunção M et al (2020b). Trade-off in plant-ant interactions: seasonal variations. *Brazilian journal of biology* 80(4):921-933.

Martins JKSS, Carneiro A, Souza L et al (2020a). How pollinator visits are affected by flower damage and ants presence in *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Martius and Choise)(Convolvulaceae)? *Brazilian Journal of Biology* 80(1): 47-56.

Martins JKSS, Souza LS, Carneiro AG et al (2018) Variação temporal e espacial da artropodofauna associada a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae) em um ecossistema de Floresta Tropical Seca. *Journal of Environmental Analysis and Progress* 3 (4):356-378.

MCcall AC, Case S, Espy K et al (2018) Leaf herbivory induces resistance against florivores in *Raphanus sativus*. *Botany* 96: 337-343.

McCall AC, Irwin RE (2006) Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology letters*, 9(12): 1351-1365.

Milet-Pinheiro P, Schlindwein C (2008) Comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e plantas em uma área do Agreste pernambucano, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 52(4): 625-636.

Murphy PG, Lugo A E (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual review of ecology and systematics* 17(1):67-88.

Neves FS, Silva JO, Espírito-Santo MM et al (2014) Insect Herbivores and Leaf Damage along Successional and Vertical Gradients in a Tropical Dry Forest. *Biotropica* 46: 14–24.

Neves SF, Oliveira VHF, Espírito-Santo MM, Vaz-de-Mello FZ, Louzada J, Sanchez-Azofeifa A, Fernandes GW (2010) Successional and seasonal changes in a community of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Brazilian tropical dry forest. *Nat. Conserv* 8: 160-164.

Nogueira-de-Sá F, Vasconcellos-Neto J (2003) Natural enemies of Neotropical Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Special topics in leaf beetle biology* 161-173.

Nogueira-De-Sa F, Vasconcellos-Neto J (2003a) Host plant utilization and population abundance of three tropical species of Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Natural History* 37(6): 681-696.

Novotny V, Basset Y, Miller SE et al (2002). Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416(6883): 841-844.

Oguro M, Sakai S (2014) Difference in defense strategy in flower heads and leaves of Asteraceae: multiple-species approach. *Oecologia* 174(1): 227-239.

Oliveira MCD, Ramos JD, Pio R, Cardoso MDG (2012) Características fenológicas e físicas e perfil de ácidos graxos em oliveiras no sul de Minas Gerais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 47(1): 30-35.

Oliveira PEAM, Moreira AG (1992) Anemocoria em espécies de cerrado e mata de galeria de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 15(2): 163-174.

Pereira RMA, Araújo Filho JA, Lima RV, Paulho FDG et al (1989) Estudo fenológico de algumas espécies lenhosas e herbáceas da caatinga. *Ciência Agrônômica* 20: 11-20.

Pezzini FF, Ranieri BD, Brandão DO et al (2014). Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 148(5): 965-974.

Prado D (2003) As caatingas da América do Sul. In: I.R. Leal, M. Tabarelli e J.M.C. Silva (eds.). *Ecologia e conservação da Caatinga*. pp. 3-73. Editora Universitária, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.

Price 1992

Price PW (1997) *Insect ecology*. John Wiley e Sons.

Pringle EG, Adams RI, Broadbent E et al (2011) Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in a Seasonally Dry Tropical Forest. *Biotropica* 43(3): 299–308.

Rasband WS (2011). National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. <http://imagej.nih.gov/ij/>.

Rhoades DF (1979) Evolution of plant chemical defense against herbivores. 3-54. In: Rosenthal GA and Jazen DH. *Herbivores - their interactions with secondary plant metabolites*. Academic Press, London.

Ribeiro SP, Fernandes GW (2000) Interações entre insetos e plantas no cerrado: teoria e hipóteses de trabalho. *Oecologia Brasiliensis* 8(1): 12.

Schaffner U, Ridenour WM, Wolf VC et al (2011). Plant invasions, generalist herbivores, and novel defense weapons. *Ecology*, 92(4): 829-835.

Silva PO, Balestra CL, Soares MP et al (2016) Estratégias fenológicas de *Byrsonima basiloba* em Rio Verde, Goiás, Brasil. *Pesquisa Florestal Brasileira* 36(87): 289-295.

Soper Gorden NL, Adler LS (2016) Florivory shapes both leaf and floral interactions. *Ecosphere* 7(6): e01326.

Stamp N (2003) Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *The Quarterly review of biology* 78(1): 23-55.

Strauss SY, Irwin RE, Lambrix VM (2004) Optimal defence theory and flower petal colour predict variation in the secondary chemistry of wild radish. *J Ecol* 92:132–141

Taiz L, Zeiger E. (2004) Assimilação de nutrientes minerais. Taiz L, Zeiger E. *Fisiologia vegetal* 4: 317-330.

Tamuli L (2020) Impact of season on leaf beetles diversity in garbhanga reserve forest (coleoptera, chrysomelidae) and its feeding pattern. *The Clarion-International Multidisciplinary Journal* 9(2): 12-24.

Thompson JN (2005) *The geographic mosaic of coevolution*. University of Chicago Press.

Tomlinson KW, Poorter L, Sterck FJ et al (2013) Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid savannas on three continents. *Journal of Ecology* 101: 430-440.

Torezan-Silingardi HM (2007) A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais. Phd Thesis, Universidade de São Paulo, Brasil

Van Schaik CP, Terborgh JW, Wright SJ (1993) The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of ecology and Systematics* 353-377.

Wardhaugh CW (2014) The spatial and temporal distributions of arthropods in forest canopies: uniting disparate patterns with hypotheses for specialisation. *Biological Reviews* 89(4): 1021-1041.

Windsor DM, Riley EG, Stockwell HP (1992) An introduction to the biology and systematics of Panamanian Tortoise Beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). In: Quintero D, Aiello. A *Insects of Panama and Mesoamerica, Selected studies*. Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press 372-391.

Wolda H (1978) Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *The Journal of Animal Ecology* 369-381.

Wolda H (1988) Insect seasonality: why? *Annual review of ecology and systematics* 19(1):1-18.

5. CONCLUSÃO

Os resultados do presente trabalho mostram a forte influência da sazonalidade climática sobre os padrões fenológicos da espécie vegetal em questão, porém esta influência é bem conspícua em Floresta Tropicais Sazonalmente Secas como a Caatinga, havendo, portanto, vários fatores bióticos e abióticos responsáveis por esses resultados. Fatores como competição interespecífica e a distribuição de recursos alimentares em um determinado período da estação, podem agir em conjunto com fatores climáticos para moldar os padrões de abundância de insetos. Deste modo, devido à enorme diversidade de insetos associados, ainda são necessárias mais investigações para conhecermos essas interações e melhor elucidarmos o padrão de ocorrência de insetos pertencentes a diferentes guildas. Esta busca por padrão temporal na diversidade de insetos é uma tarefa complexa, principalmente quando se considera os grupos funcionais, e a influência de diferentes

condições abióticas e recursos alimentares. Estudos de longo prazo, grandes escalas espaciais e abordagens experimentais são necessários para confirmar se tais variações são idiossincráticas ou determinadas por mecanismos bottom-up e top-down.

Ipomoea carnea subs. *fistulosa* apresentou variação temporal na disponibilidade de recursos vegetais para a fauna associada em virtude da sazonalidade climática, e a fauna por sua vez apresentou variação na riqueza e abundância em virtude da disponibilidade dos recursos vegetais. Adicionalmente, a diversidade de predadores, onívoros e parasitóides respondeu positivamente ao aumento da fauna de herbívoros, polinizadores e detritívoros (presas). Assim os resultados sugerem que a estrutura trófica da comunidade é regulada pela disponibilidade de recursos nos níveis tróficos inferiores e permite que tenha energia disponível para organismos em níveis superiores. Assim sugerimos que a comunidade de predadores está sendo regulada pela de presas, de forma que o controle é mediado da base-topo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDALSAMEE, M.K.; MUELLER, C. Uncovering different parameters influencing florivory in a specialist herbivore. **Ecological entomology**, v. 40, n. 3, p. 258-268, 2015.
- AGNEW, C.W.; SMITH JR, J. W. Ecology of spiders (Araneae) in a peanut agroecosystem. **Environmental Entomology**, v. 18, n. 1, p. 30-42, 1989.
- AGRAWAL, A. A. et al. Insect herbivory and plant adaptation in an early successional community. **Evolution**, v. 72, n.5, p.1020-1033, 2018.
- 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.
- ANTIQUEIRA, P.A. P.; ROMERO, G.Q. Floral asymmetry and predation risk modify pollinator behavior, but only predation risk decreases plant fitness. **Oecologia**, v. 181, n. 2, p. 475-485, 2016.
- ANTONIAZZI, R.; DÁTTILO, W.; RICO-GRAY, V. A useful guide of main indices and software used for ecological networks studies. In: **Ecological networks in the tropics**. Springer, Cham, 2018. p. 185-196.
- APPLE, J.; FEENER, D. Ant visitation of extrafloral nectaries of *Passiflora*: the effects of nectary attributes and ant behavior on patterns in facultative ant-plant mutualisms. **Oecologia**, v. 127, n. 3, p. 409-416, 2001.

AQUINO, R.E., FALCAO, H.M., ALMEIDA-CORTEZ, J.S. Variação nas concentrações de compostos fenólicos e nas taxas de herbivoria em *Aspidosperma pyrifolium* Mart. em áreas antropizadas de Caatinga. **Journal of Environmental Analysis and Progress**, v.2, p.61-71, 2017.

ARMBRUSTER, W. S. et al. Pollination Syndromes and Floral Specialisation. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, v. 35, p. 375-403, 2004.

BÄCHTOLD, A. et al. The role of tending ants in host plant selection and egg parasitism of two facultative myrmecophilous butterflies. **Naturwissenschaften**, v. 101, n. 11, p. 913-919, 2014.

BAGCHI, R.; GALLERY, R.E.; GIPENBERG, S. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. **Nature**, v. 506, p. 85-88, 2014.

BARBOSA, V.S.; LEAL, I.R.; IANNUZZI, L.J. A. Distribution Pattern of Herbivorous Insects in a Remnant of Brazilian Atlantic Forest. **Neotropical Entomology**, v.34, p. 701-711, 2005.

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 38, p. 567-593, 2007.

BASSET, Y. et al. Arthropods of tropical forests: **spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy**. (Eds.). Cambridge University Press. 2003.

BECERRA, J.; VENABLE, D. L. Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualisms?. **Oikos**, p. 276-280, 1989.

BECERRA, J.X. On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 19, p. 6098-6103, 2015.

Beck, W. S. et al. Seasonal shifts in the importance of bottom–up and top–down factors on stream periphyton community structure. **Oikos**, v.128, n.5,p.680-691, 2019.

BELTRÁN, W.; WUNDERLE, J.M. Temporal dynamics of arthropods on six tree species in dry woodlands on the Caribbean Island of Puerto Rico. **Journal of Insect Science**, v. 14, n. 1, 2014.

BENTLEY, B.L. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 8, n. 1, p. 407-427, 1977.

BENTLEY, B.L. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. **Ecology**, v. 57, n. 4, p. 815-820, 1976.

- BOEGE, K. Herbivore attack in *Casearia nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture. **Oecologia**, v. 143, n. 1, p. 117-125, 2005.
- BOTTO-MAHAN, C. et al. Floral herbivory affects female reproductive success and pollinator visitation in the perennial herb *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 172, n. 9, p. 1130-1136, 2011.
- BOYER, M.D.H. et al. Floral damage induces resistance to florivory in *Impatiens capensis*. **Arthropod-Plant Interactions**, v.10, p. 121-131, 2016.
- BRITO, V.L.G. et al. Reproductive phenology of Melastomataceae species with contrasting reproductive systems: contemporary and historical drivers. **Plant Biology**, v. 19, n. 5, p. 806-817, 2017.
- BRONSTEIN, J. L. Conditional outcomes in mutualistic interactions. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 9, n. 6, p. 214-217, 1994.
- BRONSTEIN, J. L. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. **Biotropica**, v. 30, n. 2, p. 150-161, 1998.
- BYK, J.; DEL-CLARO, K. Nectar-and pollen-gathering *Cephalotes* ants provide no protection against herbivory: a new manipulative experiment to test ant protective capabilities. **Acta Ethologica**, v. 13, n. 1, p. 33-38, 2010.
- 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, 2021.
- 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, 2021.
- CANELA, M.B.F.; SAZIMA, M. *Aechmea pectinata*: a Hummingbird-dependent Bromeliad with Inconspicuous Flowers from the Rainforest in South-eastern Brazil. **Annals of Botany**, v. 92, n. 5, p. 731-737, 2003.
- CARADONNA, P. J. et al. Seeing through the static: the temporal dimension of plant–animal mutualistic interactions. **Ecology Letters**, v. 24, n. 1, p. 149-161, 2021.
- CARIVEAU, D. et al. Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits. **Oikos**, v. 104, n. 1, p. 15-26, 2004.
- CARVALHO, D.A.; OLIVEIRA, P.E. Reproductive biology and pollination of *Senna sylvestris* (Vell.) HS Irwin & Barneby (Leguminosae, Caesalpinoideae). **Brazilian Journal of Botany**, v. 26, n. 3, p. 319-328, 2003.

CARVALHO-FERNANDES, S.P.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; FERREIRA, A. L. N. Riqueza de galhas entomógenas em áreas antropizadas e preservadas de Caatinga. **Revista Árvore**, v. 36, p. 269-277, 2012.

COELHO, M. S. et al. Herbivory among habitats on the Neotropical tree *Cnidoscolus quercifolius* Pohl. in a seasonally deciduous forest. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 3, p. 453-457, 2012.

COLEY, P. D.; BRYANT, J. P.; CHAPIN, F. S. Resource availability and plant antiherbivore defense. **Science**, v. 230, n. 4728, p. 895-899, 1985.

COLEY, P.D. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. **Nature**, v. 284, n. 5756, p. 545-546, 1980.

COLEY, Phyllis D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. **Ecological monographs**, v. 53, n. 2, p. 209-234, 1983.

CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335-380, 2003.

CORTINA, J.; VILAGROSA, A.; TRUBAT, R. The role of nutrients for improving seedling quality in drylands. **New Forests**, v. 44, n. 5, p. 719-732, 2013.

CUEVAS-REYES, P. et al. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. **Journal of Ecology**, v. 92, n. 4, p. 707-716, 2004.

DANKS, Hugh V. Modification of adverse conditions by insects. **Oikos**, v. 99, n. 1, p. 10-24, 2002.

DÁTTILO, W. et al. Unravelling Darwin's entangled bank: architecture and robustness of mutualistic networks with multiple interaction types. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, n. 1843, p. 20161564, 2016.

ARAÚJO, W. S. A importância de fatores temporais para a distribuição de insetos herbívoros em sistemas Neotropicais. **Revista da Biologia**, 2013.

LA FUENTE, M.A.S.; MARQUIS, R.J. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a Neotropical rainforest tree. **Oecologia**, v. 118, n. 2, p. 192-202, 1999.

OLIVEIRA, C.M.; FRIZZAS, M.R. **Insetos de Cerrado: distribuição estacional e abundância**. Embrapa Cerrados, 2008.

OMENA, P.M. et al. Bromeliads provide shelter against fire to mutualistic spiders in a fire-prone landscape. **Ecological Entomology**, v. 43, n. 3, p. 389-393, 2018.

- DEKEUKELEIRE, D. et al. Avian top-down control affects invertebrate herbivory and sapling growth more strongly than overstorey species composition in temperate forest fragments. **Forest ecology and management**, v. 442, p. 1-9, 2019.
- DEL-CLARO, K. Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. **Neotropical Entomology**, v. 33, n. 6, p. 665-672, 2004.
- DEL-CLARO, K.; OLIVEIRA, P. S. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. **Oecologia**, v. 124, n. 2, p. 156-165, 2000.
- 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**. Technical Books Editora, 2012.
- DEL-CLARO, K; BERTO, V.; RÉU, W. Effect of herbivore deterrence by ants on the fruit set of an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, n. 6, p. 887-892, 1996.
- DEPRÁ, M. S.; GAGLIANONE, M. C. Interações entre plantas e polinizadores sob uma perspectiva temporal. **Oecologia Australis**, v. 22, n. 1, 2018.
- DESURMONT, G. A.; GUIGUET, A.; TURLINGS, T. C.J. Invasive insect herbivores as disrupters of chemically-mediated tritrophic interactions: effects of herbivore density and parasitoid learning. **Biological Invasions**, v. 20, n. 1, p. 195-206, 2018.
- DICKE, M.; GROSTAL, P. Chemical detection of natural enemies by arthropods: an ecological perspective. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 32, n. 1, p. 1-23, 2001.
- DOMINGUES, Larissa Nahas et al. Ecologia das interações entre aranhas, formigas e *Qualea multiflora* (Vochysiaceae) no Cerrado: diversidade e abundância de predadores e seus impactos sobre herbívoros e herbivoria. 2011.
- DORJI, T. et al. Impacts of climate change on flowering phenology and production in alpine plants: the importance of end of flowering. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 291, p. 106-795, 2020.
- DUFAY, M; ANSTETT, M. C. Conflicts between plants and pollinators that reproduce within inflorescences: evolutionary variations on a theme. **Oikos**, v. 100, n. 1, p. 3-14, 2003.

- DUKES, J. S. et al. Responses of insect pests, pathogens, and invasive plant species to climate change in the forests of northeastern North America: What can we predict?. **Canadian journal of forest research**, v. 39, n. 2, p. 231-248, 2009.
- EDWARDS, P. J.; WRATTEN, S. D. **Ecologia das interações entre insetos e plantas**. São Paulo: EPU/Editora da Universidade de Sao Paulo, 1981.
- FALCÃO, P.F. et al. Morphology and anatomy of extrafloral nectaries in *Solanum stramonifolium* (Solanaceae). **Canadian Journal of Botany**, v. 81, n. 8, p. 859-864, 2003.
- FERNANDES, G. W.; PRICE, P. W. Biogeographical gradients in galling species richness. **Oecologia**, v. 76, n. 2, p. 161-167, 1988.
- FERNANDES, G. W.; PRICE, P. W. The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. **Oecologia**, v. 90, n. 1, p. 14-20, 1992.
- FOELIX, Rainer. **Biology of spiders**. OUP USA, 2011.
- FONSECA, M. B. et al. Leaf damage and functional traits along a successional gradient in Brazilian tropical dry forests. **Plant ecology**, v. 219, n. 4, p. 403-415, 2018.
- FORISTER, M. L. et al. The global distribution of diet breadth in insect herbivores. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 2, p. 442-447, 2015.
- FORNOFF, F. et al. Tree diversity increases robustness of multi-trophic interactions. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 286, n. 1898, p. 20182399, 2019.
- GELY, C.; LAURANCE, S.G.W; STORK, N.E. How do herbivorous insects respond to drought stress in trees?. **Biological Reviews**, v. 95, n. 2, p. 434-448, 2020.
- GOBBO-NETO, L.; LOPES, N.P. Plantas medicinais: fatores de influência no conteúdo de metabólitos secundários. **Química nova**, v. 30, n. 2, p. 374, 2007.
- GOMPERT, Z. et al. Admixture and the organization of genetic diversity in a butterfly species complex revealed through common and rare genetic variants. **Molecular ecology**, v. 23, n. 18, p. 4555-4573, 2014.
- GONCALVES-SOUZA, T. et al. Trait-mediated effects on flowers: artificial spiders deceive pollinators and decrease plant fitness. **Ecology**, v. 89, n. 9, p. 2407-2413, 2008.
- GONZÁLEZ-ESQUIVEL, J.G.et al. Functional attributes of two Croton species in different successional stages of tropical dry forest: effects on herbivory and fluctuating asymmetry patterns. **Tropical Ecology**, v. 60, n. 2, p. 238-251, 2019.
- GRIMBACHER, P.S.; STORK, N.E. Seasonality of a diverse beetle assemblage inhabiting lowland tropical rain forest in Australia. **Biotropica**, v. 41, n. 3, p. 328-337, 2009.

- GRIZ, L. M. S.; MACHADO, I. C. S.; TABARELLI, M. Ecologia de dispersão de sementes: progressos e perspectivas. **Diagnóstico da biodiversidade de Pernambuco. Recife: Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente**, p. 597-608, 2002.
- HAHN, P.G.; MARON, J.L. Plant water stress and previous herbivore damage affect insect performance. **Ecological Entomology**, v. 43, n. 1, p. 47-54, 2018.
- HARRISON, M.L.K.; BANKS-LEITE, C. Edge effects on trophic cascades in tropical rainforests. **Conservation Biology**, v. 34, n. 4, p. 977-987, 2020.
- HEIL, M. Nectar: generation, regulation and ecological functions. **Trends in plant science**, v. 16, n. 4, p. 191-200, 2011.
- 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.
- HERNÁN, M.A.; HSU, J.; HEALY, B. A second chance to get causal inference right: a classification of data science tasks. **Chance**, v. 32, n. 1, p. 42-49, 2019.
- HERRERA, C.M. Seed dispersal by vertebrates. **Plant–animal interactions: an evolutionary approach**, p. 185-208, 2002.
- 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.
- HORVITZ, C. C.; SCHEMSKE, D.W. Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. **Ecology**, v. 65, n. 5, p. 1369-1378, 1984.
- INGS, T.C.; CHITTKA, L. Predator crypsis enhances behaviourally mediated indirect effects on plants by altering bumblebee foraging preferences. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1664, p. 2031-2036, 2009.
- JANZEN, D.H. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. **Evolution**, v. 20, n. 3, p. 249-275, 1966.
- JUENGER, T.; BERGELSON, J. Pollen and resource limitation of compensation to herbivory in scarlet gilia, *Ipomopsis aggregata*. **Ecology**, v. 78, n. 6, p. 1684-1695, 1997.
- KARBAN, R.; AGRAWAL, A. A. Herbivore offense. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 641-664, 2002.
- KOPTUR, S. Nectar as fuel for plant protectors. **Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications**. Cambridge University Press, Cambridge, UK, p. 75-108, 2005.

- KOZLOV, M. V. et al. Global patterns in background losses of woody plant foliage to insects. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 10, p. 1126-1135, 2015.
- KOZLOV, M.V. et al. Sap-feeding insects on forest trees along latitudinal gradients in northern Europe: a climate-driven patterns. **Global change biology**, v. 21, n. 1, p. 106-116, 2015.
- LEHTILÄ, K.; STRAUSS, S.Y. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. **Ecology**, v. 80, n. 1, p. 116-124, 1999.
- LEWINSOHN, T.M. et al. Conservação de invertebrados terrestres e seus habitats no Brasil. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 62-69, 2005.
- LIMA, S. L. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. **Bioscience**, v. 48, n. 1, p. 25-34, 1998.
- MACHADO, L. A. Bioecologia e manejo da broca-dos-citros *Diploschema rotundicollis* (Serville, 1834) (Coleoptera: Cerambycidae). 1998. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- MANTOVANI, M. et al. Fenologia reprodutiva de espécies arbóreas em uma formação secundária da floresta atlântica. **Revista Árvore**, v. 27, n. 4, p. 451-458, 2003.
- MARAZZI, B.; BRONSTEIN, J.L.; KOPTUR, S. The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. **Annals of Botany**, v. 111, n. 6, p. 1243-1250, 2013a.
- MARON, J.L.; GARDNER, S.N. Consumer pressure, seed versus safe-site limitation, and plant population dynamics. **Oecologia**, v. 124, n. 2, p. 260-269, 2000.
- MARON, John L.; AGRAWAL, Anurag A.; SCHEMSKE, Douglas W. Plant–herbivore coevolution and plant speciation. **Ecology**, v. 100, n. 7, p. e02704, 2019.
- MARQUIS, R.J. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper ariellum*: causes and consequences. **Ecology**, v. 69, n. 5, p. 1552-1565, 1988.
- MARQUIS, R.J.; BRAKER, H. E. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity and impact. **La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest**, p. 261-281, 1994.
- MARTINS, J. K. S. S. et al. How pollinator visits are affected by flower damage and ants presence in *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Martius and Choise)(Convolvulaceae)?. **Brazilian Journal of Biology**, v. 80, p. 47-56, 2019.

- MARTINS, J.K.S. et al. Variação temporal e espacial da artropodofauna associada a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae) em um ecossistema de Floresta Tropical Seca. **Journal of Environmental Analysis and Progress**, p. 356-378, 2018.
- MARTINS, J.K.S.S.; OLIVEIRA, A.F.M.; ALMEIDA, J.S. Variação sazonal das redes de interações planta-artrópodes em Floresta Tropical Sazonalmente Seca. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 13, n. 6, p. 2671-2713, 2020.
- MATTSON, J.R, WILLIAM, J. Herbivory in relation to plant nitrogen content. **Annual review of ecology and systematics**, v. 11, n. 1, p. 119-161, 1980.
- MCCALL, A.C. et al. Leaf herbivory induces resistance against florivores in *Raphanus sativus*. **Botany**, v. 96, n. 5, p. 337-343, 2018.
- MCCALL, A.C. Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. **Oecologia**, v. 155, n. 4, p. 729-737, 2008.
- MCCALL, A.C.; IRWIN, R.E. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. **Ecology letters**, v. 9, n. 12, p. 1351-1365, 2006.
- MCCARY, M.A. et al. Transient top-down and bottom-up effects of resources pulsed to multiple trophic levels. **Ecology**, v. 102, n. 1, p. e03197, 2021.
- MELLO, M.O.; SILVA-FILHO, M.C. Plant-insect interactions: an evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 14, p. 71-81, 2002.
- MIRANDA, H.S. et al. The fire factor. **The Cerrados of Brazil. Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**, p. 51-68, 2002.
- MORAIS FILHO, J.C. Relação de custo/benefício na interação entre a aranha *Peuceetia flava* (Oxyopidae) e a planta *Rhynchanthera dichotoma* (Melastomataceae). 2009.
- MOREIRA, V.S.S; DEL-CLARO, K. The outcomes of an ant-treehopper association on *Solanum lycocarpum* St. Hill: increased membracid fecundity and reduced damage by chewing herbivores. **Neotropical Entomology**, v. 34, n. 6, p. 881-887, 2005.
- MOREIRA, X.; GLAUSER, G.; ABDALA-ROBERTS, L. Interactive effects of plant neighbourhood and ontogeny on insect herbivory and plant defensive traits. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, p. 1-9, 2017.
- MORSE, D.H.; FRITZ, R.S. Experimental and observational studies of patch choice at different scales by the crab spider *Misumena vatia*. **Ecology**, v. 63, n. 1, p. 172-182, 1982.
- MORSE, D.H. How crab spiders (Araneae, Thomisidae) hunt at flowers. **Journal of Arachnology**, p. 307-316, 1984.

- MORSE, D.H. **Predator upon a flower: life history and fitness in a crab spider**. Harvard University Press, 2007.
- 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. 30-40, 2000.
- MUNHOZ, C.B.R.; FELFILI, J.M. Phenology of the herbaceous layer in a campo sujo community in the Fazenda Água Limpa, Federal District, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 4, p. 979-988, 2005.
- MYERS, J.H. et al. Eradication revisited: dealing with exotic species. **Trends in ecology & evolution**, v. 15, n. 8, p. 316-320, 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.
- NEVES, F.S. et al. Insect herbivores and leaf damage along successional and vertical gradients in a tropical dry forest. **Biotropica**, v. 46, n. 1, p. 14-24, 2014.
- NOVOTNY, V. et al. Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. **Nature**, v. 448, n. 7154, p. 692-695, 2007.
- O'CONNELL, M. A. Population dynamics of neotropical small mammals in seasonal habitats. **Journal of Mammalogy**, v. 70, n. 3, p. 532-548, 1989.
- O'DOWD, D.J.; CATCHPOLE, E. A. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp.—ant interactions. **Oecologia**, v. 59, n. 2-3, p. 191-200, 1983.
- OGURO, M.; SAKAI, S. Difference in defense strategy in flower heads and leaves of Asteraceae: multiple-species approach. **Oecologia**, v. 174, n. 1, p. 227-239, 2014.
- OHGUSHI, T. Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, v. 36, p. 81-105, 2005.
- OLIVEIRA, F.P.M.; ABSY, M.L.; MIRANDA, I.S. Recurso polínico coletado por abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponinae) em um fragmento de floresta na região de Manaus—Amazonas. **Acta Amazonica**, v. 39, n. 3, p. 505-518, 2009.
- OLIVEIRA, P. S.; DA SILVA, A. F.; MARTINS, A. B. Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. **Oecologia**, v. 74, n. 2, p. 228-230, 1987.

- OLIVEIRA, P.S.; BRANDÃO, C. R. F. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. **Huxley, C, R, Cutler, D, F ed (s). Ant-plant interactions. Oxford Univ. Press: Oxford, etc**, p. 198-212, 1991.
- 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.
- OPAŁA-OWCZAREK, M. et al. The influence of abiotic factors on the growth of two vascular plant species (*Saxifraga oppositifolia* and *Salix polaris*) in the High Arctic. **Catena**, v. 163, p. 219-232, 2018.
- PACHECO, P.S.M Jr.; DEL-CLARO, K. Spatio-temporal variation influences the division of labour in *Pseudomyrmex concolor* Smith (Formicidae: Pseudomyrmecinae). **Journal of Ethology**, v. 39, n. 2, p. 205-215, 2021.
- PAINE, R.T. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. **Journal of animal ecology**, v. 49, n. 3, p. 667-685, 1980.
- PASSAMANI, M. O efeito da fragmentação da Mata Atlântica serrana sobre a comunidade de pequenos mamíferos de Santa Teresa, Espírito Santo. **O Efeito da fragmentação da Mata Atlântica Serrana sobre a comunidade de pequenos mamíferos de Santa Teresa, Espírito Santo**, 2003.
- PAZ, J.R.L.; SILVA, W.P.; PIGOZZO, C.M. Vespas aculeata e abelhas visitantes de nectários extraflorais em *Ipomoea carnea* subsp. *fitulosa* no semiárido baiano, Nordeste do Brasil. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, v. 38, n. 2, 2016.
- PLEASANTS, J.M.; CHAPLIN, S.J. Nectar production rates of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. **Oecologia**, v. 59, n. 2-3, p. 232-238, 1983.
- POLIS, G.A. et al. When is a trophic cascade a trophic cascade?. **Trends in Ecology E Evolution**, v. 15, n. 11, p. 473-475, 2000.
- QUESADA, M.; BOLLMAN, K.; STEPHENSON, A.G. Leaf damage decreases pollen production and hinders pollen performance in *Cucurbita texana*. **Ecology**, v. 76, n. 2, p. 437-443, 1995.
- QUIRINO, Z. G. M.; MACHADO, I. C. Pollination syndromes in a Caatinga plant community in northeastern Brazil: seasonal availability of floral resources in different plant growth habits. **Brazilian Journal of Biology**, v. 74, n. 1, p. 62-71, 2014.

- RASHBROOK, V.K.; COMPTON, S.G.; LAWTON, J.H. Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. **Ecology**, v. 73, n. 6, p. 2167, 1992.
- RATHCKE, B.; LACEY, E.P. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, n. 1, p. 179-214, 1985.
- Review of Ecology and Systematics 11: 119–161
- RIBEIRO, S.P.; CARNEIRO, M.A.A; FERNANDES, G. W. Free-feeding insect herbivores along environmental gradients in Serra do Cipó: basis for a management plan. **Journal of Insect Conservation**, v. 2, n. 2, p. 107-118, 1998.
- RIBEIRO, V.A.et al. Fluctuating asymmetry of and herbivory on *Poincianella pyramidalis* (Tul.) LP Queiroz (Fabaceae) in pasture and secondary tropical dry forest. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, n. 1, p. 21-25, 2013.
- RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P.S. **The ecology and evolution of ant-plant interactions**. University of Chicago Press, 2007.
- RODRÍGUEZ-RIANO, T. et al. Effects of different abiotic and biotic factors on spatial primary seed dispersal in the semachorous species *Scrophularia canina*. **Plant Species Biology**, v. 34, n. 4, p. 152-165, 2019.
- ROMERO, G. Q.; VASCONCELLOS-NETO, J. Interações bióticas entre plantas, herbívoros e aranhas. **Ecologia e comportamento de aranhas. Interciência, Rio de Janeiro, Brazil**, p. 277-300, 2007.
- ROMERO, G.Q.; VASCONCELLOS-NETO, J. Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant. **Ecology**, v. 85, n. 2, p. 446-457, 2004.
- ROMERO, G.Q.; VASCONCELLOS-NETO, J. The effects of plant structure on the spatial and microspatial distribution of a bromeliad-living jumping spider (Salticidae). **Journal of Animal Ecology**, v. 74, n. 1, p. 12-21, 2005.
- RUHREN, S.; HANDEL, S.N. Jumping spiders (Salticidae) enhance the seed production of a plant with extrafloral nectaries. **Oecologia**, v. 119, n. 2, p. 227-230, 1999.
- SANTOS, C.C.O. et al. Fenologia e germinação de sementes de sobraji. **Revista Craibeiras de Agroecologia**, v. 5, n. 1, p. 9443, 2020.
- SANTOS, J.C.; DEL-CLARO, K. Interactions between ants, herbivores and extrafloral nectaries in *Tocoyena formosa* (Cham. E Schlechtd.) K. Schum.(Rubiaceae) in Cerrado. **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 3, n. 1, p. 35-44, 2001.

- SCHMITZ, O.J.; BECKERMAN, A.P.; O'BRIEN, K.M. Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions. **Ecology**, v. 78, n. 5, p. 1388-1399, 1997.
- SCHMITZ, O.J.; HAMBÄCK, P.A.; BECKERMAN, A.P. Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. **The American Naturalist**, v. 155, n. 2, p. 141-153, 2000.
- SCHMITZ, O.J.; KRIVAN, V.; OVADIA, O. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. **Ecology Letters**, v. 7, n. 2, p. 153-163, 2004.
- SCHULZ, K. et al. Grazing, forest density, and carbon storage: towards a more sustainable land use in Caatinga dry forests of Brazil. **Regional Environmental Change**, v. 18, n. 7, p. 1969-1981, 2018.
- SEIBOLD, S. et al. The necessity of multitrophic approaches in community ecology. **Trends in ecology & evolution**, v. 33, n. 10, p. 754-764, 2018.
- SEVEGNANI, L. A herbivoria como limitador do desenvolvimento e sobre vivência das plantas na floresta. **Rego, GM; Negrelle, RRB and Morellato, LPC Fenologia: ferramenta para conservação, melhoramento e manejo de recursos vegetais arbóreos. Embrapa Florestas, Colombo, PR, p. 25-36, 2007.**
- SILINGARDI, H.M.T. **A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais.** 2007. Tese de Doutorado. UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO.
- SILVA, B. L. R.; TAVARES, F.M.; CORTE, JSA. Composição florística do componente herbáceo de uma área de caatinga-Fazenda Tamanduá, Paraíba, Brasil. **Revista de Geografia, Recife**, v. 29, n. 3, 2012.
- SILVA, J.O. Variação na diversidade de insetos e herbivoria entre grupos fenológicos de uma floresta tropical seca. 2014.
- SILVA, L.A. et al. Biological aspects of *Tetranychus ludeni* Zacher, 1913 (Acari: Tetranychidae) fed on sweet potato leaves sprayed with 2, 4-D. **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 84, 2017.
- SILVA, M. C. N. A.; RODAL, M.J.N. Padrões das síndromes de dispersão de plantas em áreas com diferentes graus de pluviosidade, PE, Brasil. **Acta botanica brasílica**, v. 23, n. 4, p. 1040-1047, 2009.

SOPER GORDEN, N.L.; ADLER, L.S. Consequences of multiple flower–insect interactions for subsequent plant–insect interactions and plant reproduction. **American journal of botany**, v. 105, n. 11, p. 1835-1846, 2018.

SOUSA-LOPES, B. et al. Antiherbivore protection and plant selection by the lynx spider *Peucetia flava* (Araneae: Oxyopidae) in the Brazilian Cerrado. **Journal of Zoology**, v. 308, n. 2, p. 121-127, 2019.

SOUSA-SOUTO, L. et al. Is there a bottom-up cascade on the assemblages of trees, arboreal insects and spiders in a semiarid Caatinga?. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 8, n. 6, p. 581-591, 2014.

STILING, P.; MOON, D.C. Quality or quantity: the direct and indirect effects of host plants on herbivores and their natural enemies. **Oecologia**, v. 142, n. 3, p. 413-420, 2005.

STOKS, R.; MCPEEK, M. A.; MITCHELL, J. L. Evolution of prey behavior in response to changes in predation regime: damselflies in fish and dragonfly lakes. **Evolution**, v. 57, n. 3, p. 574-585, 2003.

STORCH, D.; GASTON, K.J. Untangling ecological complexity on different scales of space and time. **Basic and Applied Ecology**, v. 5, n. 5, p. 389-400, 2004.

STRAUSS, S.Y. Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. **Ecology**, v. 78, n. 6, p. 1640-1645, 1997.

STRAUSS, S.Y.; CONNER, J.K.; RUSH, S.L. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. **The American Naturalist**, v. 147, n. 6, p. 1098-1107, 1996.

STRONG, D.R. Are trophic cascades all wet? differentiation and donor-control in speciose ecosystems. **Ecology**, v. 73, n. 3, p. 747-754, 1992.

SUTTLE, K.B. Pollinators as mediators of top-down effects on plants. **Ecology Letters**, v. 6, n. 8, p. 688-694, 2003.

TAYLOR, R. M.; PFANNENSTIEL, R. S. Nectar feeding by wandering spiders on cotton plants. **Environmental Entomology**, v. 37, n. 4, p. 996-1002, 2008.

TERBORGH, J. et al. Trophic cascades: what they are, how they work, and why they matter. **Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature**, v. 1, p. 18, 2010.

TERBORGH, J.W. Toward a trophic theory of species diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 37, p. 11415-11422, 2015.

THOMPSON, F. C. (editor) Biosystematic Database of World Diptera. Version 7.5. 2005. Disponível em: < <http://www.sel.barc.usda.gov/names> > Acesso em Setembro de 2014).

- THROOP, H.L.; LERDAU, M.T. Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: implications for community and ecosystem processes. **Ecosystems**, v. 7, n. 2, p. 109-133, 2004.
- TYLIANAKIS, J.M.; MORRIS, R.J. Ecological networks across environmental gradients. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 48, p. 25-48, 2017.
- VAN DER PUTTEN, W.H. et al. Linking above-and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 10, p. 547-554, 2001.
- 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.
- VERKERK, R.H.J; WRIGHT, D.J. Multitrophic interactions and management of the diamondback moth: a review. **Bulletin of entomological research**, v. 86, n. 3, p. 205-216, 1996.
- VICENTE, R.E.; SILVA, I.V.; IZZO, T.J. Jardins de formigas: qual o estado do conhecimento sobre essas interações mutualísticas entre formigas e plantas?. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi-Ciências Naturais**, v. 15, n. 1, p. 55-63, 2020.
- VILHENA-POTIGUARA, R.C. et al. Secretory structures in cipó-d'alho (*Mansoa standleyi* (Steyerm.) AH Gentry, Bignoniaceae): occurrence and morphology. **Acta Amazonica**, v. 42, n. 3, p. 321-328, 2012.
- VOLF, M. et al. Phylogenetic composition of host plant communities drives plant-herbivore food web structure. **Journal of Animal Ecology**, v. 86, n. 3, p. 556-565, 2017.
- WÄCKERS, F.L.; VAN RIJN, P.C.J.; BRUIN, J.(Ed.). **Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications**. Cambridge University Press, 2005.
- WAGNER, D.; KAY, A. Do extrafloral nectaries distract ants from visiting flowers? An experimental test of an overlooked hypothesis. **Evolutionary Ecology Research**, v. 4, n. 2, p. 293-305, 2002.
- WARDHAUGH, C.W. The spatial and temporal distributions of arthropods in forest canopies: uniting disparate patterns with hypotheses for specialisation. **Biological Reviews**, v. 89, n. 4, p. 1021-1041, 2014.
- WELTI, E.A.R. et al. Bottom-up when it is not top-down: Predators and plants control biomass of grassland arthropods. **Journal of Animal Ecology**, v. 89, n. 5, p. 1286-1294, 2020.

- WERNER, E.E.; PEACOR, S.D. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. **Ecology**, v. 84, n. 5, p. 1083-1100, 2003.
- WEST, N.M.; LOUDA, S.M. Cumulative herbivory outpaces compensation for early floral damage on a monocarpic perennial thistle. **Oecologia**, v. 186, n. 2, p. 495-506, 2018.
- WIRTH, R.W.; LEAL, I.R. Does rainfall affect temporal variability of ant protection in *Passiflora coccinea*?. **Ecoscience**, v. 8, n. 4, p. 450-453, 2001.
- WIRTH, R.W.; LEAL, I.R. Does rainfall affect temporal variability of ant protection in *Passiflora coccinea*?. **Ecoscience**, v. 8, n. 4, p. 450-453, 2001.
- WOOTTON, J. T. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. **Annual review of ecology and systematics**, v. 25, n. 1, p. 443-466, 1994.
- WYATT, R. Plant-pollinator interactions and the evolution of breeding systems. **Pollination biology**, p. 51-96, 1983.
- YE, Z.-M. et al. Pollinators shift to nectar robbers when florivory occurs, with effects on reproductive success in *Iris bulleyana* (Iridaceae). **Plant Biology**, v. 19, n. 5, p. 760-766, 2017.

APÊNDICE A

Variação sazonal das redes de interações planta-artrópodes em Floresta Tropical
Sazonalmente Seca.

Artigo publicado na Revista Brasileira de Geografia Física (QUALIS A3)



Revista Brasileira de Geografia Física

Homepage: <https://periodicos.ufpe.br/revistas/rbgfe>



Variação sazonal das redes de interações planta-artrópodes em Floresta Tropical Sazonalmente Seca

Joanny Kelly Silva dos Santos Martins¹, Antônio Fernando Moraes de Oliveira², Jarcilene Silva de Almeida³

¹Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, Avenida Prof. Moraes Rego, n. 1235, Cidade Universitária, Recife-PE, Brasil. CEP: 50670-9010. E-mail: joanny.bio@gmail.com. ²Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, Avenida Prof. Moraes Rego, n. 1235, Cidade Universitária, Recife-PE, Brasil. CEP: 50670-9010. E-mail: afmoliveira@gmail.com. ³Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, Avenida Prof. Moraes Rego, n. 1235, Cidade Universitária, Recife-PE, Brasil. CEP: 50670-9010. E-mail: jarcilene.almeida@ufpe.br

Artigo recebido em 12/06/2020 e aceito em 24/08/2020

RESUMO

O presente artigo apresenta uma visão ampla das interações entre plantas e artrópodes na Caatinga, destacando o papel da sazonalidade climática na disponibilidade e qualidade dos recursos vegetais, bem como os efeitos destes fatores na produção de defesas químicas vegetais, interações mutualísticas, e interações antagônicas como a herbivoria. Os efeitos indiretos de um nível trófico sobre outro na Caatinga também são relatados. A Caatinga e outras florestas secas compartilham várias características, como a prevalência do sistema de polinização biótico e a dispersão abiótica de sementes. A alta frequência de plantas com nectários extraflorais possibilita uma ampla gama de interações entre plantas e artrópodes, especialmente com formigas. Porém, todas estas interações apresentam custos e benefícios de forma variável, tendo como a principal justificativa a sazonalidade dos fatores abióticos. Além da fragmentação em virtude de ações antrópicas, as mudanças climáticas já se mostram críticas sobre vários aspectos da ecologia da Caatinga. Assim, a quebra ou alterações nas interações tróficas causam efeitos múltiplos em vários níveis biológicos distintos que irão repercutir desde o nível de população ao nível de ecossistemas. Portanto é essencial a compreensão das interações ecológicas em termos de dinâmica florestal para que só assim ocorra de forma apropriada o planejamento para restauração e práticas adequadas de conservação na Caatinga.

Palavras-chave: Caatinga, Polinização, Herbivoria, Predação, Fator abiótico.

Seasonal variation of networks of plant-arthropod interactions in Seasonally Dry Tropical Forest

ABSTRACT

This article presents a broad view of the interactions between plants and arthropods in the Caatinga, highlighting the role of climatic seasonality in the availability and quality of plant resources, as well as the effects of these factors in the production of plant chemical defenses, mutualistic interactions, and antagonistic interactions as herbivory. The indirect effects of one trophic level on another in the Caatinga ecosystem are also reported. The Caatinga and other dry forests share several characteristics, such as the prevalence of the biotic pollination system and the abiotic dispersion of seeds. The high frequency of plants with extrafloral nectaries allows a wide range of interactions between plants and arthropods, especially with ants. However, all these interactions present their costs and benefits in a variable way, with the main justification for the seasonality of abiotic factors. The Caatinga has been undergoing fragmentation due to anthropic actions and climate change is already showing criticism about various aspects of the ecology of this ecosystem. Thus, the breakdown or changes in the trophic interactions cause multiple effects at several different biological levels that will have repercussions from the population level to the level of ecosystems. It is essential the understanding of the ecological interactions in terms of forest dynamics to planning properly for restoration and best conservation practices in the Caatinga.

Keywords: Caatinga, Pollination, Herbivory, Predation, Abiotic factor

Introdução

Atualmente os programas para a conservação da biodiversidade têm se preocupado principalmente com levantamentos de espécies e mecanismos intrínsecos ou de funcionamento dos ecossistemas, além da manutenção da variabilidade genética. Porém, as prioridades vêm se modificando recentemente no sentido de promover uma visão mais ampla e integrada da biodiversidade, onde a preocupação deixa de ser apenas frequências e abundâncias relativas de espécies, e passam a ser os conjuntos de interações (Del-Claro e Torezan-Silingardi, 2012).

A esta tentativa de retratar a biodiversidade como conjuntos integrados de organismos se denominou “biodiversidade interativa” (interaction biodiversity, sensu Thompson, 1997), um assunto de muito interesse atual. Assim estudos de ecologia de interações, voltados para a compreensão do impacto das relações entre organismos sobre a biodiversidade das comunidades e ecossistemas que integram, representam um novo e estimulante desafio.

Neste contexto as Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) ocorrem em áreas fragmentadas que estão espalhadas pela região Neotropical. De acordo com Pennington et al. (2009), foi a persistência desta fragmentação ao longo de muito tempo que influenciou a evolução e a biogeografia de linhagens vegetais e toda a biota a elas associada.

Muito embora, as Florestas Tropicais Úmidas sempre tenham sido consideradas **hotspots** em termos de interações planta-animal (Bronstein, 2015), estudos recentes demonstraram que as FTSS também exibem altos níveis de dependência nas interações entre os parceiros mutualistas, incluindo produção de recursos alimentares mediando os serviços de polinização (Machado e Lopes, 2004; Quesada et al., 2011; Sánchez-Azofeifa et al., 2014), além de alta complexidade nas interações planta-animal, envolvendo alto grau de especificidade.

Um aspecto crucial inerente as FTSS são as mudanças sazonais que influenciam a dinâmica física e química dos vegetais deste ecossistema, afetando consequentemente diferentes grupos de animais, não apenas em virtude das mudanças nutricionais vegetais como também, em consequência das mudanças fenológicas, que, portanto, constituem um importante processo temporal (Malheiros, 2016).

A principal mudança estrutural desse ecossistema resulta da deciduidade foliar durante a estação seca, que reduz a produtividade das plantas, seguido por um período de maior concentração de chuvas (Sanchez-Azofeifa et al., 2005). Assim, o efeito da sazonalidade em florestas secas tem implicações importantes sobre os padrões fenológicos das plantas, bem como sobre a abundância, riqueza e composição da fauna associada (Cuevas-Reyes et al., 2006; Martins et al., 2018).

No Brasil, a Caatinga representa um mosaico de floresta tropical sazonal seca, onde cerca de 80% destas áreas passam por processo de regeneração natural (Cabral et al., 2013). Além disso, a Caatinga consiste na maior e mais diversa mancha de floresta seca nos Neotrópicos (Silva et al., 2017), apresentando uma grande diversidade de interações entre plantas e animais. Porém, embora estes fatores tenham importância para a manutenção da biodiversidade, estrutura de comunidades, além de fornecimento de serviços ecossistêmicos e sustentabilidade, estudos básicos de interações planta-animal neste ecossistema ainda são escassos em comparação com outros ecossistemas (Del-Claro, 2004; Leal et al., 2018).

A Caatinga vem sofrendo alterações desde os primeiros séculos de descoberta (Andrade, 2005). É possivelmente o ambiente mais negligenciado, descuidado e degradado, sendo, assim, o menos protegido do país (Santos et al., 2011; Koch et al., 2017). De acordo com Pereira et al. (2004), a exploração consciente e racional de qualquer ecossistema só pode ser delineada a partir do conhecimento de suas dinâmicas biológicas.

Diante do que foi exposto, o presente artigo apresenta uma breve revisão das interações entre plantas e artrópodes no ecossistema Caatinga, elucidando o papel da sazonalidade climática na disponibilidade e qualidade dos recursos vegetais, bem como os efeitos destes fatores na I) produção de defesas químicas vegetais; II) interações mutualísticas de polinização e dispersão de sementes; III) interações antagônicas como herbivoria e IV) os efeitos indiretos de um nível trófico sobre outro mediados pela sazonalidade e temporalidade dos recursos no ecossistema Caatinga. Além das perspectivas futuras para estudos de interações, enfocaremos também a importância de estudos em vegetação de Caatinga em detrimento a outras florestas tropicais secas.

A Caatinga dentro do cenário de Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS)

O Neotrópico possui vasta área de Floresta Tropical Sazonalmente Seca (FTSS). Estas Florestas são encontradas em áreas espalhadas, com a maior riqueza de espécies no México, mas níveis similares de diversidade podem ser encontrados no Peru e Bolívia, por exemplo (Lima et al., 2018). Os níveis de similaridade florística entre as áreas são geralmente baixos, e em algumas áreas (e.g. Caatinga, Vales Inter-Andinos peruanos, e a Costa Pacífica do México) são ricas em espécies endêmicas, enquanto outras (e.g. Chiquitano Boliviano) não o são (Spichiger et al., 2004).

Pennington et al. (2006), embasou a definição de FTSS em estudos desenvolvidos por Murphy e Lugo (1986), assumindo uma ampla interpretação com a inclusão de formações que abrangem desde florestas de copa elevada em regiões úmidas, até florestas de cactos nas áreas mais secas.

As FTSS abrangem cerca de 42% das florestas tropicais no mundo, das quais 51% estão nas Américas (Pennington et al., 2009; Sánchez-Azofeifa, 2010; Bastin et al., 2017). Por conta desta grande territorialidade, as médias de precipitação são bastante variadas, indo de 250 a 2000 mm (Sánchez-Azofeifa, 2010), com períodos de pelo menos 5 a 6 meses recebendo menos que 100 mm (Pennington et al., 2006). Entretanto, apresenta uma variabilidade temporal e espacial marcante (Reddy, 1983). Por exemplo, 20% da precipitação total anual pode ocorrer em apenas um dia e 60% em um único mês (Sampaio, 1995). Tais fatores abióticos são correlacionados com a duração da estação seca, e com os limites de latitude da região (Sánchez-Azofeifa et al., 2005). Estas florestas desenvolvem-se, geralmente, em solos férteis associados a rochas calcárias, com moderado a elevados valores de pH e nutrientes, e baixos níveis de alumínio, sendo adequados a agricultura e pecuária (Pennington et al., 2006). A sua vegetação tem por característica a deciduidade das plantas, em que praticamente todas as espécies de árvores nativas perdem suas folhas durante a estação seca (Nascimento et al., 2007). Entretanto, é verificado um aumento de espécies suculentas e de árvores que sempre se mantêm verdes (Pennington et al., 2009).

O bioma é considerado um dos mais importantes, visto sua grande diversidade de fauna e flora e alta taxa de endemismo, e diversidade de interações (Leal et al., 2018) e também o mais ameaçado quando se trata de fragmentação e degradação ambiental (Espírito-Santo et al., 2006; Quesada et al., 2009; Portillo-Quintero; Sanchez-Azofeifa, 2010; Santos et al., 2011).

Prado e Gibbs (1993) e Pennington et al. (2000) compararam a atual distribuição das FTSS na América do Sul, mostrando que mais de 100 espécies não relacionadas filogeneticamente possuem um padrão similar de distribuição, formando quatro núcleos disjuntos de FTSS organizados diagonalmente ao sul da Amazônia. São eles: Andino, Chiquitano, de *Misiones*, Piedmont Andino, e da Caatinga. A maior área de FTSS ocorre ao sul da floresta tropical Amazônica, formando uma distribuição disjunta, conectadas pelo Cerrado e Chaco, que juntos formam uma “Diagonal Seca” de floresta entre a Caatinga e as FTSS do Piedmont Andino (Mayle, 2006). Assim, o Cerrado, a Caatinga, o Chaco e as FTSS formam a chamada “Diagonal de formações abertas”, ou “Diagonal Seca” (Prado e Gibbs, 1993).

Porém, em relação à vegetação seca no Neotrópico, é importante definir e fazer a distinção entre FTSS e savanas, embora a relação entre essas formações seja complexa. As FTSS constituem um ecossistema dominado por árvores com dossel contínuo ou quase contínuo e as gramíneas são elementos pouco presentes, enquanto uma cobertura xeromórfica e tolerante ao fogo é um importante componente das savanas (Pennington et al., 2006; Lima et al., 2018). Com menos características bióticas e abióticas compartilhadas com a FTSS e as savanas, o Chaco apresenta o clima semiárido, fortemente sazonal com verões de temperatura elevada e ocorrência de geadas no inverno (Prado, 1993).

As áreas mais extensas de savana no Neotrópico são encontradas no ecossistema brasileiro, o Cerrado, representando 23% da área do país com aproximadamente 2 milhões de km² (Lima et al., 2018). Deste modo, Ratter et al. (1997) definem as savanas, e isto inclui os Cerrados, pela riqueza de gramíneas que cobrem o solo, apresenta características climáticas similares, com áreas um pouco mais úmidas e os solos menos férteis do que o observado para as FTSS. Goodland e Pollard (1973) relacionam essas diferenças na estrutura vegetal ao gradiente de fertilidade do solo, enquanto que Durigan e Ratter (2016) acrescentam ainda a frequência de ocorrência de fogo, que se trata de um fator ecológico e evolutivo importante

no ecossistema e a flora lenhosa mostra adaptações, tais como: a espessura da casca do tronco; a cortiça; o xilopódio e o crescimento de gemas laterais, quando a gema apical é danificada ou destruída pelas chamas (Lima et al., 2018).

No Brasil, a Caatinga é o maior e mais isolado núcleo de FTSS da América do Sul (Prado, 2003), além de ser a mais diversa área dentre as Florestas Tropicais Sazonalmente secas da região Neotropical (Silva et al., 2017), ocupando cerca de 11% (912.529 Km²) do país (Silva et al., 2017; Santos et al., 2014), sendo predominante no Nordeste do Brasil (Prado, 2003). Ocorre em clima semiárido com um elevado potencial de evapotranspiração (1.500–2.000 mm/ano), baixa precipitação (300–1.000 mm/ano) e estação seca de 6 a 11 meses (Queiroz, 2006; Moro et al., 2016). É caracterizada por uma floresta baixa composta de pequenas árvores e arbustos, frequentemente com troncos retorcidos e espinhos, com folhas muito pequenas que são decíduas na estação seca. As plantas suculentas da família Cactaceae são comuns e há presença de herbáceas no solo na curta estação chuvosa (Queiroz, 2006; Silva et al., 2012; Tavares et al., 2016).

Vários tipos de solos são encontrados na região, formando um mosaico retalhado, com mudanças de um tipo de solo para outro, frequentemente ocorrendo com poucos metros de distância. Verifica-se desde solos rasos e pedregosos, associados à imagem típica do sertão seco coberto por cactáceas, a solos arenosos e profundos que dão lugar às caatingas de areia (Velloso et al., 2002). Em termos geológicos, a Caatinga é separada em dois ambientes: o cristalino – de maior abrangência – e o sedimentar. Há ainda, espalhados pela região, terrenos cárticos, geralmente constituídos de rocha calcária (Moro et al., 2016).

Velloso et al. (2002), propuseram a subdivisão da Caatinga em oito ecorregiões, com base na similaridade da biodiversidade e fatores abióticos, são elas: 1) Complexo de Campo Maior; 2) Complexo Ibiapaba; 3) Depressão Sertaneja Setentrional; 4) Planalto da Borborema; 5) Depressão Sertaneja Meridional; 6) Dunas do São Francisco; 7) Complexo da Chapada Diamantina; e 8) Raso da Catarina.

A Caatinga apresenta uma heterogeneidade marcante com várias fisionomias o que faz dela um ambiente de extrema importância biológica, tornando o cenário atraente para pesquisa, no entanto as espécies neotropicais são pouco estudadas, sendo ainda desconhecidas ou pouco compreendidas acerca de seus aspectos

ecológicos, origem, história evolutiva e manutenção dessa elevada biodiversidade (Antonelli e San-Martin, 2011; Turchetto-Zolet et al., 2013).

A forte sazonalidade do ecossistema Caatinga e de outras FTSS concentra praticamente toda dinâmica de interações seja com herbívoros (Santos et al., 2011; Paula et al., 2011), dispersores, ou polinizadores durante a estação chuvosa, onde há uma maior concentração de recursos vegetais, ou seja maior emissão de folhas (Sena et al., 2017) e flores (Martins et al., 2018; Martins et al., 2020a), e consequentemente frutos (Silva et al., 2018; Poorter et al., 2019; Schulz et al., 2019)

Apesar da água ser um fator limitante (Sousa et al., 2015), a devastação e a fragmentação da Caatinga podem ser considerados como um dos impactos ambientais e de maior relevância para o semiárido brasileiro (Siegmond-Schultze et al., 2018), por se tratar de uma das principais causas de extinção, reduzindo os habitats disponíveis para a fauna e flora locais, e aumentando assim, o grau de isolamento entre as populações, gerando perdas de variabilidade genética. Este desaparecimento da Caatinga tem maior relevância se considerarmos os altos níveis de endemismo da flora e fauna deste ecossistema, haja vista que o desaparecimento destas espécies mesmo antes de serem estudadas, dificulta o entendimento dos processos ecológicos e, consequentemente, de ações para minimizar esses impactos.

Além disso, diante dos cenários das mudanças climáticas globais, as plantas e animais da Caatinga constituem um patrimônio biológico de valor incalculável. Essas espécies estão totalmente adaptadas às condições locais, apresentando estratégias para conviver com a escassez de água, a irregularidade das chuvas, as altas temperaturas (Santos et al., 2014).

A flora da Caatinga desempenha importante papel na relação com a fauna seja como fonte forrageira para animais silvestres e domésticos, ou no fornecimento de néctar, pólen, óleos e resinas para diversos grupos de visitantes (abelhas, borboletas, moscas, besouros, aves e morcegos) (Martins et al., 2018). Os frutos de suas espécies são utilizados como alimento para grandes e pequenos vertebrados e invertebrados. Esses animais utilizam também as espécies da Caatinga como locais de nidificação (Martens et al., 2015).

Como mencionado, a Caatinga é o ecossistema menos estudado entre as regiões fitogeográficas brasileiras e o menos protegido pelas unidades de conservação e proteção integral (Leal et al., 2003; Santos et al., 2011; Koch et al.,

2017). Assim, levando em consideração a importância deste ecossistema como patrimônio natural, a fragmentação do habitat e suas características como diferenças de pluviosidade, alta radiação solar e baixa nebulosidade, além da alta taxa de evaporação e a consequente dessecação do solo ao longo de praticamente todo ano (Trovão et al., 2007; Vico et al., 2015), o estudo destes eventos são fundamentais para a construção de políticas públicas e para a conservação e uso sustentável dos recursos ofertados pelo ecossistema (Siegmund-Schultze et al., 2018). Haja vista que todos estes fatores afetam a estrutura e distribuição das comunidades vegetais, bem como, o padrão e diversidade das interações planta-animal (Méndez-Toribio et al., 2020; Buzzard et al., 2015; Falcão et al., 2017; Fonseca et al., 2018).

Interações multitróficas e a sazonalidade dos fatores bióticos e abióticos

Os organismos de populações vegetais e animais possuem suas individualidades, as quais não se devem apenas às diferenças quanto à fase de desenvolvimento individual, sexo, pool gênico ou ao acaso, mas também, às condições bióticas e abióticas locais (Morais e Almeida, 2004; Lima et al., 2010). As condições características de cada ambiente promovem a seleção e a prevalência de fenótipos mais ajustados ao ambiente nas populações ali presentes (Stebbins, 1970). Todo o processo de crescimento e reprodução das espécies tanto animais quanto vegetais demanda a interação de uma miríade de fatores com o meio, porém, como os vegetais compõem o primeiro nível trófico (produtores), estes são diretamente afetados pelas características edáficas e climáticas locais, muito mais intensamente que os animais (Rodriguez et al., 2016).

Os vegetais como produtores, necessitam para obtenção de seus nutrientes de recursos abióticos como os nutrientes do solo, a água e luz, que por sua vez, são recursos imprescindíveis para o desenvolvimento, crescimento, defesas contra herbivoria e reprodução (Almeida-Cortez, 2005). Os fatores bióticos, como polinizadores, herbívoros, dispersores de sementes, bactérias fixadoras de nitrogênio nas raízes, entre outros, também desempenham um papel importante na vida do vegetal e juntos compõem as interações multitróficas (Del-Claro, 2004). A maioria dos estudos, porém, experimenta, de forma separada, pressões seletivas exercidas simultaneamente por múltiplas interações, como mutualismo e antagonismo, no entanto a polinização, a

herbivoria, a defesa por recursos, e as interações entre presa e predador devem ocorrer simultaneamente em um sistema multitrófico (Martins et al. 2018) (Figura 1)

Assim, as interações multitróficas constituem sistemas onde várias espécies interagem simultaneamente e a evolução dessas interações resulta do desenvolvimento de adaptações cada vez mais sofisticadas, capazes de promover associações como uma forma de sobrevivência dos organismos interagentes (Thompson, 1999; Robinson et al., 2017).

De acordo Putman (1994), embora se possa estudar separadamente cada componente de um sistema, na realidade eles se acham todos interligados, formando a grande cadeia da existência do universo. Num contexto ecológico, é fato que um organismo ou população de uma espécie não ocorre isoladamente. Os indivíduos, na verdade, fazem parte de um sistema complexo e interdependente com outros organismos, de tal maneira que a dinâmica de todos é afetada mutuamente. No entanto, estudar essas cadeias tróficas, constitui-se em um trabalho complexo. Em pesquisas entomológicas o que se observa é o estudo de três pontos dessa teia, geralmente estudos com planta (produtor primário), inseto fitófago (consumidor primário) e a influência dessa interação no predador ou parasitóide (consumidor secundário). Ou seja, estudo de populações em situações experimentais são ainda fragmentadas e simplificadas, nas quais diversas interações podem não estar presentes.

Em ambientes áridos e semiáridos como as FTSS, o estudo das interações multitróficas desempenha um papel fundamental na compreensão dos processos ecológicos que envolvem as espécies, haja vista que seus resultados indicam variações sazonais possivelmente capazes de afetar a abundância e a diversidade das espécies em um determinado ambiente natural (Thompson et al., 2005; Robinson et al., 2017; Martins et al., 2020b, c). Além disso, refletem eventos climáticos cíclicos, tais como as oscilações de temperatura e pluviosidade anuais (Morellato et al., 1989; Morellato et al., 2000). Também indicam variações regionais que distinguem ambientes próximos como, por exemplo, os fragmentos de um mesmo ecossistema regional que podem ser afetados distintamente ao longo do tempo (Markis e Braker, 1994). Tais fatores influenciam as espécies de maneira particular ou ainda com intensidade variada ao longo do tempo e do espaço.

A exemplo da ação conjunta de fatores bióticos e abióticos, Falcão et al. (2015), avaliaram como a irregularidade das chuvas e incidência luminosa em ambientes de Caatinga, limita a disponibilidade de nitrogênio moldando estratégias vegetais e alterando os padrões de interações, além disto estes efeitos assumem uma maior magnitude quando se considera atividades antrópicas como a produção agrícola e a criação extensiva de animais.

Os fatores abióticos interferem diretamente na performance reprodutiva das plantas, afetando consequentemente as interações mutualísticas com polinizadores e dispersores de sementes. De acordo com Rathcke e Lacey (1985), em áreas tropicais com clima sazonal, a maioria das ervas e arbustos floresce na estação chuvosa, ou tem aumento na produção de flores nesta estação, o que favorece para uma maior abundância e melhor performance dos polinizadores (Carvalho e Oliveira, 2003; Mantovani et al., 2003; Munhoz e Felfili, 2005), sendo que a precipitação pluviométrica é o fator mais importante que influencia na extensão do nicho polínico de abelhas (Oliveira et al., 2009). Guedes et al. (2011), observou déficit de polinização durante a estação seca em área de Caatinga em espécies arbóreas nativas no sertão da Paraíba, enquanto Martins et al. (2020), para a mesma área, registraram uma redução significativa no número de visitas durante a estação seca em uma espécie perene da família Convolvulaceae. Estes resultados podem ser afetados não só por aspectos da fenologia como a disponibilidade floral, que por sua vez, influencia a quantidade e qualidade dos voláteis florais emitidos pelas flores durante as estações seca e chuvosa (Schiestl, 2014). As abelhas, por exemplo, são capazes de perceber compostos produzidos por flores e conseguem discriminar as diferentes proporções dos constituintes produzidos por diferentes plantas (Wright et al., 2005). Estudos desta natureza podem apontar os efeitos das mudanças climáticas sobre o desempenho reprodutivo de plantas da Caatinga.

Ainda a respeito das interações mutualísticas, os fatores bióticos e abióticos contribuem para determinar a habilidade das plantas dispersarem sementes e, portanto, atuariam como fatores de seleção sobre essa etapa em seu ciclo de vida (Rodríguez-Riaño et al., 2019). Supõe-se que nos ecossistemas com pluviosidade elevada e bem distribuída ao longo do ano, ocorre predomínio de plantas dispersas por vertebrados e, à medida que aumenta o grau de sazonalidade e diminui a precipitação, os ambientes tornam-se mais secos e os vetores abióticos, tais como o vento

e a gravidade, vão ganhando importância (Griz et al., 2002). Apesar disso, dentre os invertebrados, as formigas desempenham nas FTSS um importante papel como dispersor secundário de sementes.

Nesta perspectiva, Leal et al. (2007), estudaram a dispersão por sementes na Caatinga e observaram que a família Euphorbiaceae é a que possui o maior número de espécies cujas sementes são manipuladas por formigas. Neves e Viana (2008), relataram que através desse processo de dispersão, as sementes são lançadas a curtas distâncias, aumentando a densidade próxima à planta-mãe, o que reduz a possibilidade de colonização de novas áreas na ausência de dispersores secundários.

Apesar dos esforços por parte dos ecólogos em avaliar o papel dos dispersores secundários na propagação de espécies vegetais da Caatinga, algumas questões ainda precisam ser avaliadas em estudos futuros, por exemplo: Como a identidade de formigas é afetada pela sazonalidade e, portanto, como isso se reflete no forrageamento das sementes durante a estação seca e chuvosa? Existe especificidade entre as espécies de formigas no modo de manipulação das sementes? Existe sincronia entre a fenofase de frutificação de certas espécies com o recrutamento de formigas? Estas interações são condicionais, onde as vantagens e desvantagens podem ser alteradas e completamente influenciadas por outros fatores bióticos e abióticos?

As interações antagonistas dentro do contexto de interações planta-artrópodes também são completamente influenciadas pela sazonalidade climática das FTSS, a exemplo deste tipo de interação abordaremos aqui a herbivoria. Del-Claro (2004a) cita que a grande diversidade de espécies vegetais característica das comunidades tropicais, tem sido atribuída a padrões espaciais de mortalidade de sementes e plantas jovens, resultante da ação de herbívoros (Del-Claro, 2004a; Tavares et al. 2016; Schulz et al. 2019). Assim a herbivoria pode desempenhar um importante papel na dinâmica populacional de plantas, provocando um incremento na taxa de mortalidade das espécies ou uma alteração nas relações competitivas entre as espécies (Ehrlén, 1995).

Segundo Coley e Barone (1996), os herbívoros normalmente selecionam as partes das plantas que apresentam estruturas compostas por celulose e açúcares, consumindo preferencialmente as folhas jovens e as flores. Deste modo, uma pressão intensa de herbivoria pode consumir uma elevada proporção de tecidos fotossintéticos. Além

disso, uma intensa herbivoria das partes reprodutivas pode prejudicar a fecundação e o desenvolvimento de frutos e sementes. Logo, a herbivoria pode afetar o crescimento, desenvolvimento e recrutamento das plantas (Del-Claro e Oliveira, 2000).

Todos esses fatores abióticos interferem na reprodução das plantas, que envolve direta e indiretamente muitos aspectos relacionados à sua ecologia e aos fatores bióticos, como o estado nutricional dos indivíduos (Kennedy et al., 1992). Atualmente estudos desta natureza vêm sendo realizados em área de Caatinga. Entre os aspectos estudados, alguns autores avaliaram estratégias adotadas por plantas da Caatinga em meio a pressão da herbivoria (Fernandes et al., 2012; Schulz et al., 2019; Silva et al., 2018; Santos et al., 2017). Já Martins et al. (2018), avaliaram como a sazonalidade afeta a distribuição temporal dos recursos vegetais e as implicações para a riqueza e abundância de herbívoros em uma área de Caatinga na Paraíba, Brasil. Além destes, outros autores avaliaram como o estresse hídrico (Leal et al., 2020) e nutricional afetam as estratégias de defesas anti-herbivoria (Aquino et al., 2017), e o papel de todos estes fatores em um cenário de regeneração florestal (Cabral et al., 2013; Poorter et al., 2019).

A respeito das defesas contra herbivoria, que serão tratadas com mais profundidade nos tópicos seguintes, Denslow et al. (1987), observaram em três espécies do gênero *Piper* (Piperaceae) e três do gênero *Miconia* (Melastomataceae), num experimento com manipulação de solo, que o aumento do nível de nutrientes disponíveis levou a um aumento na produção de compostos fenólicos em cinco das seis espécies que estudou. Gershenson (1984), notou que parte da variação intraespecífica no dano foliar está associada à presença de compostos químicos secundários, diretamente dependentes dos nutrientes presentes no solo. Vários autores (Gullan e Cranston, 2007; Eldridge et al., 2017; Dong et al., 2019), demonstraram que fatores como condições nutricionais e estresse hídrico podem proporcionar alterações na qualidade de plantas, afetando a palatabilidade e até mesmo o desenvolvimento dos artrópodes (Kerpel et al., 2006). Assim plantas sob estresse hídrico ou nutricional são consideradas mais susceptíveis ao ataque por herbívoros por possuírem maior disponibilidade de nitrogênio solúvel e menor concentração de compostos de defesa (White, 1984).

Dentro de um cenário multitrófico, existem ainda os efeitos de um nível trófico sobre o outro,

como por exemplo, as relações entre mutualistas condicionais que se destacam as interações planta-formigas, que podem estar associadas a outras espécies animais em dois, três ou mais níveis tróficos, as plantas podem oferecer local para nidificação (domácias, ramos ociosos ou mortos) ou alimento (nectários extraflorais, corpúsculos nutritivos ou exudações) (Janzen, 1966).

Na Caatinga, alguns trabalhos têm sido realizados a fim de compreender o papel das formigas associadas a Nectários extraflorais sobre a proteção contra herbívoros, e os fatores que levam a mudanças destes resultados (Martins et al., 2020b). Além disso, Martins et al. (2020c) avaliaram como a sazonalidade dos fatores bióticos e abióticos em área de Caatinga alteram os resultados de proteção das plantas por formigas associadas a Nectários Extraflorais, os efeitos destas alterações sobre o índice de herbivoria e sobre a taxa de frutificação da planta.

Os resultados desta interação dependem de uma miríade de fatores como a identidade e abundância das formigas, a qualidade e quantidade do néctar extrafloral, a estratégia de forrageamento e recrutamento das formigas e a identidade e comportamento dos herbívoros (Apple e Feener Jr., 2001; Bächtold et al., 2014; Paz et al., 2016; Martins et al., 2020b), e todos estes fatores são fortemente influenciados pela sazonalidade dos índices de precipitações pluviométricas em Florestas Tropicais Secas (Silva e Del-Claro, 2014).

Desta forma o estudo das interações multitróficas associados a sazonalidade de fatores bióticos e abióticos desempenha papel fundamental na compreensão dos processos ecológicos que envolvem as espécies. A FTSS da América do Sul é o bioma menos estudado neste continente, principalmente quanto as interações entre plantas e artropodofauna associada. Porém, apesar de nos últimos anos terem focado esforços em tentar desvendar os diferentes aspectos da ecologia inseto-planta (Silva e Del-Claro, 2014), muito ainda resta a ser investigado no ecossistema Caatinga, principalmente no que diz respeito aos fatores que levam a variações nos papéis dos organismos que compõem estas interações (Leal et al., 2018; Martins et al., 2020 a, b, c).

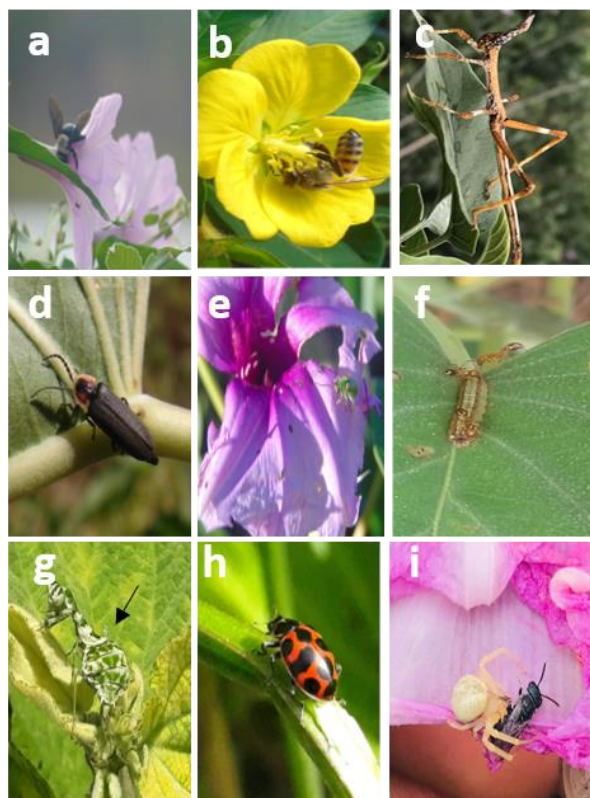


Figura 1. Interações multitróficas no ecossistema Caatinga, Paraíba, Brasil. a) Flor de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* sendo visitada pela abelha *Xylocopa frontalis*; b) Espécie de Turneraceae sendo visitada por *Apis mellifera*; c) Folha de *I. carnea* subs. *fistulosa* sendo herbivorada por um Phasmatodea; d) Coleoptera Chantariidae forrageando Néctar Extrafloral em *I. carnea* subs. *fistulosa* e) Florivoria em *I. carnea* subs. *fistulosa* por *Diabrotica speciosa*; f) Mirmecofilia entre formigas do gênero *Solepsis* e larvas de Lepidoptera da família Lycaenidae; g) Mantodea (predador) forrageando camuflado (seta) em uma Euphorbiaceae; h) *Coleomegilla maculata* (predador) forrageando em *I. carnea* subs. *fistulosa*; i) Aranha da família Thomisidae predando abelha polinizadora em *I. carnea* subs. *fistulosa*.

A importância da entomofilia na Caatinga: Polinização biótica

Plantas com flores são recursos extremamente ricos na natureza, atraindo simultaneamente uma grande variedade de organismos tanto mutualistas (e.g. polinizadores e dispersores) quanto antagonistas, como herbívoros (Karban e Baldwin, 1997; Alves-dos-Santos et al., 2016; Antiqueira e Romero, 2016; Martins et al., 2018), enfrentando assim um trade-off na

atratividade destes organismos (Galen, 1999; Cariveau et al., 2004).

A interação entre flores e seus polinizadores é um processo ecologicamente importante por se tratar de um mecanismo essencial para que a reprodução sexual cruzada ocorra. Essas interações afetam uma variedade de processos ecológicos e evolutivos (Silva et al., 2018; Paz et al., 2016), e são cruciais para o funcionamento dos ecossistemas terrestres (Kevan, 1999). Este é o tipo de interação planta-animal mais bem estudado na Caatinga e o conhecimento disponível já permite uma visão geral desse processo. Diversos vetores de polinização já foram documentados na Caatinga, distribuídos em cerca de 13 sistemas de polinização, dentre este, polinização abiótica como vento, bem como polinização biótica realizada por vertebrados representada por vetores como morcegos, beija-flores, lagartos e mamíferos não-voadores. A polinização biótica na Caatinga pode ainda ser realizada por invertebrados como formigas, abelhas, besouros, borboletas, mariposas, esfingídeos, vespas, moscas (Griz e Machado, 2001).

Ao estudar os sistemas de polinização da Caatinga, Machado e Lopes (2004), encontraram predomínio da entomofilia (polinização por insetos), onde 61,7% destas plantas eram melitófilas (polinizadas por abelhas). Neste mesmo trabalho registraram-se vários recursos florais apresentados por espécies vegetais da Caatinga (néctar, pólen, óleo, resina), sendo o néctar o mais frequente, ocorrendo em 71,5% das espécies estudadas. Vale ainda ressaltar que, apesar de Machado et al. (2006) terem encontrado índice de 83% para o hermafroditismo, a maioria das espécies são auto incompatíveis (61,5%), necessitando assim dos serviços de polinizadores para se reproduzirem. Lavor e Ramos (2016) identificaram em uma área de Caatinga um conjunto de parâmetros florais e usaram para determinar as suas respectivas síndromes de polinização. A entomofilia foi o sistema de polinização mais frequente, ocorrendo em 76,12% das espécies, seguida pela ornitofilia (17,91%) e quiropterofilia (5,97%). A melitofilia prevaleceu em 52,24% das espécies entomófilas, assim como no trabalho de Machado e Lopes (2004), porém, também corroborando com os padrões encontrados por Bawa et al. (1985) em floresta úmida, Gomes e Quirino (2016) na Caatinga, Kirmse et al., (2018) no Cerrado, e Kang e Bawa (2003) em uma Floresta seca.

Entre os mais variados grupos de polinizadores, abelhas são os principais prestadores desse serviço para as angiospermas (Faegri e Van Der Pijl, 2013). No mundo existem aproximadamente 20.000 espécies de abelhas (Michener, 2000) e cerca de 3.000 delas são encontradas no Brasil (Silveira et al., 2002). Elas constituem um grupo bastante importante dentre os polinizadores, sendo consideradas como os principais animais vetores de pólen em todos os ecossistemas tropicais, chegando a polinizar cerca de 30 a 70% das Angiospermas (Machado e Lopes 2006 para revisão). Zanella (2000), compilou as informações existentes sobre a diversidade de abelhas na Caatinga e encontrou um total de 187 espécies, das quais 32% são endêmicas desta região. As abelhas constituem o grupo animal melhor adaptado à visita das flores (Faegri e Pijl, 1979).

De acordo com Zanella e Martins (2003), de modo geral, um dos fatores que levam ao elevado índice da síndrome melitofilia é que as abelhas necessitam diretamente de plantas com flores para obter recursos alimentares, além de outros recursos utilizados na construção das colmeias. Durante as visitas, as abelhas podem utilizar vários recursos florais, como pólen, néctar, resina e até mesmo óleo (Roubik, 1993). O pólen e o néctar consistem em fontes proteínas, carboidratos, vitaminas, sais minerais e gorduras, fornecendo uma dieta completa durante todas as fases de desenvolvimento das abelhas, sendo a base da nutrição destes insetos (Wnson et al., 1997; Melo Nascimento et al., 2019).

Adaptações florais morfológicas e fisiológicas foram selecionadas ao longo da evolução de modo a atrair diferentes animais capazes de transportar o pólen (Brocu et al., 2020), tais adaptações facilitam a localização da planta e o acesso ao recurso floral, bem como o transporte do pólen, aumentando assim a eficiência da polinização e otimizando a reprodução (Stebbins, 1980). Uma grande parte da biomassa floral é reservada para estruturas de atração, como as pétalas e o néctar (Pleasants e Chaplin, 1983). Características, como o odor, facilitam a localização da planta (Williams, 1983; Dobson et al., 1987). Já a estrutura da inflorescência influencia a estratégia de forrageamento do visitante (Schemske, 1980).

Os sistemas de polinização estudados na Caatinga demonstram que, apesar das restrições climáticas, há uma diversificação no conjunto de características morfológicas e de recursos florais, que possibilita uma heterogeneidade de

polinizadores para a região estudada. Esses dados são importantes para aprimorar o conhecimento das interações existentes entre plantas e animais da Caatinga, sendo essas relações consideradas fundamentais para a compreensão da estrutura e da dinâmica das comunidades, constituindo, assim, importantes ferramentas para a conservação do ecossistema (Lavor e Ramos, 2016)

Herbivoria e Florivoria: interações antagonistas

A herbivoria é o consumo de diferentes partes das plantas, principalmente as folhas, por vertebrados ou invertebrados (Silva et al., 2012). Além da herbivoria foliar, as plantas recebem danos em outros tecidos, como sementes (Louda, 1983; Cariveau et al., 2004), raízes (Blossey e Hunt-Joshi, 2003; Hladun e Adler, 2009) e flores (Krupnick e Weis, 1999; Wolfe, 2002; Mc Ceall e Irwin, 2006; Mc Ceall, 2008; Oguro e Sakai, 2009). Esta importante interação pode desempenhar papel na dinâmica populacional de plantas, provocando um incremento na taxa de mortalidade das espécies ou alterando as relações competitivas entre as espécies (Price et al., 2012; Gorden e Adler, 2016).

Os insetos representam a principal fonte de consumo da produção vegetal primária terrestre, e constituem aproximadamente 80% da vida animal conhecida (Del-Claro e Torezan-Silingardi, 2012). Por apresentarem hábito herbívoro em pelo menos uma fase de suas vidas, desempenham um papel ecológico importante, e podem atuar como predadores, parasitoides, polinizadores, fitófagos, entre outros (Edwards e Wratten, 1981). O nitrogênio do tecido foliar é o mediador desta interação, sendo essencial para a nutrição dos insetos herbívoros, indispensável para o metabolismo, crescimento e consequentes alterações a nível de população, além de ser um fator limitante para este grupo animal, sendo um elemento de grande importância para esses consumidores (Mattson, 1980; Throop e Lerdau, 2004).

A alta diversidade e biomassa de insetos herbívoros os consolidam como os organismos que mais impactam a vegetação (Barbosa et al., 2005). Há estudos que indicam que insetos herbívoros chegam a restringir e até diminuir o sucesso reprodutivo vegetal (Maron e Gardner, 2000; Zvereva e Kozlov, 2001; Silva, 2009), outros sugerem que os insetos podem influenciar na evolução e na distribuição espacial (Barbosa et al., 2005; Dukes et al., 2009).

Herrera (2002) e Sevegnoni (2007) calculam que cerca de 18% da biomassa vegetal terrestre é consumida por insetos herbívoros. Variações nas condições ambientais macro- ou microclimáticas, nutrientes do solo, qualidade da planta e consequente disponibilidade de recursos e inimigos naturais afetam as taxas de herbivoria sobre a flora (Coley, 1980; Wolda, 1988; Danks, 2002; Pinheiro et al., 2002; Stiling e Moon, 2005).

A herbivoria, além de se configurar como uma das interações mais dominantes nos ambientes terrestres, é também responsável por grandes impactos em nível individual e de comunidade, afetando a sobrevivência e crescimento de plantas, e a regeneração da floresta como um todo, atuando em distintas escalas de tempo (Forister et al., 2015). Em virtude destes fatores citados, é previsível, por outro lado que, uma grande variedade de estratégias de defesas tenha evoluído em espécies vegetais, a fim de minimizar ou cessar o ataque por parte dos herbívoros (Koslov et al., 2015; González-Esquivel et al., 2019). Essa contínua interação entre plantas e herbívoros acabam por gerar uma coevolução, onde as espécies vegetais desenvolvem uma variedade de defensivos a fim de reduzir o impacto sofrido pela herbivoria, e os insetos herbívoros adquirem características para burlar tais defesas, o que ficou conhecido como uma intensa “corrida armamentista” (Karban e Agrawal, 2002; Maron; Agrawal e Schemske, 2019).

Os insetos herbívoros pertencem a distintos grupos com diferentes formas de alimentação que por sua vez, respondem distintamente a qualidade do hospedeiro e do ambiente (Fernandes e Price, 1988; Weis e Berenbaum 1989; Ribeiro et al. 1998). Assim, variações de fatores abióticos como a disponibilidade de água (White, 1969; Hahn e Maron, 2018) e nutrientes do solo (Coley et al., 1985) irão afetar a qualidade da planta que pode estender seus efeitos para os níveis tróficos seguintes (Cortina et al., 2013). Descrever a intensidade das interações entre e dentro dos níveis tróficos é imprescindível para compreender os padrões de distribuição das espécies e estabelecer estratégias para a conservação dos recursos naturais (Basset et al., 2003).

No Brasil, estudos desta natureza têm focado em questões amplas, porém em ecossistema de Cerrado, Mata Atlântica e Floresta Amazônica (Myers et al., 2000). Estudos que enfocam padrões de distribuição de insetos herbívoros, e os fatores que levam a associação a um hospedeiro particular entre habitats ainda são

escassos (Fernandes e Price, 1992; Ribeiro et al., 1998; Cuevas-Reyes et al., 2004). E quando se trata de FTSS estes estudos são ainda mais necessários em virtude das poucas informações existentes.

A herbivoria gera impactos tanto em nível individual quanto de comunidade e em diferentes escalas de tempo (Coley, 1983; Lopeset al. 2011; Fonseca et al., 2018). Nas plantas, os efeitos negativos da herbivoria são muitas vezes percebidos no seu crescimento e capacidade reprodutiva, reduzindo a habilidade competitiva e assim implicando inclusive, na regeneração florestal (Agrawal et al., 2018), aspecto de extrema importância para o ecossistema Caatinga, haja vista que possui amplas áreas em processo de regeneração em virtude das atividades antrópicas, de uso de madeira e criação extensiva de caprinos (Schulz et al., 2018).

Na Caatinga, estudos sobre herbivoria foliar focados na resposta de insetos herbívoros aos estresses abióticos do ambiente já têm sido bem documentados (Fernandes et al., 2012; Coelho et al., 2012; Ribeiro et al., 2013; Neves et al., 2014; Leal et al., 2018; Martins et al., 2020b). Efeitos da estrutura da vegetação sobre comunidades de herbívoros em escalas locais e regionais também têm sido reportados (Novotny et al., 2007; Neves et al., 2014; Silva et al., 2017; Sousa-Souto et al., 2014).

Martins et al. (2018b) em área de Caatinga, demonstraram maior abundância de insetos herbívoros de vida livre durante a estação seca. Silva et al (2011), observaram grande abundância de insetos no início do período chuvoso para diferentes ordens, mostrando um pico de atividade imediatamente após as primeiras chuvas, e resultados similares foram encontrados por outros autores em outros ecossistemas com sazonalidade marcada (Pinheiro et al., 2002; Silva et al., 2011; Oliveira e Frizzas, 2008).

Alguns estudos já mostraram que a diversidade de herbívoros de vida livre durante a estação seca é baixa em FTSS como a Caatinga, sobretudo devido às características físicas das plantas (esclerofilia, altos níveis de polifenóis e baixo teor nutricional) e climáticas (períodos de secas longas e severas) (Ribeiro e Fernandes, 2000; Fernandes et al., 2012; Aquino et al., 2017). Por isso, a estação chuvosa é o período mais favorável para o desenvolvimento desses insetos herbívoros, que tem pico de atividade até a primeira metade desse período, resultado de uma maior palatabilidade das folhas, diminuição de inimigos naturais e menor conteúdo de fenólicos (Boege,

2005; Pezzini et al., 2008; Gely et al., 2020) que será melhor debatido no tópico de defesas vegetais.

Martins et al. (2020b), demonstraram na Caatinga, que, durante a estação seca, plantas não caducifólias podem suportar baixa riqueza de espécies de herbívoros e alta abundância, algumas vezes com números superiores ao do período chuvoso. Nesta situação, as plantas podem enfrentar maiores perdas foliares durante a estação seca, devido a ocorrência de espécies competitivamente superiores e até especialistas como por exemplo, coleópteros cassidíneos da família Chrysomellidae. Estes resultados mostram como as condições abióticas na Caatinga moldam a estrutura das comunidades e os padrões de interações planta-animal.

Dentro do contexto de herbivoria, a florivoria envolve a perda de tecidos florais ou órgãos reprodutivos (McCall e Irwin, 2006; McCall, 2008) e é ainda menos documentada que a herbivoria, não existindo ainda dados suficientes para gerar padrões de ocorrência e níveis de dano.

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

Entretanto, mesmo com a documentada importância da florivoria e herbivoria para as interações inseto-planta ainda não existe um consenso a respeito da quantidade de biomassa vegetal que é perdida para os insetos através dessas interações. A herbivoria, apesar de ser um processo potencialmente determinante para a distribuição e performance de plantas, permanece amplamente

pouco documentada. Uma das primeiras tentativas de revisar globalmente os níveis de herbivoria em plantas sugeriu que herbívoros removem em torno de 7,0% de área foliar em plantas da região temperada e 11,0% das plantas nos trópicos (Coley e Barone, 1996). Metcalfe et al. (2014), fizeram uma revisão nesses números avaliando os principais ecossistemas terrestres e encontraram uma remoção em torno de 7,0% de área foliar, mas os dados das regiões tropicais e temperadas foram agrupados nessa revisão. Na revisão mais recente e mais inclusiva, Kozlov et al. (2015a), compilaram estudos publicados, além de dados coletados fazendo uso de protocolo padrão em gradientes latitudinais com 950 espécies botânicas. Estes autores encontraram perda foliar para herbivoria por insetos em torno de 7,5% para dados publicados e 4,73% para dados coletados.

Apesar dos florívoros serem tão comuns em sistemas naturais quanto os herbívoros e, apesar da florivoria poder inclusive ultrapassar a herbivoria em forma, magnitude e impacto, poucos estudos até agora estimaram a quantidade de tecido floral que é perdido por insetos florívoros (Strauss et al., 2004; Oguro e Sakai, 2014), não permitindo nenhuma generalização nesse momento. Alguns estudos sugerem que a herbivoria e florivoria podem estar relacionadas (McCall et al., 2018), uma vez que a herbivoria pode induzir resistência das flores para a florivoria, ou quando os herbívoros podem se tornar florívoros à medida que a planta cresce. Os estudos publicados até agora sobre o funcionamento destas duas interações antagonísticas entre insetos e plantas e simultâneas, analisaram apenas as mudanças que uma pode exercer sobre a química defensiva da outra e, nenhum estudo comparou ainda se de fato essas mudanças influenciam as porcentagens de florivoria e herbivoria para uma mesma espécie vegetal, deixando uma imensa lacuna a respeito dos efeitos combinados dessas interações (Oguro e Sakai, 2014; Abdalsamee e Müller, 2015; West e Louda, 2018; Boyer et al., 2016; McCall et al., 2018).

A Hipótese da Defesa Ótima (Stamp, 2003) sugere que os tecidos vegetais mais valiosos para o fitness das plantas seriam mais bem defendidos e, dessa forma, as estruturas reprodutivas e folhas jovens seriam muito menos propensas a sofrerem perdas de biomassa por insetos do que outras estruturas como raízes, caules e folhas maduras (Ribeiro e Fernandes, 2000; Strauss et al., 2004; Schaffner et al., 2011, Gorden e Adler, 2016; Godschalx et al., 2016). Esta teoria foi testada diversas vezes do ponto de vista da

química constitutiva dos tecidos foliares e florais Almeida-Cortez et al., 2003), mas, sua aplicabilidade prática – a quantidade de cada tipo de tecido que é efetivamente perdido para insetos – foi testada em alguns poucos estudos em espécies de plantas da região temperada, e, a maioria destes estudos, avaliou as perdas por herbivoria e florivoria para apenas uma espécie ou um pequeno grupo de espécies relacionadas e não a comunidades vegetais em geral (Godschalx et al. 2016; Gorden e Adler, 2016; Boyer et al. 2016; McCall et al., 2018). Desta forma, apesar do que foi proposto pela teoria da defesa ótima, ainda não existe um consenso sobre qual dos dois tecidos, flor ou folha, é mais consumido por herbívoros e florívoros. A florivoria e a herbivoria podem estar inversamente relacionadas, como proposto pela Teoria da Defesa Ótima e quando a própria herbivoria induz a produção de flores com maiores concentrações de defesa (McCall e Irwin, 2006; McCall, 2008), ou diretamente relacionadas, se os herbívoros forem generalistas em suas preferências e se alimentarem tanto da flor quanto da folha. Mas o pouco que se sabe sobre o funcionamento dessa interação ainda não permite chegar a nenhuma conclusão (McCall e Irwin, 2006; Kozlov et al., 2015a, b).

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

Outra teoria que tem sido largamente usada a fim de se buscar generalizações sobre a frequência de herbivoria e florivoria é a Teoria da aparência de plantas proposta por Feeny (1976) que prediz que plantas lenhosas, aquelas com maior porte e mais aparentes – as árvores, por exemplo – podem ser localizadas mais facilmente por insetos herbívoros, ao contrário de plantas menos aparentes e de vida curta – como – arbustos e lianas (Feeny, 1976; Ribeiro e Fernandes, 2000; Kozlov et al., 2015b). Ainda, a durabilidade das folhas nas plantas pode torná-las mais ou menos aparentes devido à constância do recurso alimentar para herbívoros e, dessa forma, plantas decíduas em

comparação com plantas perenes podem experimentar uma menor perda de biomassa vegetal (Givnish, 2002; Pringle et al., 2011).

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

Por fim, a área foliar específica (SLA) – a razão entre a área da folha e sua massa seca – vem sendo apontada em diversos estudos como um bom preditor da taxa de crescimento das plantas e/ou da sua taxa fotossintética (Cornelissen et al., 2003; Kozlov, et. al., 2015b). Acredita-se que valores baixos de SLA indiquem alto investimento das espécies em defesas nas folhas e, portanto, espera-se que plantas com SLA pequeno sejam menos atrativas e menos consumidas por herbívoros e, vice-versa (Ribeiro e Brown, 1999, Cornelissen et al., 2003; Wright et al., 2004). A região tropical e, principalmente o Brasil, é uma das mais ricas em diversidade de espécies de plantas (46.097 espécies, Zappi et al., 2015) e insetos (cerca de 90.000 espécies, Rafael et al., 2009), mas é ainda muito pouco representada em estudos mecanísticos sobre os padrões de herbivoria e florivoria, impedindo a generalização da ocorrência e implicações dessas interações nesta região.

Apesar de muitos estudos indicarem que a herbivoria seja capaz de induzir a produção de flores mais resistentes e assim reduzir os níveis de florivoria, os resultados de McCall et al. (2018) indicam que as duas interações não estão relacionadas para algumas espécies de plantas, de modo que a florivoria e a herbivoria podem ocorrer de maneira independente, e dependem de alguns fatores. Segundo Coley e Barone (1996), os herbívoros normalmente selecionam as partes das plantas que apresentam estruturas compostas por celulose e açúcares, consumindo preferencialmente as folhas jovens e as flores. Deste modo, uma pressão intensa de herbivoria pode consumir uma elevada proporção de tecidos fotossintéticos. Além disso, a intensa herbivoria das partes reprodutivas pode prejudicar a fecundação e o desenvolvimento de frutos e sementes. Logo, a herbivoria pode afetar o crescimento, desenvolvimento e recrutamento

das plantas (Del-Claro e Oliveira, 2000) e até mesmo na polinização (Martins et al., 2020a).

Tanto os herbívoros foliares quanto florais podem reduzir a aptidão (Martins et al., 2020a). Os principais efeitos provocados por herbívoros foliares que poderiam interferir na efetividade dos polinizadores são atraso do período de floração (Marquis, 1988), redução do número de flores (Quesada et al., 1995; Juenger e Bergelson, 1997; Lehtilä e Strauss, 1999; Mothershead e Marquis, 2000), decréscimo no tamanho da flor (Strauss et al., 1996; Strauss, 1997; Mothershead e Marquis, 2000) e redução na qualidade ou quantidade da recompensa ao polinizador (Quesada et al., 1995; Strauss et al., 1996; Mothershead e Marquis, 2000).

Efeitos variáveis têm sido detectados em estudos sobre influências de herbivoria foliar sobre a produção de pólen que pode ser reduzida por herbívoros a depender do tempo despendido na alimentação e da intensidade, (Quesada et al., 1995; Ávila-Sahar et al., 2003), podendo não exercer efeito algum (Ávila-Sakar et al., 2003) ou aumentar a produção de pólen nas plantas (Ávila-Sakar e Stephenson, 2006).

Vários estudos mostraram que grande parte da biomassa floral é alocada para estruturas de atração para os polinizadores, como as pétalas e o néctar (Pleasants e Chaplin, 1983). Desse modo, quando a herbivoria ocorre em áreas produtoras de recurso como perfume, néctar, óleos e resinas, ou até mesmo quando as anteras ou o estigma sofrem danos, a qualidade da polinização biótica tende a cair, prejudicando assim a produção de frutos e sementes (Canela e Sazima, 2003).

Desse modo, os efeitos sobre a aptidão das plantas podem ser diretos, através do consumo de toda flor ou partes das flores, afetando a produção de frutos (Bell, 1985), ou indiretos, já que alterações morfológicas causadas por danos nas pétalas, sépalas, pistilo, anteras ou na inflorescência como um todo, podem afetar direta e negativamente a polinização, pois a atração visual fica prejudicada devido a modificação da qualidade e quantidade dos atributos florais importantes para a polinização (Mothershead e Marquis, 2000; Antiqueira e Romero, 2016; Martins et al., 2020a), já que várias espécies de abelhas, que é o principal grupo relacionado à polinização tendem a evitar flores que apresentam pétalas e/ou estames com danos (Krupnick et al., 1999).

Dados de florivoria são escassos (Antiqueira e Romero, 2016). Em área de Caatinga, Martins et al., (2020a) registraram que a perda de atributos florais provocados pela florivoria em diferentes proporções provocam reduções

significativas de visitas de polinizadores efetivos. Porém, quando se trata do ecossistema Caatinga muitas lacunas precisam ainda ser preenchidas. Estudos que relacionem a variação sazonal na qualidade e quantidade dos recursos alimentares para os insetos herbívoros ainda precisam ser realizados.

Adicionalmente, os danos florais podem afetar o comportamento de polinizadores através de estímulos químicos induzidos pelo dano (Halitschke et al., 2011). As substâncias voláteis emitidas pelas flores são em sua grande maioria líquidos lipofílicos com altas pressões de vapor (Shi et al., 2019). Quando estes se encontram livremente difundidos no citoplasma (não conjugados) e sem barreiras para se difundir, podem atravessar as membranas celulares e volatilizar-se na atmosfera circundante da flor, criando o que se denomina: “headspace” floral (Pichersky et al., 2006). Estes voláteis produzidos pelas flores são originados a partir de vias do metabolismo secundário (especializado) de plantas (Ichersky et al., 2006).

Flores podem ser iguais em textura ou cor, mas dificilmente serão iguais na sua composição de odores e pigmentos, devido à grande diversidade de compostos presentes e de sua abundância relativa na constituição do “bouquet” floral (Schlindwein et al., 2014). Os voláteis produzidos pelas flores, sob seleção imposta pelos polinizadores, guiam os insetos até a fonte de néctar ou pólen e são essenciais para que estes consigam discriminar diferentes espécies de plantas, ou até mesmo localizar diferentes flores em uma mesma planta (Dudareva et al., 2005).

Por outro lado, voláteis emitidos por flores danificadas podem alterar o comportamento dos polinizadores (Kessler e Halitschke, 2009; Lucas-Barbosa et al., 2011), repelindo ou mesmo atraindo insetos visitantes florais (Goyret et al., 2007) por alteração na produção de componentes voláteis (VOCs) da flor (Theis et al., 2009). Dependendo das circunstâncias, as plantas podem equalizar a emissão de VOCs, ou seja, produzir compostos ativos para polinizadores e quando houver um ataque, produzir os metabólitos de defesa (Theis et al., 2009). Além disso, as plantas também podem apresentar compostos com função defensiva em seus “bouquets” florais (Camargo et al., 2001).

A herbivoria é responsável por grande parte da riqueza vegetal e complexidade de interações existentes nos sistemas terrestres (Ohgushi, 2005), mesmo assim os efeitos de florivoria são pouco estudados, apesar de algumas pesquisas mostrarem ser relativamente comuns na

natureza (Mccall e Irwin, 2006). Além disso muitos estudos avaliam o papel da simetria na preferência de herbívoros e polinizadores (Antiqueira e Romero, 2016; Salinas-Esquivel et al., 2018) e poucos estudos foram realizados em ambientes tropicais (Ishino et al., 2011). Até o momento o único trabalho realizado no ecossistema Caatinga levando em consideração atributos florais visuais (e.g. corola grande e vistosa, plataforma de pouso e guias de néctar) foi o de Martins et al. (2020a). Existe ainda uma lacuna, no que diz respeito aos voláteis emitidos por flores danificadas decorrente da ação dos herbívoros e suas implicações para atratividade e comportamento de polinizadores, independentemente da perda de simetria floral, essa lacuna dificulta ainda mais a compreensão acerca da pressão exercida pela florivoria sobre a estrutura e dinâmica das comunidades vegetais da Caatinga, bem como dificulta a compreensão dos fatores que envolvem estas interações (planta-herbívoro-polinizador).

O percentual de perdas de tecidos provocados pela herbivoria ou florivoria é influenciado por uma série de fatores que atua em níveis ascendentes e descendentes (Tylianakis e Morris, 2017; Deukeleire et al., 2019). No controle ascendente podemos citar a complexidade do ambiente, mudanças na riqueza, composição e diversidade de plantas, bem como suas estratégias, como também a qualidade e disponibilidade de nutrientes dos tecidos vegetais, irão influenciar a diversidade de insetos herbívoros e a intensidade da herbivoria (Fonseca et al., 2018; González-Esquivel et al., 2019; Martins et al., 2020b). Em nível descendente, a regulação da abundância de herbívoros se dá diretamente por meio dos inimigos naturais (Terborgh, 2015; Moreira et al., 2017; Martins et al., 2020b).

De acordo com Mckey (1974), a atribuição de defesas nas plantas é determinada pelo custo que perdas daquele tecido vão causar na aptidão da espécie. Deste modo, as plantas não são inertes aos ataques sofridos pelos herbívoros e produzem diversos mecanismos de proteção (Fonseca et al., 2018; González-Esquivel et al., 2019), envolvendo, portanto, distintas estratégias (Hernán et al., 2019).

Estratégias das plantas contra herbivoria

Em resposta a pressão exercida pela herbivoria, as plantas desenvolveram estratégias de tolerância que podem ser classificadas em

induzidas, constitutivas ou compensatórias (Soler et al., 2007; Van-Velzen e Etienne, 2015; Ramula et al., 2019)

As estratégias induzidas são expressas somente após o ataque, com atuação direta sobre os herbívoros (Soler et al., 2007). As respostas podem aparecer logo após a injúria, depois de algumas horas, ou apenas na próxima estação de crescimento. Já as estratégias constitutivas consistem em defesas de forma contínua, independente do dano por herbívoros (Melo e Silva-Filho, 2002; Van-Velzen e Etienne, 2015). A estratégia compensatória, por sua vez, envolve uma miríade de mecanismos de tolerância que acabam por minimizar os efeitos negativos da herbivoria sobre o fitness da planta por meio de reconfigurações em suas vias metabólicas, sendo estes mecanismos ainda pouco compreendidos (Fornoni, 2011; Quijano e Medina et al., 2019; Ramula et al., 2019). Apesar disso, estudos recentes mostram que a quantidade ou gravidade dos danos sofridos influenciam a resposta compensatória por parte das plantas, sendo que danos menores são os mais facilmente compensados (Quijano-Medina et al., 2019; Ramula et al., 2019).

Tanto as estratégias induzidas quanto as constitutivas, bem como as compensatórias podem ocorrer de forma conjunta na mesma planta. Do mesmo modo que podem ocorrer de maneira substitutiva, em que plantas com maior resposta induzida alocam menos recursos para as estratégias constitutiva (Rasmann et al., 2015).

As defesas em plantas podem ser classificadas ainda quanto as suas propriedades, em químicas ou físicas (Almeida-Cortez, 2005; Hinman et al., 2019). As defesas físicas referem-se às características morfológicas e/ou estruturais que dificultam a herbivoria ou deposição de ovos por parte dos insetos herbívoros (González-Esquivel et al., 2019). Já as defesas químicas consistem na produção de substâncias secundárias que atuam com diferentes níveis de toxicidade, ou que reduzem a palatabilidade dos tecidos vegetais, e até mesmo a digestibilidade, afetando o crescimento, fecundidade e sobrevivência dos herbívoros (Dourado et al., 2016). E por último, mas não menos importante, as plantas podem ainda apresentar mecanismos de defesas bióticas que está associada à produção de recompensas alimentares, entre as quais corpos de alimentação e nectários extraflorais, os quais atraem parceiros mutualistas que são inimigos naturais dos herbívoros (Heil e Mckey, 2003).

As defesas produzidas pelas plantas envolvem inúmeros fatores, dentre eles os custos do investimento, os benefícios trazidos por essas defesas e os recursos disponíveis nos ambientes (Van-Velzen et al., 2015). Dentre as principais demandas conflitantes citaremos o custo de alocação, quando recursos investidos para o crescimento da planta não estão disponíveis para a produção de tecidos foliares mais duráveis e protegidos contra herbivoria. Em geral, plantas que vivem em ambientes ricos em nutrientes podem produzir folhas com menores custos e reduzido investimento em defesas, por outro lado, em ambientes com recursos mais escassos, o custo de construção da folha pode ser maior, sendo vantajoso o investimento em defesas e o aumento da longevidade foliar (Donovan et al., 2011; Falcão et al., 2017; Funk et al., 2017).

A seguir discutiremos de forma mais detalhadas as defesas físicas, químicas e bióticas, suas implicações e principais resultados encontrados em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas com foco especial no ecossistema Caatinga.

Defesas físicas

As defesas físicas/morfológicas ou mecânicas são adaptações morfológicas da planta que atuam como barreira, e de forma negativa sobre o inseto, diminuindo os riscos de ataques ou oviposição, preservando as plantas de danos mais sérios (Lara, 1991; Lucas et al., 2000; Almeida-Cortez, 2005). Estas adaptações podem ser depósitos cuticulares, epiderme e parede celular espessadas, tricomas e fibras na folha.

A epiderme foliar é revestida por uma camada lipídica denominada cutícula (Edwards e Wratten, 1981). A cutícula atua como barreira impedindo a penetração de fungos e a ação de insetos herbívoros, dificultando a fixação, locomoção e penetração de insetos em tecidos vitais (Edwards e Wratten, 1981; Almeida-Cortez, 2005). A cutícula é formada pela cutina e recoberta pela cera epicuticular, camada mais externa da cutícula vegetal composta por uma mistura complexa de substâncias alifáticas de cadeias longas (*n*-alcanos, ácidos graxos, álcoois, cetonas, aldeídos e ésteres) e de estruturas cíclicas como triterpenoides e flavonoides (Shepherd et al., 1995). As ceras epicuticulares constituem a primeira superfície de contato entre a planta e o meio externo, atuando como interface entre a planta e o meio ambiente (Lichston e Godoy, 2006). É sabido que a cera epicuticular pode inibir ou estimular a oviposição e a alimentação de

insetos herbívoros ou mesmo afetar a adesão e a locomoção desses (Eigenbrode, 1996; Eigenbrode e Jetter, 2002). Neste sentido, Silva et al. (2018), avaliaram em área de Caatinga, como as várias composições de cera epicuticular afeta a infestação de galhas em espécies de *Croton* (Euphorbiaceae), mostrando que um maior teor de ácidos graxos na composição favorece uma maior infestação de galhas para as espécies estudadas.

Anatomicamente, a dureza da folha implica em paredes espessadas e/ou feixes de fibras, lignificadas ou não (Fernandes, 1994; Peeters, 2002). Uma epiderme com textura rígida por deposição de sílica e/ou lignina, é uma barreira mecânica que reduz a oviposição para alguns insetos, a palatabilidade e digestão (Dourado et al., 2016).

Algumas folhas apresentam tricomas. Estes são apêndices epidérmicos que podem ser formados por uma ou mais células, promovendo a proteção do vegetal. Os tricomas consistem em defesas físicas ao dificultar a oviposição e locomoção do herbívoro, além de possuírem substâncias como terpenos, fenóis, alcaloides ou outras substâncias repelentes, seja pelo odor ou sabor (Saasse et al., 2016). Assim comumente existe uma relação inversa entre a densidade de tricomas e proporções de herbivoria. Sendo assim, os tricomas são estruturas adaptativas vantajosas para plantas ambientes áridos e semiáridos com alta incidência de luz, e exposição aos efeitos de ventos, já que uma densa camada de tricomas controla a perda de água pela transpiração (Karabourniotis et al., 1999; Medeiros e Morretes, 1995). Na Caatinga, Barros e Soares (2013), avaliaram o papel destas estruturas na eficiência do uso de água, porém avaliar a eficiência destas estruturas na defesa contra herbivoria ainda surge como uma janela para novas pesquisas. Dourado et al. (2014), avaliaram a presença de tricomas, relacionando com a proporção de herbivoria em plantas de Caatinga, porém a presença de tricomas não afetou de modo significativo a ocorrência de herbivoria.

Outros tipos de defesas físicas são as próprias alterações na anatomia foliar, como por exemplo, a espessura das epidermes e o número de camadas do mesófilo, que contribui para a espessura foliar e dureza dos tecidos vegetais (Edwards e Wratten, 1981). A presença de hipoderme também pode constituir em mais um obstáculo para inibir o ataque dos insetos herbívoros (Correia et al., 2008).

A presença de cristais de oxalato de cálcio pode desempenhar um importante papel contra

herbivoria, devido à sua propriedade irritante (Sunell e Healey, 1979; Pimentel et al., 2011; Franco e Albiero, 2018). Esses cristais podem ocorrer em várias partes da planta, como nas flores, folhas (Sunell e Healey, 1985; Doaigey, 1991; Giordano et al., 2020), caule (Doaigey, 1991), raízes e sementes (Sunell e Healey, 1985).

Estudos sobre características físicas de defesa das plantas contra herbívoros na Caatinga ainda são mais raros (Oliveira et al., 2012; Dourado et al., 2016), mas indicam que defesas físicas são mais comuns/efetivas que defesas químicas. Dourado et al. (2016), avaliaram características físicas de espécies da Caatinga que atuavam como defesas mecânicas contra herbivoria, e os resultados mostraram que a presença de tricomas e espinhos não parecem interferir no consumo por herbívoros. No entanto, as plantas com maiores médias de dureza foliar apresentaram menores proporções de área foliar herbivorada.

De acordo com Dirzo e Boege (2008), em FTSS, a dureza foliar de espécies perenes é geralmente duas vezes maior do que a de espécies decíduas. Deste modo, uma maior dureza foliar em plantas, ou seja, maior deposição cuticular celular, altera a textura das folhas, tornando-as mais rígidas e dificulta a penetração dos aparelhos bucais, bem como a digestão por herbívoros (Lucas et al., 2000; Angelo e Dalmolin, 2007). Adicionalmente, fecha possíveis portas de entradas para patógenos e é uma importante estratégia para diminuir a evapotranspiração em períodos de estresse hídrico (Fürstenberg-Hägg et al., 2013).

A densidade e espessura foliar podem ser considerados caracteres escleromórficos de acordo com Wright e Cannon (2001). O aumento da densidade foliar está associado à proteção da planta contra herbivoria, agindo como barreira para diversos tipos de herbívoros generalistas, resultando em folhas mais rígidas, que reduzem a palatabilidade e nutrição dos tecidos (Chauvin et al., 2018; Coley et al., 2018). Muiruri et al. (2019), avaliando os efeitos da herbivoria a partir de alterações em características foliares da arbórea *Betula pendula*, na Finlândia, indicaram que a espessura das folhas teve significativamente o maior efeito sobre herbívoros, destacando ainda que características físicas foram mais determinantes para as taxas de herbivoria que características nutricionais e químicas (Carmona et al., 2011; Caldwell et al., 2016), corroborando com os resultados encontrados por Dourado et al. (2016) em ecossistema de Caatinga.

Defesas químicas

Quando se trata de defesas químicas, as plantas são ricas em substâncias que, aparentemente, não estão diretamente relacionadas com os processos metabólicos normais da fotossíntese, respiração e crescimento (Edwards e Wratten, 1981). A estas substâncias dá-se o nome de compostos secundários, cujos produtos, embora não necessariamente essenciais para o organismo, garantem vantagens para sua sobrevivência e perpetuação da espécie no planeta (Edwards e Wratten, 1981; Almeida-Cortez, 2005).

Os compostos vegetais secundários podem ser divididos em três grandes classes, com base em sua biossíntese: os compostos nitrogenados, os terpenoides e os fenólicos. Entre os compostos nitrogenados enquadram-se os alcaloides, aminoácidos não-proteicos e glicosídeos cianogênicos. Os terpenoides incluem óleos essenciais, triterpenos, saponinas e glicosídeos cardioativos. Entre os compostos fenólicos estão as ligninas, flavonoides e os taninos (Carvalho et al., 2007).

Durante muito tempo, os metabólitos secundários foram considerados como produtos de excreção do vegetal, sem função definida. Atualmente está confirmado que muitas destas substâncias estão diretamente envolvidas nos mecanismos que permitem o ajuste das plantas ao meio ambiente (Santos, 2004). A coevolução das plantas, insetos, microrganismos e mamíferos conduziu à síntese de metabólitos secundários com função de defesa ou atração. Os metabólitos secundários podem ser encontrados em uma ou mais partes das plantas, e, normalmente, suas concentrações variam com o estágio fenológico (Lara, 1991).

As plantas produzem substâncias de defesa sob duas formas, como substâncias constitutivas que repelem os herbívoros provocando toxicidade direta ou reduzindo a digestibilidade do tecido vegetal, e como substâncias induzidas, sintetizadas em resposta ao dano causado ao tecido pelos herbívoros (Melo e Silva-Filho, 2002). Tais estratégias são capazes de prevenir um aumento do número de herbívoros, embora exista um número reduzido de insetos capazes de se adaptarem a uma determinada espécie vegetal; estas substâncias conferem à planta uma melhor capacidade reprodutiva, uma vez que os tecidos responsáveis pela fotossíntese são conservados (Melo e Silva-Filho, 2002).

A síntese de defesas químicas vegetais é diretamente influenciada por fatores ambientais (abióticos), os quais podem influenciar o perfil de

metabólitos secundários de uma planta. Os principais fatores abióticos que influenciam o teor e composição dos metabólitos de defesa são temperatura, índice pluviométrico, sazonalidade, radiação ultravioleta, composição atmosférica, ritmo circadiano e composição do solo. Os principais fatores bióticos que influenciam a biossíntese dos metabólitos secundários são a idade da planta, o ataque de herbívoros e de fitopatógenos (Gobbo-Neto e Lopes, 2007). Estudos que relacionam fatores abióticos como a temperatura e a radiação ultravioleta com a biossíntese de metabólitos secundários foram conduzidos por Gobbo-Neto e Lopes (2007). Por outro lado, o efeito da sazonalidade na biossíntese de metabólitos secundários envolvidos com a defesa vegetal em FTSS são raros.

A estação do ano para a planta é um fator fundamental na produção de metabólitos secundários. A quantidade e a natureza dos constituintes ativos não são constantes durante o ano. Várias classes de metabólitos secundários apresentam variações sazonais como óleos essenciais, lactonas sesquiterpênicas, flavonoides, cumarinas, saponinas, alcaloides, taninos e ácidos fenólicos (Gobbo-Neto e Lopes, 2007; Southwell e Bourke, 2001). Assim, de modo geral, plantas que sofrem estresse hídrico ou nutricional constituem melhor fonte de alimento do que plantas não-estressadas, pois nestas condições apresentam uma maior disponibilidade de nitrogênio solúvel, disponível para os insetos (White, 1969).

A quantidade de nitrogênio no tecido foliar pode influenciar a ocorrência e a densidade populacional de insetos herbívoros, que podem variar negativamente ou positivamente em relação ao conteúdo de nitrogênio e defesas químicas disponíveis nas folhas consumidas (Boege, 2005).

O conjunto de características químicas e estruturas físicas das folhas vem sendo consideradas peças-chaves na evolução e no papel ecológico da defesa em plantas desde os estudos mais pioneiros (Dethier, 1941; Janzen, 1973). Porém, o papel dessas características na efetividade da defesa vegetal, não pode ser considerado universal (Fonseca et al., 2018; Gonzalez-Esquivel et al., 2019). Alguns autores não encontraram relação geral entre as concentrações de compostos secundários e a suscetibilidade aos herbívoros, apesar de ser uma relação bem conhecida em inúmeros estudos (Poorter et al., 2004; Fürstenberg-Hägg et al., 2013; Aboshi et al., 2018; Coley et al., 2018). Por outro lado, Baobour et al. (2015) citam que, os efeitos das características vegetais sobre os herbívoros, é, também,

influenciado pelo comportamento alimentar e a fisiologia dos mesmos, variando entre eles (Barbour et al., 2015).

De acordo com Van-Velzen e Etienne (2015), a produção de determinado tipo de defesa é resultado dos custos e investimentos, dos benefícios trazidos por aquela defesa específica e da disponibilidade de recursos presentes para o desenvolvimento da estratégia de defesa. A hipótese de disponibilidade dos recursos proposta por Coley et al. (1985) é uma das mais conhecidas e testadas para descrever os padrões de defesa e uso de recursos pelas plantas. A hipótese prediz que o gasto energético para o desenvolvimento de características defensivas é mediado pela taxa de crescimento das plantas, sendo influenciada pelas condições ambientais. No ecossistema Caatinga e em outras FTSS esta hipótese representa uma das demandas conflitantes mais fundamentais mediada pelo espectro de economia da folha (Wright et al., 2004). Assim, espécies em ambientes ricos em nutrientes apresentariam estratégias mais aquisitivas, ou seja, alocando recursos para maiores taxas de crescimento, construção rápida de folhas, ricas em nutrientes e mais palatáveis para os herbívoros. A substituição do tecido foliar perdido, por sua vez, é menos custoso (Coley 1983; Poorter et al., 2004). Por outro lado, espécies conservadoras alocariam mais carbono na construção foliar, investindo em defesas e com o retorno do investimento a longo prazo (Wright et al., 2004; Shipley et al., 2006). Apesar de ser considerada uma importante ferramenta na explicação das distintas estratégias defensivas em diferentes ambientes, alguns estudos têm refutado, total ou parcialmente, essa hipótese, visto que em comunidades naturais de plantas, as demandas conflitantes podem se apresentar de forma mais complexa (Kitajima e Poorter, 2008; Endara e Coley, 2011; Chauvin et al., 2018; Fonseca et al., 2018).

Em floresta tropical seca os trabalhos relacionados ao tema citado, avaliam as mudanças funcionais nas plantas, que por sua vez, também influenciam as interações entre planta e herbívoros (Lohbeck et al., 2013; Buzzard et al., 2016), porém estes trabalhos não avaliam de maneira direta o efeito destas mudanças funcionais nas comunidades de insetos associados às plantas. Assim, a influência por agentes seletivos do ambiente sobre as defesas químicas e herbivoria, já foram relacionados. Entretanto, maior parte dos estudos que abordam tais parâmetros se concentra em florestas tropicais úmidas e em florestas temperadas (Coley e Barone, 1996), e pouco se

sabe da relação entre produção de compostos de defesas, abundância de herbívoros, disponibilidade de água e nutrientes do solo em FTSS como Caatinga (Silva et al., 2009), e como isto afeta a abundância do nível trófico posterior (efeito bottom-up).

Defesas bióticas: Nectários Extraflorais

As plantas podem utilizar como estratégia contra herbivoria as defesas indiretas, ou também chamadas de defesas bióticas. Nessa estratégia, as plantas dependem de inimigos naturais dos herbívoros, em geral, são predadores para influenciar na abundância e no nível de ataque dos herbívoros sobre os tecidos vegetais, agindo como protetores bióticos (Koptur, 2005; Del-Claro e Torezan-Silingardi, 2009).

Nesse contexto, as plantas, ao longo de sua história evolutiva, desenvolveram características para a atração e permanência de visitantes (e.g. formigas e aranhas), tais como, nectários extraflorais (NEFs) e corpúsculos alimentares (como elaiossomos), que servem de alimento (Nahas et al., 2012). Mas também, estruturas como domácias, que servem de local para nidificação, criação dos jovens e abrigo de formigas contra predadores (Rico-Gray e Oliveira, 2007). Algumas plantas ainda podem manter associações com herbívoros trofobiontes, que liberam secreções açucaradas, servindo de fonte de alimento para formigas, que indiretamente protegem as plantas (Del-Claro, 2004; Moreira e Del-Claro, 2005).

Na Caatinga, embora não existam plantas com domácias, plantas com NEFs são muito diversificadas e abundantes nesse ecossistema (Magrin et al., 2014; Leal et al., 2018) e sua interação com formigas parece ser um componente chave da biodiversidade da região (Leal et al., 2018), sendo assim as interações entre plantas e formigas associadas aos nectários extra florais irão mediar nossas discussões neste tópico.

Os NEFs são estruturas produtoras de néctar que, ao contrário de nectários florais, não estão diretamente relacionados à polinização (Heil, 2011; Marazzi et al., 2013a). O néctar extrafloral é secretado por glândulas especializadas (Bentley, 1977). Essa substância pode conter açúcares, aminoácidos, proteínas, lipídios e outros compostos orgânicos (Oliveira e Pie, 1998) que quando comparado ao néctar floral, frequentemente apresenta maior concentração de açúcar (Wäckers, 2005). Plantas com nectários extraflorais são diversas e abundantes em vários ecossistemas (Heil e Mckey, 2003) e atraem grande

diversidade de parceiros mutualistas, podendo ter seu valor adaptativo aumentado (Byk e Del-Claro, 2010).

Em se tratando de associações entre animais e NEFs, as interações entre formigas e plantas têm sido estudadas intensamente nas últimas três décadas (Becerra e Venable, 1989; Santos e Del-Claro, 2001; Vilhena-Potiguara et al., 2012, Martins et al., 2020a). No início desses estudos, muitos pesquisadores afirmaram que formigas atraídas pelos NEFs protegiam a planta, mas falharam em mostrar, experimentalmente, evidências que suportassem tais conclusões (Bentley, 1977). Entretanto, em 1966, Janzen apresentou os primeiros dados experimentais na América Central que demonstraram efetivamente uma relação obrigatória entre *Acacia cornigera* (Fabaceae) L. e *Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith (1877) (Formicidae, Hymenoptera). A planta oferece espaço físico para construção de ninhos (domácias), alimento na forma de corpos proteicos (também conhecidos com corpos Beltianos) e açúcares provenientes dos NEFs em troca de proteção contra herbívoros.

Oliveira et al. (1987) foram os primeiros a apresentar evidências experimentais em plantas com NEFs no Cerrado. Muitos experimentos de exclusão de formigas na região dos trópicos demonstram que as formigas podem de fato beneficiar as plantas reduzindo os impactos da herbivoria (Del Claro et al., 1996; Marazzi et al., 2013a).

Leal et al. (2018) citam que a importância das espécies de formigas para as plantas da Caatinga pode ser observada em três tipos de situações: 1) Os herbívoros são expulsos ou caçados pelas formigas nos ramos e flores, evitando assim a perda de área fotossintetizante e área reprodutiva do vegetal (Bentley, 1977; Martins et al., 2020b). 2) As formigas utilizam os NEFs, oferecidos por várias famílias vegetais (Elias, 1983; Koptur, 1992; Koptur et al., 1998). E 3) As formigas podem utilizar outra fonte alimentar muito interessante, as exsudações oferecidas por outros insetos associados as plantas com NEFs ou não, entre estes, podemos citar homópteros adultos e imaturos, e larvas de Lepidoptera que são mirmecófilas.

Esses insetos são protegidos ativamente por diversas espécies de formigas, as quais constantemente os tocam com suas antenas, antes e depois de coletar as gotas exsudadas por eles (Del-Claro e Oliveira, 1999; Del-Claro e Oliveira, 2000).

Martins et al. (2020b) avaliaram como a magnitude destes benefícios variam temporalmente em ambientes com sazonalidade climática marcada como a Caatinga, mostrando que mutualismos de proteção podem ser condicionais em virtude das mudanças sazonais de fatores abióticos que afetam diretamente os fatores bióticos como abundância e riqueza dos insetos herbívoros (O'dowd e Catchpole, 1983; Del Claro, 2004) e abundância e identidade das formigas (O'dowd e Catchpole, 1983; Rashbrook et al., 1992).

Martins et al. (2020) ainda registraram menores proporções de herbivoria em plantas com maior diversidade de formigas forrageando nos nectários extraflorais durante a estação seca na Caatinga, porém durante a estação chuvosa, a presença de herbívoros mirmecófilos afetou negativamente a proteção das plantas pelas formigas. Estas larvas liberam exsudações muitas vezes mais açucaradas do que o próprio néctar extrafloral, atraindo assim, as formigas para sua proteção.

Bronstein (1998) discute que a presença de outro nível trófico altera as consequências das interações mutualísticas entre plantas e formigas devido às variações na abundância e riqueza desses animais ao longo do tempo, além das variações de comportamento e modos de alimentação entre as diferentes espécies (Marquis e Braker, 1994; Del Claro e Oliveira, 2000). Com isso, as plantas com NEFs normalmente associam-se com guildas de espécies de formigas onívoras que mudam em composição e abundância no tempo e espaço (Bentley, 1976), o que pode comprometer a magnitude dos benefícios recebidos pelo parceiro mutualista (Bronstein, 1998).

Variações similares nos benefícios têm sido encontradas em outros estudos de interações formiga-planta (Falcão et al., 2003; Martins et al., 2020b). Cabe ressaltar que, em alguns casos, o benefício da associação pode também não ser evidenciado (O'dowd e Catchpole, 1983; Rashbrook et al., 1992). O trabalho desenvolvido por O'dowd e Catchpole (1983) não demonstrou evidências significativas de proteção das formigas contra os predadores de sementes em Asteraceae. Os autores discutiram que fatores como a atratividade da secreção dos NEFs, a disponibilidade de recursos alternativos, a densidade e a localização dos ninhos das formigas, as características intrínsecas desses animais, a densidade dos predadores de sementes e os fatores abióticos contribuíram para a variação temporal e espacial da intensidade e fidelidade do atendimento

das formigas às plantas. Com esse trabalho, os autores sugeriram que é inviável a generalização da hipótese de proteção das formigas para todas as plantas com NEFs. Esses resultados foram corroborados por Rashbrook et al. (1992) que também não detectaram efeitos positivos na interação entre formigas e *Pteridium aquilinum* (Polypodiaceae). Nesse caso, os autores sugeriram que a baixa densidade de formigas foi o fator limitante para a ocorrência do mutualismo.

Adicionalmente, apesar da grande maioria dos estudos abordarem os benefícios para a planta há aqueles que indicam o oposto, como os casos em que polinizadores e dispersores de sementes que evitam flores e frutos devido à presença de formigas (Horvitz e Shemske, 1984). Quando se leva em consideração o comportamento agressivo das formigas, associado ao seu hábito carnívoro, somado ao sítio de forrageamento próxima das flores, o patrulhamento de formigas atraídas pelos recursos oferecidos nos NEFs pode afastar potenciais polinizadores (Wagner e Kay, 2002; Heil e Mckey, 2003), por criarem um cenário de risco quando presentes, provocando alterações comportamentais nos visitantes florais (Martins et al., 2020b).

Efeitos indiretos de predadores nas interações planta-artrópodes

Os efeitos de uma espécie sobre outra, mediados por uma terceira espécie são denominados efeitos indiretos (Wootton, 1994). Estes efeitos em cascatas têm importância para a estrutura e produtividade das comunidades ecológicas e, portanto, são muito estudados por ecólogos para elucidar sua prevalência na natureza (Paine, 1980; Polis et al., 2000; Suttle, 2003).

A cascata trófica pode ocorrer quando um predador reduz a abundância de sua presa, tendo repercussão no nível trófico abaixo, de modo que os recursos da própria presa aumentam em abundância. O efeito top-down, quando promovido pelas aranhas ou formigas associadas a NEFs, por exemplo, reduz a abundância de herbívoros resultando em um aumento na produtividade e consequentemente na melhora da aptidão do produtor primário (Romero e Vasconcellos-Neto, 2004).

Além desta visão clássica de predação, em que predadores provocam efeitos em cascata quando consomem suas presas (e.g. efeito indireto mediado pela densidade), outros efeitos transmitidos por predadores seriam de forma não letal, em que, atributos do predador provocam

respostas comportamentais anti-predatórias em suas presas, o que afetaria toda a rede de interações tróficas por ela interligadas (e.g. efeito indireto mediado por atributos da presa) (Schmitz et al., 2000; Werner e Peacor, 2003; Terborgh e Estes, 2010).

Os efeitos da predação podem variar de acordo com o modo de forrageio do predador (e.g. se possuem estratégia do tipo senta-e-espera ou são caçadores ativos), sendo que, predadores que permanecem por longo período sobre determinado sítio (e.g. aranhas Thomisidae) podem exercer maior impacto direto na abundância de polinizadores quando comparado a predadores que vagueiam a longas distâncias (e.g. aves) (Suttle, 2003, Werner e Peacor, 2003). Além disso, a sazonalidade pode afetar o efeito top-down a partir de modificações na necessidade de ingestão de alimentos mais ricos em épocas de seca.

De acordo com Martins et al. (2019), as formigas associadas a nectários extraflorais podem afugentar os polinizadores efetivos em alguns sistemas de polinização na Caatinga, aspectos estes que podem ter um efeito importante sobre o fitness na planta. Isso por que, condições abióticas como a sazonalidade, influenciam pressão de herbivoria, taxas de visitação de formigas ou ambos (La Fuente e Marquis, 1999; Martins et al., 2020a), determinando variações nos custos e benefícios dessas associações para plantas (Di Giusto et al., 2001). Assim, há uma forte condicionalidade nas relações mutualísticas entre formigas e plantas com NEFs (Del-Claro, 2004).

Martins et al. (2020a), registraram, em área de Caatinga, um efeito negativo da interação planta-formiga sobre o fitness de uma espécie de Convolvulaceae. Durante a estação seca as formigas defendiam ativamente o ataque de herbívoros, reduzindo de modo significativo as taxas de herbivoria, em contrapartida, afugentavam os polinizadores de tal maneira que houve um decréscimo no sucesso reprodutivo em relação ao período chuvoso. Os mesmos autores registraram que a identidade das formigas associadas aos NEFs durante as estações seca e chuvosa, eram completamente diferentes.

A presença dos NEFs pode também ser um fator de atração para outros animais, que se beneficiam dos recursos oferecidos pela planta, por exemplo, as aranhas, que maximizam sua eficiência de captura de presas ao colonizar plantas que possuem nectários (Ruhren e Handel, 1999; Nahas et al., 2012).

Associações específicas entre aranhas e plantas são pouco conhecidas, mas há exemplos

que sugerem preferência desses aracnídeos por determinadas características e/ou espécies de plantas. Por exemplo, aranhas do gênero *Peucetia* (Oxyopidae) ocorrem em plantas com tricomas glandulares (Morais Filho e Romero, 2010), provavelmente devido à maior facilidade de capturar presas nessas estruturas. Outro exemplo *Psecas chapoda* (Salticidae) que ocorre quase exclusivamente em *Bromelia balansae* (Bromeliaceae), passando todo o seu ciclo reprodutivo sobre a planta. As folhas da bromélia possuem arquitetura em forma de rosetas, possibilitando locais de proteção contra dessecação e inimigos naturais (Romero e Vasconcellos-Neto, 2005).

Apesar de serem quase exclusivamente carnívoras, alguns estudos têm mostrado que néctar pode ser uma importante fonte de energia para aranhas (Taylor e Pfannenstiel, 2008). Assim, a presença de néctar extrafloral pode mediar interações mutualísticas entre aranhas e plantas (Ruhren e Handel, 1999).

Como predadores extremamente diversos e abundantes que forrageiam na vegetação, aranhas tem o potencial de indiretamente aumentar o valor adaptativo das plantas que visitam, por meio da diminuição de herbívoros e consequentemente, herbivoria. Uma série de estudos demonstram tal efeito benéfico da presença de aranhas em plantas (Romero e Vasconcellos-Neto, 2004). Apesar disso, as aranhas capturam indiscriminadamente qualquer presa que pouse em seu sítio de forrageamento, assim alguns estudos demonstram efeitos negativos da presença desses predadores para plantas. Geralmente nestes casos, as aranhas atacam espécies que mantêm relações mutualísticas com as plantas, como polinizadores ou outros predadores (Romero e Vasconcellos-Neto, 2007).

Os efeitos da predação nas interações bióticas têm sido intensamente debatidos. Entretanto, apenas recentemente tem-se dado maior atenção nos efeitos não-letais dos predadores (Lima, 1998; Werner e Peacor, 2003; Martins et al., 2019; Martins et al., 2020a, b), ou seja, a capacidade de predadores em provocar respostas comportamentais nas presas, resultando em efeitos indiretos para demais níveis tróficos da comunidade (Schmitz et al., 1997; Lima, 1998; Gonçalves-Souza et al., 2008).

O comportamento adaptativo de esquiva (Stoks et al., 2003) exibido pelos polinizadores pode ser exercido devido ao reconhecimento da presença do predador, sendo que este pode ser notado através de caracteres morfológicos

(Gonçalves-Souza et al., 2008), do comportamento de agressividade (Ings e Chittka, 2009), bem como odores químicos (Dicke e Grostal, 2001), fornecendo assim informações decisivas e confiáveis sobre o risco de predação (Lima, 1998). Aranhas da família Thomisidae são tipicamente encontradas forrageando em flores ou folhas de diversas espécies de plantas (Lam e Tan, 2019). Essas aranhas tendem a escolher seu sítio de forrageio baseado na disponibilidade de itens alimentares (Morse e Fritz, 1982; Morse, 1984), sendo que, em sítios ótimos de forrageio elas se alimentam indiscriminadamente de diversos grupos de artrópodes (Agnew e Smith, 1989; Morse, 2007). Martins et al. (2020b) observaram, em área de Caatinga, uma redução significativa de visitas de abelhas em flores de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* com aranhas artificiais, mostrando que as abelhas reconhecem os atributos dos predadores e assim evitam flores com alto risco de predação. Porém, para o mesmo sistema anteriormente falado, as abelhas não são apenas afugentadas, mas são potencialmente predadas por aranhas da família Thomisidae, que durante a espreita faz uma espécie de “toca” na extremidade da pétala floral e se camufla, atacando ativamente o polinizador (Figura 1i) (observação pessoal).

O estudo realizado por Martins et al. (2020b) abordou também a diversidade de aranhas que forrageiam sobre flores na Caatinga, de modo que o inventário de aranhas demonstrou grande diversidade deste grupo de predadores, sendo, portanto, necessário a realização de estudos que avaliem, de forma efetiva, o papel destas aranhas sobre as flores e o custo-benefício desta interação, levando em consideração fatores abióticos, como a sazonalidade, que é uma variável marcante no ecossistema.

Assim predadores do tipo “senta-espera”, que permanecem por longo período sobre determinado sítio (e.g. aranhas Thomisidae e formigas associadas a NEFs) podem exercer maior impacto na abundância e taxa de visita de polinizadores (Suttle, 2003). Além disso, a abundância de aranhas e formigas associadas aos NEFs deve ter relação com a disponibilidade de presas local (e.g. herbívoros), que por sua vez varia sazonalmente conforme a disponibilidade e qualidade de recursos vegetais, e poucos são os estudos que avaliam os efeitos da sazonalidade climática em custos/benefícios destas interações em Florestas Tropicais Secas.

O papel da fenologia nas interações multitróficas

Fenologia é o estudo das fases ou atividades do ciclo de vida de plantas ou animais e sua ocorrência temporal ao longo do ano, contribuindo para o entendimento dos padrões reprodutivos e vegetativos de plantas e animais que delas dependem (Morellato, 1995). Estes estudos são de suma importância para compreensão da complexa dinâmica dos ecossistemas florestais, sendo o conhecimento fenológico escasso e fragmentário nas regiões tropicais (Fournier e Charpentier, 1975), e vem sendo amplamente utilizado como ferramenta em estudos de comunidades, revelando padrões de sazonalidade em espécies vegetais, que são influenciadas pela alternância das estações seca e chuvosa (Pirani e Pedroni, 2009; Lacerda et al., 2018), e, auxiliando na compreensão das interações das entre plantas e guildas de animais que utilizam seus recursos (Gadelha et al., 2017).

A evolução das interações entre animais e plantas pode ser melhor compreendida quando se considera a fenologia dos eventos vegetativos e reprodutivos das plantas (Morellato e Leitão Filho, 1996). O registro da variação das características fenológicas reúne informações sobre a dinâmica das espécies vegetais, permitindo reconhecer as diferentes estratégias de floração e com isso, as formas de organização temporal dos recursos disponíveis para polinizadores, herbívoros e consequentemente predadores (Gentry, 1974; Van Schaik et al., 1993). Os estudos fenológicos também permitem uma melhor compreensão de como esses recursos influenciam na variação temporal dessa fauna interagente (Kubota, 2003).

Na Caatinga, destacam-se dois comportamentos fenológicos nas plantas: caducifólias (precoces e tardias) e sempre-verdes (Lopes et al., 2019). De acordo com as definições propostas por Barbosa et al. (1989), plantas caducifólias precoces perdem as folhas no início do período seco, as caducifólias tardias perdem as folhas gradativamente durante o período seco e as sempre verdes permanecem com suas folhas ao longo do ano. A disponibilidade de água não é o único fator limitante para a fenologia da região, uma vez que, espécies sempre verdes coocorrem com espécies decíduas (Lima e Rodal, 2010), enfrentando ainda os efeitos bióticos das interações.

Em ecossistemas tropicais, a sazonalidade climática, com oscilação típica de temperatura associada, é um fator conhecido pela capacidade de desencadear as fenofases vegetativas e reprodutivas (Wright et al., 2019; Opler et al.,

1976; Borchert, 1999; Torezan-Silingardi e Oliveira, 2004; Lacerda et al., 2018). A queda foliar é concentrada geralmente na estação seca, com a rebrota ocorrendo posteriormente com o início das chuvas (Williams et al., 1997; Pirani et al., 2009; Lacerda et al., 2018). Nesses ambientes, a maioria das plantas floresce na estação seca, época em que as plantas são mais visíveis aos animais devido à queda foliar (Wright et al., 2019), ou no início da estação chuvosa, antes das chuvas mais fortes, que possivelmente danificariam as flores (Wright et al., 2019; Janzen, 1980). Os frutos, quando zoocóricos, geralmente são produzidos nas duas estações, permitindo uma maior oferta de recursos para os frugívoros, e os anemocóricos ou autocóricos, durante a seca, estando mais relacionados às condições ambientais favoráveis para a dispersão dos diásporos (Wright et al., 2019; Levin et al., 2003; Kuhlmann e Ribeiro, 2016).

Porém, de acordo com Silva (2015), nas regiões de clima tropical seco, as características de fenofases acontecem com maior constância na estação chuvosa, sendo as chuvas o fator de contribuição para o desenvolvimento das plantas, pois, as mesmas, precisam de água para o desenvolvimento de suas atividades biológicas. Um dos primeiros estudos de fenologia da Caatinga foi desenvolvido por Pereira et al. (1989) que analisaram a fenologia das espécies melíferas lenhosas e herbáceas no estado do Ceará. Lima (2007) observou que o florescimento de algumas espécies lenhosas ocorreu na estação chuvosa, e outras na estação seca, e que as espécies herbáceas floresceram apenas na estação chuvosa. Esse período também coincide com explosões populacionais das comunidades de artrópodes em todos os níveis tróficos e diferentes guildas (Martins et al., 2018).

O estudo das interações inseto-plantas desempenha um papel fundamental na compreensão dos processos ecológicos que envolvem as espécies, sendo importantes na descrição da estrutura, da organização e da dinâmica das comunidades (Blüthgen et al., 2008; Dáttilo et al., 2016; Dáttilo e Rico-Gray, 2018). Em função dos conhecimentos gerados sobre a fenologia é possível elaborar uma síntese das fenofases tanto vegetativas quanto reprodutivas das espécies perenifólias e decíduas. Tendo esse estudo grande importância para dar subsídio a compreensão da dinâmica das comunidades e populações do ecossistema Caatinga (Barbosa et al., 2003). Neste contexto, os artrópodes são os animais mais diversos e abundantes nos

ecossistemas florestais (Price, 2002; Basset et al., 2012). Desta forma, os mecanismos que organizam as comunidades de artrópodes como a fenologia, por exemplo, devem ser bem compreendidos, especialmente para se preservar estes organismos e gerar hipóteses que possam explicar os processos reguladores e mantenedores da diversidade (Basset et al., 2003)

Fenologia e polinização

Em FTSS a fenologia de floração pode ser determinada por um conjunto de fatores e pela interação entre eles e não somente por restrições climáticas, que funcionariam mais como um gatilho, sinalizando a ocorrência de floração (Oliveira, 2008). A dinâmica de floração implica diretamente na disponibilidade de recursos alimentares utilizados por visitantes florais, como no caso das abelhas, que dependem exclusivamente desses recursos (pólen, néctar, resinas e óleos florais) para sua sobrevivência (Michener, 2000; Minckely e Roulston, 2006). As abelhas utilizam os recursos florais, tanto para a alimentação do adulto, como também para a alimentação da sua cria e construção de seus ninhos (Vogel, 1974; Neff e Simpson, 1981; Simpson e Neff, 1987; Buchmann, 1987; Lokvam e Braddock, 1999). A interação planta-abelha é particularmente importante nos trópicos (Roubik, 1979; Silva et al., 2019; Arroyo et al., 1985; Bawa et al., 1985; Gous et al., 2017). Mesmo em ambientes como Caatinga, existe uma interdependência entre abelhas e plantas, que é resultado da predominância de sistemas alógamos obrigatórios e das próprias limitações fenológicas na disponibilidade de recursos (Silberbauer-Gottsberger e Gottsberger, 1988; Barbosa, 1997; Oliveira e Gibbs, 2000; Barbosa e Sazima, 2008).

Como as abelhas são os principais polinizadores na região (Oliveira e Gibbs, 2002; Barbosa e Sazima, 2008), a disponibilidade de recursos florais utilizados por elas pode ser influenciada por estas características comunitárias gerais. A compreensão desses padrões de floração pode ajudar a explicar a capacidade de suporte do ambiente e as variações comportamentais nas populações das abelhas e de outros grupos de polinizadores na região. A oferta de recursos florais no tempo e no espaço também deve influenciar a distribuição e demografia dos insetos visitantes. Portanto, a composição florística, a distribuição dos sistemas de polinização, a fenologia e a guilda de abelhas podem estar relacionados com base na oferta de recursos florais (Mantovani e Martins,

1988; Batalha et al., 1997; Batalha e Mantovani, 2000; Batalha e Martins, 2004; Oliveira e Gibbs, 2000; Lenza e Klink, 2006; Oliveira, 2008).

Plantas que apresentam sistemas radiculares profundos ou órgãos de reservas, como as espécies arbustivas e arbóreas, podem ser mais independentes das restrições sazonais (Tannus et al., 2006). O ajustamento na fenologia para espécies arbóreas foi bem discutido por Oliveira e Gibbs (1994) e Oliveira (1998, 2008) e estaria mais relacionado a uma interação de fatores, dentre eles, a atividade dos polinizadores (Janzen, 1967; Wright et al., 2019; Oliveira, 1998; Talora e Morellato, 2000), restrições filogenéticas (Kochmer e Handel, 1986) e estratégias diversificadas de alocação de recursos (Sarmiento e Monasterio, 1983).

Outros fatores que estariam envolvidos com a fenologia de floração seriam o período de maturação dos frutos, a ação dos dispersores e o estabelecimento das plântulas (Oliveira, 2008). Contudo, a sazonalidade pode influenciar as espécies dos estratos herbáceo e subarbusivo, que apresentam ciclos de vida curtos e limitados pela disponibilidade hídrica, em função da presença de sistemas subterrâneos superficiais (Monasterio e Sarmiento, 1976; Sarmiento, 1983; Mantovani e Martins, 1988; Tannus et al., 2006).

Fenologia e herbivoria

Estudos sobre interações inseto-planta consideram que a riqueza de espécies em comunidades de insetos herbívoros é influenciada pelas características de suas plantas hospedeiras, como área de distribuição e sua complexidade estrutural (Strong et al., 1993). A qualidade e a quantidade de recursos oferecidos pela planta hospedeira também exercem papel preponderante sobre a diversidade de insetos herbívoros (Price, 1992). A hipótese do vigor de plantas (HVP) prevê que plantas ou suas partes mais vigorosas são preferencialmente selecionadas por fêmeas de insetos indutores de galhas como sítios de oviposição, por proporcionarem melhor performance larval da prole (Price, 1991). O vigor é entendido como o crescimento de plantas ou módulos de plantas acima do crescimento médio de uma dada população (Price, 1991). O tamanho da planta pode ter um efeito positivo sobre a diversidade de insetos devido ao efeito da área por se (Strong et al., 1993). Plantas maiores disponibilizam maior quantidade de recursos (possuem mais sítios de oviposição) e são mais

aparentes para o inseto galhador (Lawton, 1983; Fernandes e Price, 1988).

Em ambientes tropicais, é sugerido que a defesa de plantas seja um mecanismo evolutivo em resposta a grande pressão de herbívoros (Coley e Barone, 1996; Johnson, 2011). Alguns artigos recentes destacam a convergência adaptativa de características foliares defensivas entre diferentes grupos fenológicos de plantas (e.g. decíduo e sempre verde) (Franco et al., 2005; Chaturvedi et al., 2011; Pringle et al., 2011; Méndez-Alonzo et al., 2012). O contraste na disponibilidade de folhas entre esses grupos fenológicos tem potencial para afetar as interações herbívoro-planta (Dirzo e Domínguez, 1995; Pringle et al., 2011). Assim, a constante disponibilidade de folhas em plantas sempre verdes poderia: (1) acarretar um maior risco de ataque por herbívoros; e (2) ter favorecido uma pressão seletiva para maior investimento em defesas estruturais por estas plantas (Stanton, 1979; Janzen e Waterman, 1984; Dirzo e Boege, 2008). Em outros casos, algumas plantas desenvolveram um mecanismo de escape no tempo, produzindo folhas quando a probabilidade de herbivoria é baixa (Coley e Barone 1996), ou seja, antes do início da estação chuvosa (Aide, 1991; 1992; Sloan et al., 2006).

Para herbívoros mastigadores, durante a estação chuvosa predominaram famílias que se alimentam de folhas novas como Chrysomelidae e Curculionidae. Na transição chuva-seca e estação seca houve uma redução dessas famílias, que aumentaram em abundância após formação de brotos foliares na transição seca-chuva. Na transição chuvosa-seca e estação seca ocorreram herbívoros generalistas com intestino longo e mandíbulas robustas (Ortopteróides – Orthoptera e Phasmida), capazes de se alimentarem de folhas maduras ou velhas de baixa qualidade nutricional (Didham e Springate, 2003; Wardhaugh, 2014).

A deciduidade é um fenômeno que pode separar temporalmente comunidades de herbívoros e florívoros, já que em muitas espécies vegetais decíduas flor e folha fazem parte de períodos fenológicos distintos (Sanchez-Azofeifa et al., 2005). Nos trópicos onde acredita-se que a diversificação dos insetos esteja relacionada de forma mais intensa com a diversificação das plantas, existem poucos estudos sobre florivoria e nenhum ainda que tenha comparado as porcentagens de biomassa vegetal perdida por florívoros e herbívoros para a mesma espécie vegetal. Poucos estudos analisaram o funcionamento das redes tróficas de herbívoros nesta região e nenhum ainda comparou redes de

florívoros e herbívoros para espécies de plantas filogeneticamente relacionadas. A maioria dos estudos sobre redes ecológicas na região tropical se concentram na análise de redes mutualistas, como as redes de frugivoria e dispersão de sementes (Mello et al., 2015; Dáttilo et al., 2016; Guerra et al., 2017).

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

As espécies de insetos de ecossistemas com sazonalidade marcada como a Caatinga podem apresentar duas estratégias para atravessar o período desfavorável: migrar no tempo, por meio de processos de diapausa, ou migrar no espaço, deslocando-se para setores que apresentem recursos necessários à sobrevivência (Janzen, 1987; Stanton, 1979; Dirzo e Domínguez, 1995; Silva e Neves, 2014). Durante a estação seca, apenas plantas sempre verdes permanecem com folhas (Murphy e Lugo, 1986; Pezzini et al., 2014) e alguns estudos têm demonstrado uma redução marcante na diversidade de insetos (Janzen, 1973, 1987).

Dessa forma, florestas ripárias adjacentes ou plantas sempre verdes inseridas na FTSS podem atuar como sítios de refúgio para insetos durante períodos secos (Janzen, 1973; Silva e Neves, 2014). Espécies vegetais deste grupo fenológico poderiam contribuir para a manutenção da fauna residente durante a severa estação seca.

Vários estudos conduzidos nos trópicos têm revelado uma maior atividade diária de insetos, principalmente herbívoros, em períodos noturnos (Basset e Springate, 1992; Novotny et al., 1999; Wardhaugh 2014). Janzen (1983) propõe duas hipóteses para explicar a maior atividade noturna

de herbívoros: (1) a existência de uma “janela” livre de inimigos naturais; e (2) uma alta concentração foliar de fotoassimilados que ainda não teriam sido translocados ou respirados. Além disso, especificamente para FTSS, pode existir uma grande variação na disponibilidade diária de recursos, temperatura, umidade e microhabitats entre as estações do ano (Murphy e Lugo, 1986, Sánchez-Azofeifa et al., 2005), afetando a atividade diária de diferentes grupos funcionais de insetos (Janzen, 1973). Assim, em FTSS, em especial na Caatinga, muito ainda precisa ser feito quanto a estudos fenológicos e seu papel na distribuição temporal da fauna associada, além de estudos que levem em consideração as flutuações da qualidade dos recursos ofertados a essa fauna de artrópodes em virtude da sazonalidade climática.

Conclusão

A Caatinga e outras florestas secas compartilham várias características, como a prevalência do sistema de polinização biótico e a dispersão abiótica de sementes. Apresentam também a ocorrência de sistemas de polinização muito especializados. As plantas com NEFs são frequentes entre as espécies de plantas da Caatinga sendo diversificada e abundante. Portanto, os mutualismos de proteção baseados em NEFs são comuns nas florestas secas, porém os custos e benefício destas relações variam sazonalmente. Logo, pode se dizer que a maioria das interações que ocorrem em Caatinga e nas Florestas secas é sazonal.

Do mesmo modo que em outras florestas secas, pesquisas que abordem temáticas básicas referentes as interações planta-animal na Caatinga são de extrema necessidade. Porém, alguns pontos possuem prioridade quanto a necessidade de estudos, haja vista que a Caatinga vem passando por níveis cada vez mais alarmantes de perturbações antrópicas, entre estes podemos citar o uso do solo, gerando perda e fragmentação de habitats, coleta de lenha, além da criação extensiva de animais domésticos.

As mudanças climáticas é outro fator que ameaça a Caatinga - com previsão de redução de 30-40% nos níveis de precipitação até o final deste século, e já temos evidências de efeitos negativos da redução de chuvas nas assembleias de plantas.

Todos os fatores previamente citados têm sido propostos como responsáveis por alterarem a natureza, os padrões, a frequência, e a persistência de várias interações mutualísticas na Caatinga, como por exemplo as que ocorrem entre espécies endêmicas, ou com distribuição um pouco mais

restrita, ou ainda as que envolvem recursos altamente sazonais, que estão associados a eventos fenológicos de plantas controlados por variáveis climáticas.

Assim, a quebra ou alterações nas interações causam efeitos múltiplos em vários distintos níveis biológicos que irão repercutir desde o nível de população ao nível de ecossistemas, tornando-se essencial a compreensão das interações ecológicas em termos de dinâmica florestal para que só assim ocorra de forma apropriada o planejamento para restauração e melhores práticas de conservação na Caatinga.

Os Efeitos em Cascata Trófica (ECT) base-topo e topo-base possuem forte relação com os fatores abióticos na determinação e limitação das interações e abundância das espécies. Assim, as interações entre plantas, polinizadores, herbívoros, formigas e aranhas que forrageiam em flores são fortemente influenciados pela sazonalidade, isso se dá pelo fato de a abundância e composição de espécies, comportamento e preferência alimentar variam durante a estação seca e chuvosa, assim o custo-benefício destas interações também podem variar. Do mesmo modo, a produção de compostos químicos pelas plantas recebe forte influência dos fatores ambientais como sazonalidade, nutrientes do solo, estágios fenológicos e interações entre animais.

Agradecimentos

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal-PPGBV da Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, ao Instituto Tamanduá, pelo apoio financeiro e logístico. Aos organismos de fomento: Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco - FACEPE (PBPG-1487 - 2.05/16), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq – PQ 307422/2012-7 e PQ 309965/2016-0), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Brasil (Código de financiamento 001) pelo auxílio financeiro.

Referências

- Aboshi, T., Ishiguri, S., Shiono, Y., Murayama, T. 2018. Flavonoid glycosides in Malabar spinach *Basella alba* inhibit the growth of *Spodoptera litura* larvae. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* 82, 9-14.
- Agnew, C.W., Smith Jr, J.W. 1989. Ecology of spiders (Araneae) in a peanut agroecosystem. *Environmental Entomology* 18, 30-42.
- Agrawal, A.A., Hastings, A.P., Fines, D.M., Bogdanowicz, S., Huber, M. 2018. Insect herbivory and plant adaptation in an early successional community. *Evolution* 72, 1020-1033.
- Almeida Cortez, J. 2005. Herbivoria e mecanismos de defesa vegetal. In: Nogueira, R.J.M.C, Araújo, E.L., Willadino LG, Cavalcante UMT, (eds.)/(Org.). *Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas*. Editora UFPE, Recife, pp. 389-396.
- Almeida-Cortez, J., Shipley, B., Armason, J.T. 2003. Effects of nutrient availability on the production of pentacyclic, a secondary compound related to defense, in *Rudbeckia hirta*. *Plant Species Biology* 18, 85-89.
- Alves-dos-Santos, I., Silva, C. I., Pinheiro, M., Kleinert, A. M. P. 2016. Quando um visitante floral é um polinizador? *Rodriguésia* 67: 295-307.
- Andrade, L.A., Pereira, I.M., Leite, U.T., Barbosa, M.R.V. 2005. Análise da cobertura de duas fitofisionomias de caatinga, com diferentes históricos de uso, no município de São João do Cariri, Estado da Paraíba. *Cerne* 11, 253-262.
- Antiqueira, P.A.P., Romero, G.Q. 2016. Floral asymmetry and predation risk modify pollinator behavior, but only predation risk decreases plant fitness. *Oecologia* 181, 475-485.
- Antonelli, A., Sanmartín, I. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60, 403-414.
- Apple, J.L., Feener, D.H. 2001. Ant visitation of extrafloral nectaries of *Passiflora*: The effects of nectary attributes and ant behavior on patterns in facultative antplant mutualisms. *Oecologia* 127, 409-416.
- Aquino, R.E., Falcao, H.M., Almeida-Cortez, J.S. 2017. Variação nas concentrações de compostos fenólicos e nas taxas de herbivoria em *Aspidosperma pyrifolium* Mart. em áreas antropizadas de Caatinga. *Journal of Environmental Analysis and Progress* 2, 61-71.
- Araújo, W.S. 2018. A importância de fatores temporais para a distribuição de insetos herbívoros em sistemas Neotropicais. *Revista da Biologia* 10, 1-7.
- Arroyo, M.T., Muñoz, M.S., Henríquez, C., Till-Bottraud, I., Pérez, F. 2006. Erratic pollination, high selfing levels and their correlates and consequences in an altitudinally widespread above-tree-line species in the high Andes of Chile. *Acta Oecologica* 30, 248-257.
- Avila-Sakar, G., Leist, L.L., Stephenson, A.G. 2003. Effects of the spatial pattern of leaf damage on growth and reproduction: nodes and branches. *Journal of Ecology* 91, 867-879.

- Avila-Sakar, G., Stephenson, A.G. 2006. Effects of the spatial pattern of leaf damage on growth and reproduction: whole plants. *International Journal of Plant Sciences* 167, 1021-1028.
- Bächtold, A., Alves-Silva, E., Kaminski, L.A., Del-Claro, K. 2014. The role of tending ants in host plant selection and egg parasitism of two facultative myrmecophilous butterflies. *Naturwissenschaften* 101, 913-919.
- Bagchi, R., Gallery, R.E., Gripenberg, S. 2014. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature* 506, 85-88.
- Barbosa, A.A.A., Sazima, M. 2008. Biologia reprodutiva de plantas herbáceo-arbustivas de uma área de campo sujo de cerrado. In: Sano, S. M., Almeida, S.P. Ribeiro, J.F (eds.) *Cerrado: ecologia e flora*. Embrapa, Brasília, DF, vol. 1, pp. 291-307.
- Barbosa, D.D.A., Barbosa, M.D.A., Lima, L.D. 2003. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga. In: Leal IR, Tabarelli M, Silva (eds). *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária UFPE, Recife, pp. 657-693.
- Barbosa, V.S., Leal, I.R., Iannuzzi, L.J. A. 2005. Distribution Pattern of Herbivorous Insects in a Remnant of Brazilian Atlantic Forest. *Neotropical Entomology* 34, 701-711.
- Barbour, M.A., Rodriguez-Cabal, M.A., Wu, E.T., Julkunen-Tiitto, R., Ritland, C.E., Miscampbell, A.E., Jules, E.S., Crutsinger, G.M. 2015. Multiple plant traits shape the genetic basis of herbivore community assembly. *Functional Ecology* 29, 995-1006.
- Barros, I.O., Soares, A.A. 2013. Adaptações anatômicas em folhas de marmeleiro e velame da caatinga brasileira. *Revista Ciência Agronômica* 44, 192-198.
- Bascompte, J., Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38, 567-593.
- Basset, Y., Favaro, A., Springate, N.D., Battisti, A. 1992. Observations on the relative effectiveness of *Scolytus multistriatus* (Marsham) and *Scolytus pygmaeus* (Fabricius) (Coleoptera: Scolytidae) as vectors of the Dutch elm disease. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 65, 61-67.
- Basset, Y., Kitching, R., Miller, S., Novotny, V. 2003. *Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. (Eds.). Cambridge University Press.
- Bastin, J.F., Berrahmouni, N., Grainger, A., Maniatis, D., Mollicone, D., Moore, Aloui, K. 2017. The extent of forest in dryland biomes. *Science* 356, 635-638.
- Batalha, M.A., Aragaki, S., Mantovani, W. 1997. Variações fenológicas das espécies do cerrado em Emas-Pirassununga, SP. *Acta Botanica Brasilica* 11, 61-78.
- Batalha, M.A., Mantovani, W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Revista Brasileira de Biologia* 60, 129-145.
- Batalha, M.A., Martins, F.R. 2004. Reproductive phenology of the cerrado plant community in Emas National Park (central Brazil). *Australian Journal of Botany* 52, 149-161.
- Bawa, K.S., Bullock, S.H., Perry, D.R., Coville, R.E., Grayum, M.H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination systems. *American Journal of Botany* 72, 346-356.
- Becerra, J. 2015. On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 112, 6098-6103.
- Becerra, J., Venable, D. L. 1989. Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualisms? *Oikos* 276-280.
- Bell, G. 1985. On the function of flowers. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 224, 223-265.
- Bentley, B.L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 57, 815-820.
- Bentley, B.L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8, 407-427.
- Blossey, B., Hunt-Joshi, T.R. 2003. Belowground herbivory by insects: influence on plants and aboveground herbivores. *Annual Review of Entomology* 48, 521-547.
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D. P., Menzel, F. 2008. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits. *Ecology* 89, 3387-3399.
- Boege, K. 2005. Herbivore attack in *Casearia nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture. *Oecologia* 143, 117-125.
- Borchert, R. 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *Iawa Journal*, 20, 239-247.

- Boyer, M.D.H., Gorden, N.L.S., Barber, N.A., Adler, L.S. 2016. Floral damage induces resistance to florivory in *Impatiens capensis*. *Arthropod-Plant Interactions* 10, 121-131.
- Brochu, K.K., van Dyke, M.T., Milano, N.J., Petersen, J.D., McArt, S.H., Nault, B.A., Danforth, B.N. 2020. Pollen defenses negatively impact foraging and fitness in a generalist bee (*Bombus impatiens*: Apidae). *Scientific reports* 10, 1-12.
- Bronstein, J. L. 2015. *Mutualism*. (Ed.). Oxford University Press, USA.
- Bronstein, J.L. 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica* 30, 150-161.
- Buchmann, S.L. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 343-369.
- Buzzard, V., Hulshof, C. M., Birt, T., Violle, C., Enquist, B. J. 2016. Re-growing a tropical dry forest: functional plant trait composition and community assembly during succession. *Functional Ecology* 30, 1006-1013.
- Byk, J., Del-Claro, K. 2010. Nectar-and pollen-gathering *Cephalotes* ants provide no protection against herbivory: a new manipulative experiment to test ant protective capabilities. *Acta Ethologica* 13, 33-38.
- Caldwell, E., Read, J., Sanson, G.D. 2016. Which leaf mechanical traits correlate with insect herbivory among feeding guilds? *Annals of Botany* 117, 349-361.
- Camargo, F.A.D.O., Zonta, E., Santos, G.D.A., Rossiello, R.O.P. 2001. Aspectos fisiológicos e caracterização da toxidez de ácidos orgânicos voláteis em plantas. *Ciência Rural* 31, 523-529.
- Cane, J.H., Minckley, R.L., Kervin, L.J., Roulston, T.A.H., Williams, N.M. 2006. Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. *Ecological Applications* 16, 632-644.
- Canela, M.B.F., Sazima, M. 2003. *Aechmea pectinata*: a Hummingbird-dependent Bromeliad with Inconspicuous Flowers from the Rainforest in South-eastern Brazil. *Annals of Botany* 92, 731-737.
- Carezza, B.M., Patricia, A.R., Carmen, G.O., Rodrigo, M., Manuel, O.C., Alejandra, V.G. 2011. Floral herbivory affects female reproductive success and pollinator visitation in the perennial herb *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). *International Journal of Plant Sciences* 172, 1130-1136.
- Cariveau, D., Irwin, R.E., Alison K.B., Mayeya, L.S.G., von der, D. O. 2004. Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits. *Oikos* 104, 15-26.
- Carmona, D., Lajeunesse, M. J., Johnson, M. T. 2011. Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology* 25, 358-367.
- Carvalho, D.A., Oliveira, P.E. 2003. Reproductive biology and pollination of *Senna sylvestris* (Vell.) HS Irwin e Barneby (Leguminosae, Caesalpinoideae). *Brazilian Journal of Botany* 26, 319-328.
- Carvalho, J.C.T., Gosmann, G., Schenkel, E.P. 2007. Compostos fenólicos simples e heterosídicos. *Farmacognosia: da planta ao medicamento* 6, 519-535.
- Chaturvedi, R.K., Raghubanshi, A.S., Singh, J.S. 2011. Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: A review. *Journal of biosciences* 36, 963-981.
- Chauvin, K.M., Asner, G.P., Martin, R.E., Kress, W.J., Wright, S.J., Field, C.B. 2018. Decoupled dimensions of leaf economic and anti-herbivore defense strategies in a tropical canopy tree community. *Oecologia* 186, 765-782.
- Coelho, M.S., Belmiro, M.S., Santos, J.C. Fernandes, G.W. 2012. Herbivory among habitats on the Neotropical tree *Cnidoscolus quercifolius* Pohl. in a seasonally deciduous forest. *Brazilian Journal of Biology* 72, 453-457.
- Coley, P.D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature* 284, 545-546.
- Coley, P.D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53, 209-234.
- Coley, P.D., Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 305-335.
- Coley, P.D., Bryant, J.P., Chapin, F.S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230, 895-899.
- Coley, P.D., Endara, M.J., Kursar, T.A. 2018. Consequences of interspecific variation in defenses and herbivore host choice for the ecology and evolution of *Inga*, a speciose rainforest tree. *Oecologia* 187, 361-376.
- Córdula, E., Queiroz, L.P.D., Alves, M. 2008. Checklist da flora de Mirandiba, Pernambuco: Leguminosae. *Rodriguésia* 59, 597-602.

- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchman, N., Gurvich, D.E., Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51, 335–380.
- Corrêa, P.G., Pimentel, R.M.D.M., Cortez, J.S.D.A., Xavier, H.S. 2008. Herbivoria e anatomia foliar em plantas tropicais brasileiras. *Ciência e Cultura* 60, 54-57.
- Cortina, J., Vilagrosa, A., Trubatz, R. 2013. The role of nutrients for improving seedling quality in drylands. *New Forests* 44, 719-732.
- Cuevas-Reyes, P., Quesada, M., Hanson, P., Dirzo, R., Oyama, K. 2004. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology* 92, 707-716.
- Cuevas-Reyes, P., Quesada, M., Oyama, K. 2006. Abundance and Leaf Damage Caused by Gall-Inducing Insects in a Mexican Tropical Dry Forest. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation* 38, 107-115.
- Danks, H.V. 2002. Modification of adverse conditions by insects. *Oikos* 99, 10-24.
- Dáttilo, W., Lara-Rodríguez, N., Jordano, P., Guimarães Jr, P.R., Thompson, J.N., Marquis, R.J., Rico-Gray, V. 2016. Unravelling Darwin's entangled bank: architecture and robustness of mutualistic networks with multiple interaction types. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283, 1-9.
- Dáttilo, W., Rico-Gray, V. 2018. *Ecological networks in the tropics*. Cham, Switzerland: Springer.
- Dekeukeleire, D., van Schroyen, Lantman, I.M., Hertzog, L.R., Vandegehuchte, M.L., Strubbe, D., Vantieghe, P., Lens, L. 2019. Avian top-down control affects invertebrate herbivory and sapling growth more strongly than overstorey species composition in temperate forest fragments. *Forest Ecology and Management* 442, 1-9.
- Del-Claro, K. 2004. Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. *Neotropical Entomology* 33, 665-672.
- Del-Claro, K., Berto, V., Réu, W. 1996. Effect of herbivore deterrence by ants on the fruit set of an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). *Journal of Tropical Ecology* 12, 887-892.
- Del-Claro, K., Oliveira, P.S. 1999. Ant-Homoptera Interactions in a Neotropical Savanna: The Honeydew-Producing Treehopper, *Guayaquila xiphias* (Membracidae), and its Associated Ant Fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). *Biotropica* 31, 135-144.
- Del-Claro, K., Oliveira, P. S. 2000. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia* 124, 156-165.
- Del-Claro, K., Torezan-Silingardi, H.M. 2009. Insect-plant interactions: new pathways to a better comprehension of ecological communities in Neotropical savannas. *Neotropical Entomology* 38, 159-164.
- Del-Claro, K., Torezan-Silingardi, H.M. 2012. *Ecologia das interações plantas-animais: Uma abordagem ecológico-evolutiva*, 1 ed. Technical Books Editora, USA.
- Denslow, J.S., Vitousek, P.M., Schultz, J.C. 1987. Bioassays of nutrient limitation in a tropical rain forest soil. *Oecologia* 74, 370-376.
- Dethier, V.G. 1941. The function of the antennal receptors in lepidopterous larvae. *The Biological Bulletin* 80, 403-414.
- Dicke, M., Grostal, P. 2001. Chemical detection of natural enemies by arthropods: an ecological perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32, 1-23.
- Didham, R.K., Springate, N.D. 2003. Determinants of temporal variation in community structure. *Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy* 1, 28-39.
- Doaigey, A.R. 1991. Occurrence, type, and location of calcium oxalate crystals in leaves and stems of 16 species of poisonous plants. *American Journal of Botany* 78, 1608-1616.
- Dobson, H.E.M., Bergström, J., Bergström, G., Groth, I. 1987. Pollen and flower volatiles in two *Rosa* species. *Phytochemistry* 26, 3171-3173.
- Domingos'melo, A., Milet'pinheiro, P., Amaral, F.N., Daniela, M., Lopes, A.V., Machado, I.C. 2019. It's raining fragrant nectar in the Caatinga: evidence of nectar olfactory signaling in bat-pollinated flowers. *Ecology* 101, 2914.
- Dominguez, C.A., Dirzo, R. 1995. Rainfall and flowering synchrony in a tropical shrub: Variable selection on the flowering time of *Erythroxylum havanense*. *Evolutionary Ecology* 9, 204-216.
- Dong, B.C., Alpert, P., Yu, F.H. 2019. Transgenerational effects of herbivory and soil nutrients transmitted via vegetative reproduction in the clonal plant *Alternanthera*

- phloxaeroides. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 41, 125-498.
- Donovan, L.A., Maherali, H., Caruso, C.M., Huber, H., Kroon, H. 2011. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology & Evolution* 26, 88-95.
- Dourado, A.C.P., Sá-Neto, R.J., Gualberto, S.A., Corrêa, M.M. 2016. Herbivoria e características foliares em seis espécies de plantas da Caatinga do nordeste brasileiro. *Revista Brasileira de Biociências* 14, 145-151.
- Dourado, M.N., Souza, L.A., Martins, P.F., Peters, L.P., Piotto, F.A., Azevedo, R.A. 2014. *Burkholderia* sp. SCMS54 triggers a global stress defense in tomato enhancing cadmium tolerance. *Water, Air, & Soil Pollution* 225, 1-16.
- Dudareva, N., Andersson, S., Orlova, I., Gatto, N., Reichelt, M., Rhodes, D., Gershenzon, J. 2005. The nonmevalonate pathway supports both monoterpene and sesquiterpene formation in snapdragon flowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102, 933-938.
- Dukes, J.S., Pontius, J., Orwig, D., Garnas, J.R., Rodgers, V.L., Brazee, N., Cooke, B., Theoharides, K.A., Stange, E.E., Harrington, R., Ehrenfeld, J., Gurevitch, J., Lerda, M., Stinson, K., Wick, R., Ayres, M. 2009. Responses of insect pests, pathogens, and invasive plant species to climate change in the forests of northeastern North America: What can we predict? *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 231-248.
- Durigan, G., Ratter, J.A. 2016. The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *Journal of Applied Ecology* 53, 11-15.
- Edwards, P.J., Wratten, S.D. 1981. *Ecologia das interações entre insetos e plantas*, 1ed. Fonseca VLI (Trad.) EPU, São Paulo.
- Ehrlén, J. 1995. Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. II. Herbivory and population dynamics. *Journal of Ecology* 83, 297-308.
- Eldridge, D.J., Delgado-Baquerizo, M., Travers, S. K., Val, J., Oliver, I. 2017. Do grazing intensity and herbivore type affect soil health? Insights from a semi-arid productivity gradient. *Journal of Applied Ecology* 54, 976-985.
- Elias, P.M. 1983. Epidermal lipids, barrier function, and desquamation. *Journal of Investigative Dermatology* 80, 44-49.
- Endara, M.J., Coley, P.D. 2011. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology* 25, 389-398.
- Espírito-Santo, M.R.M., Fagundes, M., Nunes, Y.R.F., Fernandes, G.W., Azofeifa, G.A.S., Quesada, M. 2006. Bases para a conservação e uso sustentável das florestas estacionais decíduas brasileiras: a necessidade de estudos multidisciplinares. *Unimontes Científica* 8, 13-22.
- Faegri, K., Van Der Pijl, L. 2013. *Principles of pollination ecology*, 3 ed. Pergamon Press, Elsevier.
- Falcão, H.M., Medeiros, C.D., Almeida-Cortez, J., Santos, M.G. 2017. Leaf construction cost is related to water availability in three species of different growth forms in a Brazilian tropical dry forest. *Theoretical and Experimental Plant Physiology* 29, 95-108.
- Feeny, P. (1976). Plant apparency and chemical defense. In *Biochemical interaction between plants and insects* (pp. 1-40). Springer, Boston, MA.
- Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R., Thomson, J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, 375-403.
- Fernandes, G.W. 1994. Plant mechanical defenses against insect herbivory. *Revista Brasileira de Entomologia* 38, 421-433.
- Fernandes, G.W., Price, P.W. 1988. Biogeographical gradients in galling species richness. *Oecologia* 76, 161-167.
- Fernandes, G.W., Price, P.W. 1992. The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia*, 90, 14-20.
- Fernandes, S.P.C., Ferreira, A.L.N., Almeida-Cortez, J.S. 2012. Riqueza de galhas entomógenas em áreas antropizadas e preservadas de caatinga. *Revista Árvore* 36, 269-277.
- Fine, P.V., Miller, Z.J., Mesones, I., Irazuzta, S., Appel, H.M., Stevens, M.H.H., Coley, P.D. 2006. The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology* 87, S150-S162.
- Fonseca, M.B., Silva, J.O., Falcão, L.A., Dupin, M.G., Melo, G.A., Espírito-Santo, M.M. 2018. Leaf damage and functional traits along a successional gradient in Brazilian tropical dry forests. *Plant Ecology* 219, 403-415.
- Forister, M.L., Novotny, V., Panorska, A.K., Baje, L., Basset, Y., Butterill, P.T., Drozd, P. 2015. The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112, 442-447.

- Fornoni, J. 2011. Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory. *Functional Ecology* 25, 399-407.
- Forrest, J.K.R. 2015. Plant-pollinator interactions and phenological change: what can we learn about climate impacts from experiments and observations? *Oikos* 124, 4-13.
- Fournier-Origgi, L.A., Charpentier-Esquivel, C. 1975. El tamaño de la muestra y la frecuencia de las observaciones en el estudio de las características fenológicas de los árboles tropicales. *Turrialba* 25, 45-48.
- Franco, A.C., Bustamante, M., Caldas, L.S., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Kozovits, A.R., Coradin, V.T. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19, 326-335.
- Franco, M.J.C.S., Albiero, A.L.M. 2018. Estruturas secretoras em folha e caule de *Esenbeckia febrifuga* (A. St.-Hil.) A. Juss. ex Mart. e *Esenbeckia grandiflora* Mart. (Rutaceae). *Hoehnea* 45, 468-483.
- Funk, J.L., Larson, J.E., Ames, G.M., Butterfiel, B.J., Cavender-Bares, J., Firn, J., Laughlin, D.C., Sutton-Grier, A.E., Williams, L., Wright, J. 2017. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews* 92, 1156–1173.
- Fürstenberg-Hägg, J., Zagrobelny, M., Bak, S. 2013. Plant defense against insect herbivores. *International journal of molecular sciences* 14, 10242-10297.
- Gadelha, Y.E., Lange, D., Dattilo, W., Lopes, B.C. 2017. Phenological phases of the host plant shape plant–treehopper interaction networks. *Ecological entomology* 42, 827-837.
- Galen, C. 1999. Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *Bioscience* 49, 631-640.
- Gely, C., Laurance, S.G., Stork, N.E. 2020. How do herbivorous insects respond to drought stress in trees? *Biological Reviews* 95, 434-448.
- Gentry, A.H. 1974. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61, 728-759.
- Giordano, C., Maleci, L., Agati, G., Petruccelli, R. 2020. *Ficus carica* L. leaf anatomy: Trichomes and solid inclusions. *Annals of Applied Biology* 176, 47-54.
- Giusto, B., Anstett, M.C., Dounias, E., McKey, D.B. 2001. Variation in the effectiveness of biotic defence: the case of an opportunistic ant-plant protection mutualism. *Oecologia* 129, 367-375.
- Givnish, T.J. 2002. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* 36, 703-743.
- Gobbo-Neto, L., Lopes, N.P. 2007. Plantas medicinais: fatores de influência no conteúdo de metabólitos secundários. *Química Nova* 30, 374-381.
- Godschalx, A.L., Stady, L., Watzig, B., Ballhorn, D.J. 2016. Is protection against florivory consistent with the optimal defense hypothesis? *BMC Plant Biology*, 16, 1-9.
- Gomes, V.G.N., Meiado, M.V., Quirino, Z.G.M., Machado, I.C. 2016. Seed removal by lizards and effect of gut passage on germination in a columnar cactus of the Caatinga, a tropical dry forest in Brazil. *Journal of Arid Environments* 135, 85-89.
- Gomes, V.G.N., Quirino, Z.G.M. 2016. Síndromes de dispersão de espécies vegetais no Cariri Paraibano. *Revista Brasileira de Geografia Física* 9, 1157-1167.
- Gomes, V.G.N., Quirino, Z.G.M. Machado, I.C. 2014b. Pollination and seed dispersal of *Melocactus ernestii* Vaupel subsp. *Ernestii* (Cactaceae) by lizards: an example of double mutualism. *Plant Biology* 16, 315-322.
- Gomes, V.G.N., Quirino, Z.G.M., Araujo, H.F.P. 2014a. Frugivory and seed dispersal by birds in *Cereus jamacaru* DC. ssp. *Jamacaru* (Cactaceae) in the Caatinga of northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 74, 32-40.
- Gompert, Z., Lucas, L.K., Buerkle, C.A., Forister, M.L., Fordyce, J.A., Nice, C.C. 2014. Admixture and the organization of genetic diversity in a butterfly species complex revealed through common and rare genetic variants. *Molecular Ecology* 23, 4555-4573.
- Goncalves-Souza, T., Omena, P.M., Souza, J.C., Romero, G.Q. 2008. Trait-mediated effects on flowers: artificial spiders deceive pollinators and decrease plant fitness. *Ecology* 89, 2407-2413.
- González-Esquivel, J.G., Cuevas-Reyes, P., González-Rodríguez, A., Ávila-Cabadilla, L.D., Álvarez-Añorve, M.Y., Fagundes, M., Maldonado-López, Y. 2019. Functional attributes of two *Croton* species in different successional stages of tropical dry forest: effects on herbivory and fluctuating asymmetry patterns. *Tropical Ecology* 60, 238-251.
- Goodland, R., Pollard, R. 1973. The Brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. *The Journal of Ecology*, 61, 219-224.
- Gous, A., Willows-Munro, S., Eardley, C., Swanevelder, Z.H.D. 2017. Pollination: Impact,

- role-players, interactions and study-A South African perspective. *South African Journal of Science* 113, 1-8.
- Goyret, J., Markwell, P.M., Raguso, R.A. 2007. The effect of decoupling olfactory and visual stimuli on the foraging behavior of *Manduca sexta*. *Journal of Experimental Biology* 210, 1398-1405.
- Griz, L.M.S., Machado, I.C. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in Caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17, 303-321.
- Griz, L.M.S., Machado, I.C.S., Tabarelli, M. 2002. Ecologia de dispersão de sementes: progressos e perspectivas. *Diagnóstico da biodiversidade de Pernambuco*. Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente, Recife.
- Guedes, R.S., Zanella, F.C.V., Martins, C.F., Schlindwein, C. 2011. Déficit de polinização da aceroleira no período seco no semiárido paraibano. *Revista Brasileira de Fruticultura* 33, 465-471.
- Guerra, J.V.S., Carvalho, A.J.D., Medeiros, J.C., Souza, A.A.D., Brito, O.G. 2017. Agronomic performance of erect and semi-erect cowpea genotypes in the north of Minas Gerais, Brazil. *Revista Caatinga* 30, 679-686.
- Gullan, P.J., Cranston, O.S. 2007. *Os Insetos: Um Resumo de Entomologia*, 4 Ed. Roca, São Paulo.
- Hahn, P.G., Maron, J.L. 2018. Plant water stress and previous herbivore damage affect insect performance. *Ecological Entomology* 43, 47-54.
- Halitschke, R., Hamilton, J.G., Kessler, A. 2011. Herbivore-specific elicitation of photosynthesis by mirid bug salivary secretions in the wild tobacco *Nicotiana attenuata*. *New Phytologist* 191, 528-535.
- Heil, M. 2011. Nectar: generation, regulation, and ecological functions. *Trends in plant science* 16, 191-200.
- Heil, M., Mckey, D. 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 425-553.
- Hernán, M.A., Hsu, J., Healy, B. 2019. A second chance to get causal inference right: a classification of data science tasks. *Chance* 32, 42-49.
- Herrera, C.M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. In: Carlos M.H., Pellmyr, O. (eds.) *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*, Blackwell Publishing, pp. 185-208.
- Hinman, E. D., Fridley, J. D., Parry, D. 2019. Plant defense against generalist herbivores in the forest understory: a phylogenetic comparison of native and invasive species. *Biological invasions*, 21(4), 1269-1281.
- Hladun, K.R., Adler, L.S. 2009. Influence of leaf herbivory, root herbivory, and pollination on plant performance in *Cucurbita moschata*. *Ecological Entomology* 34, 144-152.
- Horvitz, C.C., Schemske, D.W. 1984. Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. *Ecology* 65, 1369-1378.
- Ings, T.C., Chittka, L. 2009. Predator crypsis enhances behaviourally mediated indirect effects on plants by altering bumblebee foraging preferences. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 276, 2031-2036.
- Ishino, M.N., De Sibio, P.R., Rossi, M.N. 2011. Leaf trait variation on *Erythroxylum tortuosum* (Erythroxylaceae) and its relationship with oviposition preference and stress by a host-specific leaf miner. *Austral Ecology* 36, 203-211.
- Janzen, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20, 249-275.
- Janzen, D.H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54, 687-708.
- Janzen, D.H. 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *The Journal of Ecology*, 929-952.
- Janzen, D.H. 1983. Seasonal change in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in a Costa Rican deciduous forest and adjacent horse pasture. *Oikos*, 274-283.
- Janzen, H.H. 1987. Soil organic matter characteristics after long-term cropping to various spring wheat rotations. *Canadian Journal of Soil Science* 67, 845-856.
- Johnson, M. T. 2011. Evolutionary ecology of plant defences against herbivores. *Functional Ecology* 25, 305-311.
- Juenger, T., Bergelson, J. 1997. Pollen and resource limitation of compensation to herbivory in scarlet gilia, *Ipomopsis aggregata*. *Ecology* 78, 1684-1695.
- Kang, H., Bawa, K. S. 2003. Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain

- forest trees. *American Journal of Botany* 90, 865-876.
- Karabourniotis, G., Bornman, J. F., Liakoura, V. 1999. Different leaf surface characteristics of three grape cultivars affect leaf optical properties as measured with fiber optics: possible implication in stress tolerance. *Functional Plant Biology* 26, 47-53.
- Karban, R. B., Baldwin, I. T. 1997. University of Chicago Press Karban Induced responses to herbivory.
- Karban, R., Agrawal, A.A. 2002. Herbivore offense. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 641-664.
- Kennedy, B. S., Nielsen, M. T., Severson, R. F., Sisson, V. A., Stephenson, M. K., Jackson, D. M. 1992. Leaf surface chemicals from *Nicotiana* affecting germination of *Peronospora tabacina* (adam) sporangia. *Journal of Chemical Ecology*, 18(9), 1467-1479.
- Kerpel, S.M., Soprano, E., Moreira, G.R.P. 2006. Effect of nitrogen on *Passiflora suberosa* L. (Passifloraceae) and consequences for larval performance and oviposition in *Heliconius erato* phyllis (Fabricius) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Neotropical Entomology* 35, 192-200.
- Kessler, A., Halitschke, R. 2009. Testing the potential for conflicting selection on floral chemical traits by pollinators and herbivores: predictions and case study. *Functional Ecology* 23, 901-912.
- Kevan, P.G. 1999. Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity and diversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74, 373-393.
- Kirmse, S., Chaboo, C.S. 2018. Polyphagy and florivory prevail in a leaf-beetle community (Coleoptera: Chrysomelidae) inhabiting the canopy of a tropical lowland rainforest in southern Venezuela. *Journal of Natural History* 52, 2677-2721.
- Kitajima, K., Poorter, L. 2008. Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. *Tropical forest community Ecology* 160-181.
- Koptur, S. 1992. Plants with extrafloral nectaries and ants in Everglades habitats. *Florida Entomologist* 38-50.
- Koptur, S. 2005. Nectar as fuel for plant protectors. Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 75-108.
- Koptur, S., Rico-Gray, V., Palacios-Rios, M. 1998. Ant protection of the nectaried fern *Polypodium plebeium* in central Mexico. *American Journal of Botany* 85, 736-739.
- Kozlov, M.V., Lanta, V., Zverev, V., Zvereva, E.L. 2015b. Global patterns in background losses of woody plant foliage to insects. *Global Ecology and Biogeography* 24, 1126-1135.
- Kozlov, M.V., Stekolshchikov, A.V., Söderman, G., Labina, E.S., Zverev, V., Zvereva, E.L. (2015a). Sap-feeding insects on forest trees along latitudinal gradients in northern Europe: a climate-driven patterns. *Global Change Biology* 21,106-116.
- Krupnick, G.A., Weis, A.E. 1999. The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology* 80, 135-149.
- Kubota, U. 2003. Fenologia da comunidade de Asteraceae, variação temporal e determinantes locais de riqueza de insetos endófitos de capítulos.
- Kuhlmann, M., Ribeiro, J.F. 2016. Evolution of seed dispersal in the Cerrado biome: ecological and phylogenetic considerations. *Acta Botanica Brasilica* 30, 271-282.
- La Fuente, M.A.S., Marquis, R.J. 1999. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a Neotropical rainforest tree. *Oecologia* 118, 192-202.
- Lacerda, B.N., R., Araújo, P.E.I., Maciel, M.S.C., de Paula, A., Tagliaferre, C. 2018. Fenologia de *Astronium graveolens* Jacq. em floresta estacional decidual em vitória da conquista, Bahia. *Ciência Florestal* (01039954), 28.
- Lam, W. N., & Tan, H. T. (2019). The crab spider–pitcher plant relationship is a nutritional mutualism that is dependent on prey-resource quality. *Journal of Animal Ecology*, 88(1), 102-113.
- Lara, F.M. 1991. *Princípios de resistência de plantas a insetos*. 2 ed. Ícone, São Paulo.
- Lavor, D.T., Brito-Ramos, A.B. 2016. Estudo preliminar das síndromes de polinização em um fragmento de Caatinga, PE, Brasil. *Biotemas* 29, 19-30.
- Lawton, J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28, 23-39.
- Leal, C.C.P., Torres, S.B., Dantas, L.N.B., Aquino, G.S.M., Alves, T.R.C. 2020. Water stress on germination and vigor of ‘mofumbo’ (*Combretum leprosum* Mart.) seeds at different temperatures. *Revista Ciência Agronômica* 51, 1-7.
- Leal, I. R., Lopes, A. V., Machado, I. C., Tabarelli, M. 2018. Interações planta-animal na Caatinga:

- visão geral e perspectivas futuras. *Ciência e Cultura* 70, 35-40.
- Leal, I.R., Leal, L.C., Andersen, A.N. 2015. The benefits of myrmecochory: a matter of stature. *Biotropica* 47, 281-285.
- Leal, I.R., Lopes, A.V., Machado, I.C. Tabarelli, M. 2018. Interações planta-animal na Caatinga: visão geral e perspectivas futuras. *Ciência e Cultura*, 70.
- Leal, I.R., Tabarelli, M., Silva, J.M.C. 2003. *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária UFPE.
- Leal, I.R., Wirth, R., Tabarelli, M. 2007. Seed dispersal by ants in semiarid Caatinga of northeastern Brazil". *Annals of Botany* 99, 885-894.
- Leal, L.C., Andersen, A. N., Leal, I. R. 2011. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. *Oecologia* 174, 173-171.
- Leavitt, H., Robertson, I.C. 2006. Petal herbivory by chrysomelid beetles (*Phyllotreta* sp.) is detrimental to pollination and seed production in *Lepidium papilliferum* (Brassicaceae). *Ecological Entomology* 31, 657-660.
- Lehtilä, K., Strauss, S.Y. 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 80, 116-124.
- Lenza, E., Klink, C. A. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 29, 627-638.
- Levin, S.A., Muller-Landau, H.C., Nathan, R., Chave, J. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 575-604.
- Lewinsohn, T.M. et al. 2005. Conservação de invertebrados terrestres e seus habitats no Brasil. *Megadiversidade* 1, 62-69.
- Lima, A.L.A., Rodal, M.J.N. 2010. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 74, 1363- 1373.
- Lima, C.G.A., Sampaio, E.V.D.S.B., Silva, J. 2013. Estrutura Espacial e Biomassa da Parte Aérea em Diferentes Estádios Sucessionais de Caatinga, em Santa Terezinha, Paraíba. *Revista Brasileira de Geografia Física* 6, 66-574.
- Lima, N.E., Carvalho, A.A., Lima-Ribeiro, M.S., Manfrin, M.H. 2018. Caracterização e história biogeográfica dos ecossistemas secos neotropicais. *Rodriguésia* 69, 2209-2222.
- Lima, S.L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience* 48, 25-34
- Lohbeck, M. et al. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94, 1211-1216.
- Lokvam, J., Braddock, J.F. 1999. Anti-bacterial function in the sexually dimorphic pollinator rewards of *Clusia grandiflora* (Clusiaceae). *Oecologia* 119, 534-540.
- Lopes, A.P.S., Diniz, I.R., Moraes, M.C.B., Borges, M., Laumann, R.A. 2012. Defesas induzidas por herbivoria e interações específicas no sistema tritrófico soja-percevejos-parasitoides de ovos. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 47, 875-878.
- Lopes, I., Montenegro, A.A., Lima, J.L. 2019. Performance of conservation techniques for semiarid environments: Field observations with Caatinga, mulch, and cactus forage palma. *Water* 11, 1-15.
- Louda, S.M. 1983. Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, *Haplopappus venetus* (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecology* 64, 511-521.
- Lucas, P.W., Turner, I.M., Dominy, N.J., Yamashita, N. 2000. Mechanical defences to herbivory. *Annals of Botany* 86, 913-920.
- Lucas-Barbosa, D., Van Loon, J.Ja, Dicke, M. 2011. The effects of herbivore-induced plant volatiles on interactions between plants and flower-visiting insects. *Phytochemistry* 72, 647-1654.
- Machado, I. C., Lopes, A. V. 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany* 94, 365-376.
- Machado, I. C., Lopes, A. V. Sazima, M. 2006. Plant sexual systems and review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany* 97, 277-287.
- Magrin, G.O., Marengo, J.A., Boulanger, J.P., Buckeridge, M.S., Castellanos, E., Poveda, G., Scarano, F.R., Vicuña, S. "Central and South America. 2014. In: Climate change: Impacts, adaptation, and vulnerability. Part B: Regional aspects. Contribution of working group II to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Barros, V. R., Field, C. B., Dokken, D. J., Mastrandrea, M. D., Mach, K. L., Bilir, T. E. (eds) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1499-1566.

- Malheiros, R. 2016. A influência da sazonalidade na dinâmica da vida no bioma cerrado (The seasonality influence in the dynamics of life on cerrado biome). *Revista Brasileira de Climatologia* 19.
- Mantovani, M. et al. 2003. Fenologia reprodutiva de espécies arbóreas em uma formação secundária da floresta atlântica. *Revista Árvore* 27, 451-458.
- Mantovani, W., Martins, F.R. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji Guaçu. *Revista Brasileira de Botânica* 11, 101-12.
- Marazzi, B., Bronstein, J. L., Koptur, S. 2013a. The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Annals of Botany*, 111, 1243-1250.
- Maron, J. L., Gardner, S. N. 2000. Consumer pressure, seed versus safe-site limitation, and plant population dynamics. *Oecologia* 124, 260-269.
- Marquis, R.J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arielanum*: causes and consequences. *Ecology*, 69, 1552-1565.
- Marquis, R.J., Braker, H.E. 1994. Plant-herbivore interactions: Diversity, specificity, and impact. *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rainforest* (eds. L. McDade, G. H. Hartshorn, H. Hespénheide & K. Bawa) University of Chicago Press, Chicago, pp 263-281.
- Martens, J., Almeida-Cortez, J. S., Germer, J., Sauerborn, J. 2015. Umbuzeiro (*Spondias Tuberosa*): a systematic review. *Revista Brasileira de Ciências Ambientais*, 179-197.
- Martins, J.K.S.S., Carneiro, A., Souza, L., Almeida-Cortez, J.S 2020a. How pollinator visits are affected by flower damage and ants presence in *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Martius and Choise) (Convolvulaceae)? *Brazilian Journal of Biology* 80(1): 47-56
- Martins, J.K.S.S., Moreira, A., Assunção, M., Oliveira, A.F.M., Almeida, J.S 2020b. Trade-off in plant-ant interactions: seasonal variations. *Brazilian Journal of Biology*, 80 (4), 921-933.
- Martins, J.K.S.S., Silva, A.D. L. M., Assunção, M.A.S., Oliveira, A.F.M., Almeida, J.S. 2020c. Efeitos indiretos de predadores sobre o comportamento dos polinizadores de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae) em Floresta Tropical Seca. *Journal of Environmental Analysis and Progress*, 5, 049-057.
- Martins, J.K.S.S., Souza, L.S., Carneiro, A.G., Almeida-Cortez, J.S. 2018. Variação temporal e espacial da artropodofauna associada a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae) em um ecossistema de Floresta Tropical Seca. *Journal of Environmental Analysis and Progress* 3, 356-378.
- Mattson, Jr., W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11, 119-161.
- Mayle, F.E. 2006. The Late Quaternary biogeographical history of South American seasonally dry tropical forests: insights from palaeo-ecological data. In: Pennington RT & Ratter JA (eds.) *Neotropical savannas and seasonally dry forests plant diversity biogeography, and conservation*. Taylor & Francis, Boca Raton. Pp. 395-416.
- McCall, A.C. 2008. Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. *Oecologia* 155, 729-737.
- McCall, A.C., Case, S., Espy, K., Adams, G., Murphy, S.J. 2018. Leaf herbivory induces resistance against florivores in *Raphanus sativus*. *Botany* 96, 337-343.
- McCall, A.C., Irwin, R.E. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology letters* 9, 1351-1365.
- McKey, D. 1974. Adaptive patterns in alkaloid physiology. *The American Naturalist*, 108, 305-320.
- Medeiros, J.D., Morretes, B. L. 1995. Dimensões da folha e herbivoria em *Miconia cabucu* Hoehne (Melastomataceae). *Biotemas* 8, 97-112.
- Mello, M.A.R., Rodrigues, F.A., Costa, L.D.F., Kissling, W.D., Şekercioğlu, Ç.H., Marquitti, F.M. D., Kalko, E.K.V. 2015. Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos* 124, 1031-1039.
- Melo Nascimento, J.E., Freitas, B.M., Souza, Pacheco Filho, S.A.J., Pereira, E.S., Meneses, H.M., Alves, J.E., Silva, C.I. 2019. Temporal variation in production and nutritional value of pollen used in the diet of *Apis mellifera* L. in a seasonal semideciduous forest. *Sociobiology* 66, 263-273.
- Melo, M.O., Silva-Filho, M.C. 2002. Plant-insect interaction: an evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 14, 71-81.
- Méndez-Toribio, M., Ibarra-Manríquez, G., Paz, H., Lebrija-Trejos, E. 2020. Atmospheric and soil drought risks combined shape community

- assembly of trees in a Tropical Dry Forest. *Journal of Ecology* 108: 1347-1357.
- Méndez-Toribio, M., Ibarra-Manríquez, G., Paz, H., Lebríja-Trejos, E. 2020. Atmospheric and soil drought risks combined shape community assembly of trees in a Tropical Dry Forest. *Journal of Ecology*. 108: 1347-1357.
- Metcalf, D.B., Asner, G.P., Martin, R.E., Silva Espejo, J.E., Huasco, W.H., Farfán Amézquita, F.F., Huaraca Quispe, L.P. 2014. Herbivory makes major contributions to ecosystem carbon and nutrient cycling in tropical forests. *Ecology letters* 17, 324-332.
- Michener, C. D. (2000). *The bees of the world* (Vol. 1). JHU press.
- Moraes, C. P. D., Almeida, M. D. 2004. Influência climática sobre a plasticidade fenotípica floral de *Catasetum fimbriatum* Lindley. *Ciência e Agrotecnologia* 28, 942-948.
- Morais-Filho, M.J.C., Romero, G. Q. 2010. Plant glandular trichomes mediate protective mutualism in a spider-plant system. *Ecological Entomology* 35, 485-494.
- Moreira, V. S., Del-Claro, K. 2005. The outcomes of an ant-treehopper association on *Solanum lycocarpum* St. Hill: increased membracid fecundity and reduced damage by chewing herbivores. *Neotropical Entomology* 34, 881-887.
- Moreira, X., Castagnéyrol, B., Abdala-Roberts, L., Berny-Mier y Teran, J.C., Timmermans, B. G., Bruun, H.H., Covelo, F., Glauser, G., Rasmann, S., Tack A. J. M., 2018. Latitudinal variation in plant chemical defences drives latitudinal patterns of leaf herbivory. *Ecography* 41 (7), 1124-1134.
- Morellato, L.P., Rodrigues, R.R., Leitão-Filho, H.D., Joly, C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 12, 85-98.
- Morellato, L.P.C. 1995. As estações do ano na floresta. *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: Reserva de Santa Genebra*. Campinas: UNICAMP, 187-192.
- Morellato, L.P.C., Haddad, C.F. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest 1. *Biotropica* 32, 786-792.
- Morellato, P.C., Leitao-Filho, H.F. 1996. Reproductive phenology of climbers in a southeastern Brazilian forest. *Biotropica* 28, 180-191.
- Moro, M.F. Lughadha, E.M., Filer, D.L., Araújo, F.S., Martins, F.R. 2014. A catalogue of the vascular plants of the Caatinga phytogeographical domain: A synthesis of floristic and phytosociological surveys. *Phytotaxa* 160, 1-30.
- Moro, M.F., Lughadha, E.N., de Araújo, F.S., Martins, F.R. 2016. A phytogeographical metaanalysis of the semiarid Caatinga domain in Brazil. *The Botanical Review* 82, 91-148.
- Morse, D.H. 1984. How crab spiders (Araneae, Thomisidae) hunt at flowers. *Journal of Arachnology* 12, 307-316.
- Morse, D.H. 2007. Predator upon a flower: life history and fitness in a crab spider. Harvard University Press.
- Morse, D.H., Fritz, R.S. 1982. Experimental and observational studies of patch choice at different scales by the crab spider *Misumena vatia*. *Ecology* 63, 172-182.
- Mothershead, K., Marquis, R. J. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81, 30-40.
- Muiruri, E.W., Barantal, S., Iason, G.R., Salminen, J.P., Perez-Fernandez, E., Koricheva, J. 2019. Forest diversity effects on insect herbivores: do leaf traits matter? *New Phytologist*, 221, 2250-2260.
- Munhoz, C.B.R., Felfili, J. M. 2005. Fenologia do estrato herbáceo-subarbusivo de uma comunidade de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19, 979-988.
- Murphy, P.G., Lugo, A.E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 67-88.
- Myers, J.H., Simberloff, D., Kuris, A.M., Carey, J.R. 2000. Eradication revisited: dealing with exotic species. *Trends in Ecology & Evolution* 15, 316-320.
- Nahas, L., Gonzaga, M. O., Del-Claro, K. 2012. Emergent impacts of ant and spider interactions: herbivory reduction in a tropical savanna tree. *Biotropica* 44, 498-505.
- Nascimento, F.R., Souza, M.J.N., Cruz, M.L.B. 2007. Enfoque geoambiental para o tratamento da degradação/desertificação no município de Sobral-Nordeste do Brasil/Ceará. *Ateliê Geográfico* 1, 80-101.
- Neff, J.L., Simpson, B.B. 1981. Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function, and use in systematics. *Journal of the Kansas Entomological Society* 54, 95-123.
- Neves, E. L., Viana, B. F. 2008. Dispersão e predação de Sementes de três espécies de

- Jatropha* L. (Euphorbiaceae) da Caatinga, semi-árido do Brasil. *Candobá* 4, 146-157.
- Neves, F.S., Silva, J.O., Espírito-Santo, M.M., Fernandes, G.W. 2014. Insect herbivores and leaf damage along successional and vertical gradients in a tropical dry forest. *Biotropica* 46, 14-24.
- Novotny, V., Basset, Y., Auga, J., Boen, W., Dal, C., Drozd, P., Manumbor, M. 1999. Predation risk for herbivorous insects on tropical vegetation: a search for enemy-free space and time. *Australian Journal of Ecology* 24, 477-483.
- Novotny, V., Miller, S. E., Hulcr, J., Drew, R. A., Basset, Y., Janda, M., Isua, B. 2007. Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature* 448, 692-695.
- O'Dowd, D. J., Catchpole, E. A. 1983. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp. - ant interactions. *Oecologia* 59, 191-200.
- Oguro, M., Sakai, S. 2009. Floral herbivory at different stages of flower development changes reproduction in *Iris gracilipes* (Iridaceae). *Plant Ecology* 202, 221-234.
- Oguro, M., Sakai, S. 2014. Difference in defense strategy in flower heads and leaves of Asteraceae: multiple-species approach. *Oecologia* 174, 227-239.
- Ohgushi, T. 2005. Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36, 81-105.
- Oliveira, C. M., & Frizzas, M. R. 2008. Insetos de Cerrado: distribuição estacional e abundância. 1 ed. Embrapa Cerrados, Planaltina.
- Oliveira, F.P.M., Absy, M.L., Miranda, I.S. 2009. Recurso polínico coletado por abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponinae) em um fragmento de floresta na região de Manaus-Amazonas. *Acta Amazonica* 39, 505-518.
- Oliveira, K.N., Espírito-Santo, M.M., Silva, J.O., Melo, G.A. 2012. Ontogenetic and temporal variations in herbivory and defense of *Handroanthus spongiosus* (Bignoniaceae) in a Brazilian tropical dry forest. *Environmental Entomology* 41, 541-550.
- Oliveira, M.P.M.D., Santos, C.I.R., Almeida-Cortez, J. S. 2011. Herbivory rate on woody species of the caatinga and NDVI as indicators of plant stress. *Revista Brasileira de Geografia Física* 04, 909-921.
- Oliveira, P., Gibbs, P. 1994. Pollination biology and breeding systems of six *Vochysia* species (Vochysiaceae) in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10, 509-522.
- Oliveira, P.E., Gibbs, P.E. 2000. Reproductive biology of woody plants in a cerrado community of Central Brazil. *Flora* 195, 311-329.
- Oliveira, P.S., Pie, M.R. 1998. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 27, 161-176.
- Opler, P.A., Frankie, G.W., Baker, H.G. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3, 231-236.
- Paine, R.T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of animal ecology* 49, 667-685.
- Paz, J.R.L.D., Silva, W.P., Pigozzo, C.M. 2016. Vespas aculeata e abelhas visitantes de nectários extraflorais em *Ipomoea carnea* subsp. *fistulosa* no semiárido baiano, Nordeste do Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 38, 113-132.
- Peeters, P.J. 2002. Correlations between leaf structural traits and the densities of herbivorous insects guilds. *Biological Journal of the Linnean Society* 77, 43-65.
- Pennington, R. T., Ratter, J. A., Lewis, G.P. 2006. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. In R.T. Pennington, G.P. Lewis J.A. Ratter (eds). *Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation*. pp. 1-29. CRC Press, Florida.
- Pennington, R. T., Lavin, M., Oliveira-Filho, A. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 437-457.
- Pereira, C.A., Fiedler, N.C., Medeiros, M.B. 2004. Análise de ações de prevenção e combate aos incêndios florestais em unidades de conservação do cerrado. *Floresta* 34, 95-100.
- Pezzini, F.F., Brandão, D., Ranieri, B.D., Espírito-Santo, M.M., Jacobi, C.M., Fernandes, G.W. 2008. Polinização, dispersão de sementes e fenologia de espécies arbóreas no Parque Estadual da Mata Seca. *MG Biota* 1, 37-45.
- Pezzini, F.F., Ranieri, B.D., Brandão, D.O., Fernandes, G.W., Quesada, M., Espírito-Santo, M.M., Jacobi, C.M. 2014. Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. *Plant*

- Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology, 148, 965-974.
- Pichersky, E., Noel, J. P., Dudareva, N. 2006. Biosynthesis of plant volatiles: nature's diversity and ingenuity. *Science*, 311, 808-811.
- Pimentel, R.R., Machado, S.R., Rocha, J.F. 2011. Estruturas secretoras de *Pavonia alnifolia* (Malvaceae), uma espécie ameaçada de extinção. *Rodriguésia* 62, 253-262.
- Pinheiro, F., Diniz, I. R., Coelho, D., Bandeira, M. P. S. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27, 132-136.
- Pirani, F.R., Pedroni, F. 2009. Fenologia de uma comunidade arbórea em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 23, 1096-1110.
- Pleasants, J.M., Chaplin, S.J. 1983. Nectar production rates of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. *Oecologia* 59, 232-238.
- Polis, G.A., Sears, A.L., Huxel, G.R., Strong, D.R., Maron, J. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 473-475.
- Poorter, L., Van de Plassche, M., Willems, S., & Boot, R. G. A. (2004). Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology*, 6(06), 746-754.
- Poorter, L.R., Danaë M.A. Bongers, F., Almeida-Cortez, J.S., Almeyda, Z., Angélica, M.Á., Francisco S. A., Villa, J.L., Balvanera, L.F.A., Becknell, P., Justin, M.B., Tony, V. B., Radika, B., Brancalion, V., Broadbent, P.H.S., Eben, N.C., Chave, R.G., Chazdon, J., Robin, L.C., Craven, G.D., De Jong, D., Denslow, B.H.J., Dent, J.S., Dewalt, D.H., García, S.J., Díaz, H. 2019. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nature Ecology & Evolution* v, 1-7.
- Prado, D.E. 2003. As caatingas da América do Sul. *Ecologia e conservação da Caatinga* 2, 3-74.
- Prado, D.E., Gibbs, P.E. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80, 902-927.
- Price, A., Maher, W., Kirby, J., Krikowa, F., Duncan, E., Taylor, A., Potts, J. 2012. Distribution of arsenic species in an open seagrass ecosystem: relationship to trophic groups, habitats and feeding zones. *Environmental Chemistry* 9, 77-88.
- Price, P.W. 1991. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*, 244-251.
- Price, P.W. 1992. The resource-based organization of communities. *Biotropica*, 273-282.
- Price, P.W. 2002. Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research* 17, 241-247.
- Pringle, E. G., Adams, R. I., Broadbent, E., Busby, P. E., Donatti, C. I., Kurten, E. L., Katherine, R., Dirzo, R. 2011. Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in a seasonally dry tropical forest. *Biotropica* 43, 299-308.
- Pringle, J., Drummond, J., McLafferty, E., & Hendry, C. 2011. Interpretative phenomenological analysis: a discussion and critique. *Nurse researcher*, 18(3).
- Putman, R.J. 1994. *Community ecology*. Chapman & Hall, London
- Queiroz, L.P. 2006. The Brazilian Caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. In: Pennington, T., Lewis, G.P., Ratter, J.A. (Eds.), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests*. CRC Press. London, pp. 121-157.
- Quesada, M., Bollman, K., Stephenson, A. G. 1995. Leaf damage decreases pollen production and hinders pollen performance in *Cucurbita texana*. *Ecology* 76, 437-443.
- Quesada, M., Rosas, F., Aguilar, L., Ashworth, L., Rosas-Guerreiro, V.M., Sayago, R., Lobo, J.A., Herrerías-Diego, Y., Sánchez-Montoya, G. 2011. Human impacts on pollination, reproduction and breeding systems in tropical forest plants". In: Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A., Ceballos, G. (eds.), *Seasonally dry tropical forests: Ecology and conservation*, Island Press, London, pp. 173-194.
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Alvarez-Anorve, M., Stoner, K. E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Gamon, J. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258, 1014-1024.
- Quijano-Medina, T., Covelo, F., Moreira, X., Abdala-Roberts, L. 2019. Compensation to simulated insect leaf herbivory in wild cotton (*Gossypium hirsutum*): responses to multiple levels of damage and associated traits. *Plant Biology* 21, 805-812.
- Rafael, J.A., Aguiar, A.P., Amorim, D.D.S. 2009. Knowledge of insect diversity in Brazil: challenges and advances. *Neotropical Entomology* 38, 565-570.

- Ramula, S., Paige, K.N., Lennartsson, T., Tuomi, J. 2019. Overcompensation: a 30-year perspective. *Ecology* 100, e02667.
- Rashbrook, V.K., Compton, S.G., Lawton, J.H. 1992. Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. *Ecology* 73, 2167.
- Rasmann, S., Chassin, E., Bilat, J., Glauser, G., Reymond, P. 2015. Trade-off between constitutive and inducible resistance against herbivores is only partially explained by gene expression and glucosinolate production. *Journal of Experimental Botany* 66, 2527-2534.
- Rathcke, B., Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual review of ecology and systematics* 16, 179-214.
- Ratter, J.A., Ribeiro, J.F. Bridgewater, S. 1997. The Brazilian cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany* 80, 223-230.
- Reddy, S.J., 1983. Climatic classification: the semi-arid tropics and its environment - a review. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 18, 23-847.
- Ribeiro, S. P., Brown, V.K. 1999. Insect herbivory in tree crowns of *Tabebuia aurea* and *T. ochracea* (Bignoniaceae) in Brazil: contrasting the cerrado with the Pantanal Matogrossense. *Selbyana*, 159-170.
- Ribeiro, S.P., Carneiro, M.A., Fernandes, G.W. 1998. Free-feeding insect herbivores along environmental gradients in Serra do Cipó: basis for a management plan. *Journal of Insect Conservation* 2, 107-118.
- Ribeiro, S.P., Fernandes, G.W. 2000. Interações entre insetos e plantas no cerrado: teoria e hipóteses de trabalho. pp 299-320. In Martins, R.P., Lewinsohn, T.M., Barbeitos, M.S. (eds). *Ecologia e comportamento de Insetos. Série Oecologia Brasiliensis* 8. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro
- Ribeiro, S.P., Pimenta, H.R., Fernandes, G.W. 1994. Herbivory by chewing and sucking insects on *Tabebuia ochracea*. *Biotropica*, 302-307.
- Ribeiro, V.A., Silva, R.N.D., Sousa-Souto, L., Neves, F.D.S. 2013. Fluctuating asymmetry of and herbivory on *Poincianella pyramidalis* (Tul.) LP Queiroz (Fabaceae) in pasture and secondary tropical dry forest. *Acta Botanica Brasilica* 27, 21-25.
- Rico-Gray, V., Oliveira, P. S., Oliveira, P. S. 2007. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. University of Chicago Press.
- Rodrigues, A. L., Watzlawick, L. F., Genú, A. M., Hess, A. F., Ebling, Â. A. 2016. Atributos de um solo florestal em uma toposequência e relações com a comunidade arbórea. *Floresta* 46, 145-154.
- Rodríguez-Riaño, T., Pérez-Bote, J.L., López, J., Mayo, C., Valtueña, F.J., González, M., Ortega-Olivencia, A. 2019. Effects of different abiotic and biotic factors on spatial primary seed dispersal in the semachorous species *Scrophularia canina*. *Plant Species Biology* 34, 152-165.
- Romero, G. Q., Vasconcellos-Neto, J. 2007. Aranhas sobre plantas: dos comportamentos de forrageamento às associações específicas. *Ecologia e comportamento de aranhas*, 1, 67-87.
- Romero, G. Q., Vasconcelos Neto, J. 2005. Flowering phenology, seed set and arthropod guilds in *Trichogoniopsis adenantha* (DC)(Asteraceae) in south-east Brazil. *Brazilian Journal of Botany* 28, 171-178.
- Romero, G.Q., Vasconcelos-Neto, J. 2004. Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant. *Ecology* 85, 446-457.
- Roubik, D.W. 1979. Nest and colony characteristics of stingless bees from French Guiana (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas entomological Society* 52, 443-470.
- Roubik, D.W. 1993. Tropical pollinators in the canopy and understory: field data and theory for stratum preferences. *Journal of Insect Behavior* 6, 659-673.
- Ruhren, S., Handel, S.N. 1999. Jumping spiders (Salticidae) enhance the seed production of a plant with extrafloral nectaries. *Oecologia* 119, 227-230.
- Salinas-Esquível, L.A., Lara, C., Arizmendi, M.D.C. 2018. Evaluation of the symmetric effect of antagonists in the floral morphs of the distylic shrub *Bouvardia ternifolia*: a field study. *Botanical Sciences* 96, 1-10.
- Sampaio, E., 1995. Overview of the Brazilian caatinga. In Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (Eds.), *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge: Cambridge University Press. Pp. 35-63.
- Sánchez-Azofeifa, A., Powers, S.J., Fernandez, G.W., Quesada, M. 2014. Tropical dry forests in the Americas: Ecology, conservation, and management. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Portillo-Quintero, C.A. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the America. *Biology Conservation* 143, 144-155.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Rodríguez, J.P., Nassar, J.M., Stoner, K.E., Castillo, A., Fajardo, L. 2005. Research priorities for

- Neotropical dry forests. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37, 477-485.
- Santos, A.M., Jacobi, C.M., Silveira, F.A. 2017. Frugivory and seed dispersal effectiveness in two *Miconia* (Melastomataceae) species from ferruginous campo rupestre. *Seed Science Research* 27, 65-73.
- Santos, J. C., Almeida-Cortez, J.S.D., Fernandes, G.W. 2011. Richness of gall-inducing insects in the tropical dry forest (caatinga) of Pernambuco. *Revista Brasileira de Entomologia* 55, 45-54.
- Santos, J.C., Almeida-Cortez, J.S., Fernandes, G.W. 2011. Richness of gall-inducing insects in the tropical dry forest (caatinga) of Pernambuco. *Revista Brasileira de Entomologia* 55, 45-54.
- Santos, J.C., Del-Claro, K. 2001. Interação entre formigas, herbívoros e nectários extraflorais em *Tocoyena formosa* (Cham. & Schlecht.) K. Schum (Rubiaceae) na vegetação do cerrado. *Revista Brasileira de Zoociências* 3(1).
- Santos, M.G., Oliveira, M.T., Figueiredo, K.V., Falcão, H.M., Arruda, E.C.P., Almeida-Cortez, J.S., Sampaio, E.V.S.B., Ometto, J.P.H.B., Menezes, R.S.C., Oliveira, A.F.M., Pompelli, M.F., Antonino, A.C.D. 2014. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? *Theoretical and Experimental Plant Physiology* 26, 83-99.
- Santos, M.R.A., Lima, R.A., Silva, A.G., Lima, D.K.S., Sallet, L.A.P., Teixeira, C.A.D., Facundo, V.A. 2013. Composição química e atividade inseticida do óleo essencial de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) sobre a broca-do-café (*Hypothenemus hampei*) Ferrari. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais* 15, 757-762.
- Sasse, J., Schlegel, M., Borghi, L., Ullrich, F., Lee, M., Liu, G. W., Kretzschmar, T. 2016. *Petunia hybrida* PDR2 is involved in herbivore defense by controlling steroidal contents in trichomes. *Plant, Cell & Environment* 39, 2725-2739.
- Schaffner, U., Ridenour, W. M., Wolf, V. C., Bassett, T., Müller, C., Müller-Schärer, H., Callaway, R.M. 2011. Plant invasions, generalist herbivores, and novel defense weapons. *Ecology* 92, 829-835.
- Schemske, D.W. 1980. Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*. *Evolution* 34, 489-493.
- Schiestl, F.P. 2014. Correlation analyses between volatiles and glucosinolates show no evidence for chemical defense signaling in *Brassica rapa*. *Frontiers in Ecology and Evolution* 2, 1-10.
- Schiestl, F.P. 2015. Ecology and evolution of floral volatile-mediated information transfer in plants. *New Phytologist* 206, 571-577.
- Schlindwein, C., Westerkamp, C., Carvalho, A.T., Milet-Pinheiro, P. 2014. Visual signalling of nectar-offering flowers and specific morphological traits favour robust bee pollinators in the mass-flowering tree (Bignoniaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 176, 396-407.
- Schmitz, O. J., Hambäck, P. A., Beckerman, A. P. 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *The American Naturalist* 155, 141-153.
- Schmitz, O.J., Beckerman, A.P., O'Brien, K.M. 1997. Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78, 1388-1399.
- Schulz, K., Guschal, M., Kowarik, I., Almeida-Cortez, J.S., Sampaio, E.V.S.B., Cierjacks, A. 2019. Grazing reduces plant species diversity of Caatinga dry forests in north-eastern Brazil. *Applied Vegetation Science* 22, 1-12.
- Schulz, K., Guschal, M., Kowarik, I., Almeida-Cortez, J.S., Sampaio, E.V.S.B., Cierjacks, A. 2018. Grazing, forest density, and carbon storage: towards a more sustainable land use in Caatinga dry forests of Brazil. *Regional Environmental Change* 18, 1-13.
- Sena, F. H., Lustosa, B. M., Almeida-Cortez, J. S. 2017. Ecofisiologia da germinação de sementes de *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan (Fabaceae). *Gaia Scientia* 11,1-8.
- Sevegnani, L. 2007. A herbivoria como limitador do desenvolvimento e sobrevivência das plantas na floresta. In: Rego, G. M., Negrelle, R. R. B., Morellato, L. P. C. (Eds.), *Fenologia: ferramenta para conservação, melhoramento e manejo de recursos vegetais arbóreos*. Colombo, Embrapa Florestas, pp. 25-36.
- Shi, T., Yue, Y., Shi, M., Chen, M., Yang, X., & Wang, L. (2019). Exploration of Floral Volatile Organic Compounds in Six Typical *Lycoris* taxa by GC-MS. *Plants*, 8(10), 422.
- Shipley, B., Vile, D., Garnier, É. 2006. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314, 812-814.
- Siegmund-Schultze, M., Sobral, M. C., Alcoforado, M., Márcia, M.G., Almeida-Cortez, J.S., Azevedo, J.R.G., Candeias, A.L., Cierjacks, A., Gomes, E.T.A., Gunkel, G., Hartje, V., Hattermann, F.F., Kaupenjohann, M., Koch, H., Köppel, J. 2018. The legacy of

- large dams and their effects on the water-land nexus. *Regional Environmental Change* 1, 1-6.
- Silva, A.E., Del-Claro, K. 2014. Fire triggers the activity of extrafloral nectaries, but ants fail to protect the plant against herbivores in a neotropical savanna. *Arthropod-Plant Interactions* 8, 233-240.
- Silva, B.L.R., Tavares, F.M., Almeida-Cortez, Jarcilene S. 2012. Composição florística do componente herbáceo de uma área de caatinga - Fazenda Tamanduá, Paraíba, Brasil. *Revista De Geografia* 29, 54-64.
- Silva, F.O.D.R., Ramos, J.D., Oliveira, M.C., Rufini, J. C. M., Siqueira Ramos, P. 2015. Fenologia reprodutiva e caracterização físico-química de abacateiros em Carmo da Cachoeira, Minas Gerais. *Ceres* 61, 105-111
- Silva, J.L.S.E., Cruz-Neto, O., Peres, C.A., Tabarelli, M., & Lopes, A.V. 2019. Climate change will reduce suitable Caatinga dry forest habitat for endemic plants with disproportionate impacts on specialized reproductive strategies. *PloS One*, 14(5), e0217028-e0217028.
- Silva, J.O., Espírito-Santo, M.M., Leal, C.R.O. 2017. Seasonal and diel variations in the activity of canopy insect herbivores differ between deciduous and evergreen plant species in a tropical dry forest. *Journal of Insect Conservation* 21, 667-676.
- Silva, J.O., Jesus, F.M., Fagundes, M., Fernandes, G.W. 2009. Esclerofilia, taninos e insetos herbívoros associados a *Copaifera lagsdorffii* Desf. (Fabaceae: Caesalpinioideae) em área de transição Cerrado-Caatinga no Brasil. *Ecologia Austral* 19, 197-206.
- Silva, J.O., Neves, F.S. 2014. Insect herbivores associated with an evergreen tree *Goniorrhachis marginata* Taub. (Leguminosae: Caesalpinioideae) in a tropical dry forest. *Brazilian Journal of Biology* 74, 623-631.
- Silva, M.H.M., Costa Filho, L.O., Oliveira, A.F.M., Almeida-Cortez, J.S. 2018. Relação entre a composição química de cera epicuticular foliar e a interação com insetos galhadores em espécies de *Croton* L. (Euphorbiaceae). *Journal of Environmental Analysis and Progress* 3, 287-295.
- Silva, M.H.M., Costa Filho, L.O., Oliveira, A.F.M., Almeida-Cortez, J.S. 2018. Relação entre a composição química de cera epicuticular foliar e a interação com insetos galhadores em espécies de *Croton* L. (Euphorbiaceae). *Journal of Environmental Analysis and Progress* 3, 287-295.
- Silva, S.J.A. 2009. Padrão de distribuição e estrutura diamétrica de *Croton sonderianus* Muell. Arg. (Marmeleiro) na caatinga da Estação Ecológica do Seridó. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável* 4, 85-90.
- Silveira, F.A., Melo, G.A., Almeida, E.A. 2002. Abelhas brasileiras. Sistemática e Identificação. Fundação Araucária, Belo Horizonte.
- Simpson, B.B., Neff, J.L. 1987. Pollination ecology in the Southwest. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany* 11, 417-440.
- Smilanich, A.M., Fincher, R.M., Dyer, L.A. 2016. Does plant apparency matter? Thirty years of data provide limited support but reveal clear patterns of the effects of plant chemistry on herbivores. *New Phytologist* 210, 1044-1057.
- Soler, R., Harvey, J.A., Kamp, A.F., Vet, L.E., Van der Putten, W.H., Van Dam, N.M., Martijn Bezemer, T. 2007. Root herbivores influence the behaviour of an aboveground parasitoid through changes in plant-volatile signals. *Oikos* 116, 367-376.
- Soper Gorden, N.L., Adler, L.S. 2016. Florivory shapes both leaf and floral interactions. *Ecosphere* 7, e01326.
- Sousa-Souto, L., Santos, E.D.S., Figueiredo, P.M.F.G., Santos, A.J., Neves, F.S. 2014. Is there a bottom-up cascade on the assemblages of trees, arboreal insects and spiders in a semiarid Caatinga? *Arthropod-Plant Interactions* 8, 581-591.
- Southwell, I.A., Bourke, C.A. 2001. Seasonal variation in hypericin content of *Hypericum perforatum* L. (St. John's wort). *Phytochemistry* 56, 437-441.
- Souza, B.F.G., Carvalho, M.E.K., Peche Filho, A., Machado, F.H., Carlos, V.M., Pompêo, M., Medeiros, G.A. 2015. Uso do índice de estado trófico e análise rápida da comunidade de macroinvertebrados como indicadores da qualidade ambiental das águas na Bacia do Rio Jundiá-Mirim-SP-BR. *Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology* 19, 13-22.
- Souza, B.I.D., Artigas, R.C., Lima, E.R.V.D. 2015. Caatinga e desertificação. *Mercator (Fortaleza)* 14, 131-150.
- Spichiger, R., Calenge, C., Bise, B. 2004. Geographical zonation in the Neotropics of tree species characteristic of the Paraguay-Paraná Basin. *Journal of Biogeography* 31, 1489-1501.
- Stamp, N. 2003. Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *The Quarterly Review of Biology* 78, 23-55.

- Stanton, M.L. 1979. The role of chemotactile stimuli in the oviposition preferences of *Colias* butterflies. *Oecologia*, 39, 79-91.
- Stebbins, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1, 307-326.
- Stebbins, G.L. 1980. Rarity of plant species: a synthetic viewpoint. *Rhodora* 82, 77-86.
- Stiling, P., Moon, D.C. 2005. Quality or quantity: the direct and indirect effects of host plants on herbivores and their natural enemies. *Oecologia* 142, 413-420.
- Stoks, R., McPeck, M.A. 2003. Antipredator behavior and physiology determine *Lestes* species turnover along the pond-permanence gradient. *Ecology* 84, 3327-3338.
- Strauss, S. Y., Irwin, R. E., Lambrix, V. M. 2004. Optimal defence theory and flower petal colour predict variation in the secondary chemistry of wild radish. *Journal of Ecology* 92, 132-141.
- Strauss, S.Y. 1997. Floral characters link herbivores, pollinators, and plant fitness. *Ecology* 78, 1640-1645.
- Strauss, S.Y., Conner, J.K., Rush, S.L. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. *The American Naturalist* 147, 1098-1107.
- Strong, D.R. 1992. Are trophic cascades all wet? differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology* 73, 747-754.
- Strong, D.R., Larsson, S., Gullberg, U. 1993. Heritability of host plant resistance to herbivory changes with gallmidge density during an outbreak on willow. *Evolution* 47, 291-300.
- Sunell, L.A., Healey, P. L. 1985. Distribution of calcium oxalate crystal idioblasts in leaves of taro (*Colocasia esculenta*). *American Journal of Botany* 72, 1854-1860.
- Sunell, L.A., Healey, P.L. 1979. Distribution of calcium oxalate crystal idioblasts in corms of taro (*Colocasia esculenta*). *American Journal of Botany* 66, 1029-1032.
- Suttle, K.B. 2003. Pollinators as mediators of top-down effects on plants. *Ecology Letters* 6, 688-694.
- Tannus, J.L., Assis, M.A., Morellato, L.P.C. 2006. Fenologia reprodutiva em campo sujo e campo úmido numa área de cerrado no sudeste do Brasil, Itirapina-SP. *Biota Neotropica* 6, 0-0.
- Tavares, F.M., Schulz, K., Pereira, R. C. A. Cierjacks, A., Almeida-Cortez, J. S. 2016. Floristic survey of the caatinga in areas with different grazing intensities, Pernambuco, Northeast Brazil. *Journal of Environmental Analysis and Progress* 1, 43-51.
- Taylor, R.M., Pfannenstiel, R.S. 2008. Nectar feeding by wandering spiders on cotton plants. *Environmental Entomology* 37, 996-1002.
- Terborgh, J.W. 2015. Toward a trophic theory of species diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112, 11415-11422.
- Theis, N., Kesler, K., Adler, L.S. 2009. Leaf herbivory increases floral fragrance in male but not female *Cucurbita pepo* subsp. *texana* (Cucurbitaceae) flowers. *American journal of botany* 96, 897-903.
- Thompson J.N. 1997 Conserving Interaction Biodiversity. In: Pickett S.T.A., Ostfeld R.S., Shachak M., Likens G.E. (eds), *The Ecological Basis of Conservation*. Springer, Boston, pp. 285-293.
- Thompson, J.N. 1999. The evolution of species interactions. *Science* 284, 2116-2118.
- Thompson, K., Askew, A.P., Grime, J.P., Dunnett, N.P., Willis, A.J. 2005. Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities. *Functional Ecology* 19, 355-358.
- Throop, H.L., Lerdau, M.T. 2004. Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: implications for community and ecosystem processes. *Ecosystems* 7, 109-133.
- Toby Pennington, R., Prado, D.E., Pendry, C.A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27, 261-273.
- Torezan-Silingardi, H.M., Oliveira, P.E.A.M. 2004. Phenology and reproductive ecology of *Myrcia rostrata* and *M. tomentosa* (Myrtaceae) in Central Brazil. *Phyton*, 44, 23-43.
- Trovão, D.M.D., Fernandes, P.D., Andrade, L.A.D., Dantas Neto, J. 2007. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 11, 307-311.
- Turchetto-Zolet, A.C., Pinheiro, F., Salgueiro, F., Palma-Silva, C. 2013. Phylogeographical patterns shed light on evolutionary process in South America. *Molecular Ecology* 22, 1193-1213.
- Tylianakis, J.M., Morris, R.J. 2017. Ecological networks across environmental gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 48, 25-48.
- Van Schaik, C. P., Terborgh, J. W., Wright, S. J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for

- primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24, 353-377.
- Velloso, A. L. 2002. Ecorregiões propostos para o bioma da caatinga. Instituto de Conservação Ambiental The Nature Conservancy do Brasil, Recife, associação Plantas do Nordeste.
- Vico, G., Thompson, S.E., Manzoni, S., Molini, A., Albertson, J.D., Almeida-Cortez, J.S., Fay, P.A., Feng, X., Guswa, A.J., Liu, H., Wilson, T.G., Porporato, A. 2015. Climatic, ecophysiological and phenological controls on plant ecohydrological strategies in seasonally dry ecosystems. *Ecohydrology* 8(4) 660-681.
- Vilhena-Potiguara, R. C., Aguiar-Dias, A. C. A. D., Kikuchi, T. Y. S., Santos, A. C. F. D., Silva, R. J. F. 2012. Estruturas secretoras em cipó-d'alho (*Mansoa standleyi* (Steud.) A. H. Gentry, Bignoniaceae): ocorrência e morfologia. *Acta Amazonica*, 42, 321-328.
- Vogel, S. 1974. Ölblumen und Ölsammelnde Bienen. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* 7, 285-547.
- Volf, M., Pyszkowski, P., Abe, T., Libra, M., Kotaskov, N., Sigut, M., Kumar, R., Kaman, O., Butterill, P.T., Sipo, J., Abe, H., Fukushima, H., Drozd, P., Kamata, N., Murakami, M., Novotny, V. 2017. Phylogenetic composition of host plant communities drives plant-herbivore food web structure. *Journal of Animal Ecology*, 86(3), 556-565.
- Wäckers, F. L. 2005. Suitability of (extra-) floral nectar, pollen, and honeydew as insect food sources. Plant-provided food for carnivorous insects: A protective mutualism and its applications, 17-74.
- Wagner, D., Kay, A. 2002. Do extrafloral nectaries distract ants from visiting flowers? An experimental test of an overlooked hypothesis. *Evolutionary Ecology Research* 4, 293-305.
- Wardhaugh, C.W. 2014. The spatial and temporal distributions of arthropods in forest canopies: uniting disparate patterns with hypotheses for specialisation. *Biological Reviews* 89, 1021-1041.
- Weis, A. E., Berenbaum, M. R. (1989). Herbivorous insects and green plants. *Plant-animal interactions*, 123-162.
- Werner, E.E., Peacor, S.D. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84, 1083-1100.
- West, N. M., Louda, S. M. 2018. Cumulative herbivory outpaces compensation for early floral damage on a monocarpic perennial thistle. *Oecologia* 186, 495-506.
- White T.C.R. 1969. An index to measure weather-induced stress of trees associated with outbreaks of psyllids in Australia. *Ecology* 50, 905-909.
- White, T.C.R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63, 90-105.
- Williams, K.S. 1983. The coevolution of *Euphydryas chalcedona* butterflies and their larval host plants. *Oecologia* 56, 336-340.
- Wnson, S.B., Williams, H.J., Frankie, G.W., Shrum, G. 1997. Floral lipid chemistry of *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) and a use of floral lipids by *Centris* bees (Hymenoptera: Apidae). *Biotropica* 29, 76-83.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? *Annual review of ecology and systematics* 19, 1-18.
- Wolfe, L.M. 2002. Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *The American Naturalist* 160, 705-711.
- Wootton, J. T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual review of ecology and systematics* 25, 443-466.
- Wright, G. A. et al. Intensity and the ratios of compounds in the scent of snapdragon flowers affect scent discrimination by honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Comparative Physiology A*, v. 191, n. 2, p. 105-114, 2005.
- Wright, I.J., Cannon, K. 2001. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional ecology* 15, 351-359.
- Wright, J.T., De Nys, R., Poore, A.G.B., Steinberg, P.D. 2004. Chemical defense in a marine alga: heritability and the potential for selection by herbivores. *Ecology* 85, 2946-2959.
- Wright, S.J., Calderón, O., Muller-Landau, H.C. 2019. A phenology model for tropical species that flower multiple times each year. *Ecological Research* 34, 20-29.
- Ye, Z.M., Jin, X.F., Wang, Q.F., Yang, C.F., Inouye, D.W. 2017. Pollinators shift to nectar robbers when florivory occurs, with effects on reproductive success in *Iris bulleyana* (Iridaceae). *Plant Biology* 19, 760-766.
- Yves, B., Lukas, C., Philippe, C., Raphael, K., Didham, F. G., Olivier, M., Vojtech, N., Frode, O., Tomas, R., Jürgen, S., Alexey, K.T., Neville, N. W., David, W.R., Henri-Pierre, A., Johannes, B., Héctor, B., Jon, R. B., Castaño-Meneses, G., Bruno, C., Gianfranco, C., Wesley, D.R., Domir, B., Jacques, H.C.D., Alain, D., Laura, L.F., Andreas, F., Roger, L.K.,

- Medianero, E., Scott, E.M., Evandro, G.O., Jérôme, O., Marc, P., Mathieu, R., Sérgio, P.R., Yves, R., Schmidt, J.B., Sorensen, L., Leponce, M. 2012. Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, 338, 1481-1484.
- Zanella, F.C. 2000. The bees of the Caatinga (Hymenoptera, Apoidea, Apiformes): a species list and comparative notes regarding their distribution. *Apidologie* 31, 579-592.
- Zanella, F.C.V., Martins, C.F. 2003. Abelhas da Caatinga: biogeografia, ecologia e conservação. *Ecologia e conservação da Caatinga*, 75-134.
- Zappi, D.C., Filardi, F.L.R., Leitman, P., Souza, V.C., Walter, B. M., Pirani, J.R., Forzza, R.C. 2015. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66, 1085-1113.
- Zvereva, E.L., Kozlov, M.V. 2001. Effects of pollution-induced habitat disturbance on the response of willows to simulated herbivory. *Journal of Ecology* 89, 21-30.

APÊNDICE B

Trade-off in plant-ant interactions-seasonal variations

Artigo publicado na revista Brazilian Journal of Biology (QUALIS A4)

Trade-off in plant-ant interactions: seasonal variations

J. Martins^a , A. Moreira^b , M. Assunção^a , A. Oliveira^a  and J. Almeida^{a*} 

^aDepartamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco – UFPE, Av. Professor Moraes Rego, 1235, Cidade Universitária, CEP 50670-901, Recife, PE, Brasil

^bDepartamento de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Campina Grande – UFCG, Campus Patos, Av. Universitária, s/n, Santa Cecília, CEP 58708-110, Patos, PB, Brasil

*e-mail: jacortez@ufpe.br

Received: October 10, 2019 – Accepted: November 20, 2019 – Distributed: November 30, 2020
(With 8 figures)

Abstract

This work evaluated the effect of seasonality on ant-plant interaction in a Seasonally Dry Tropical Forests, using as an ecological model the species *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae). We performed systematic collection of ants, herbivores and leaves in marked plants, evaluated the efficiency of herbivorous capture by ants, and the effects of ant presence over the pollinator behavior and plant fitness in dry and rainy seasons. The presence of ants in the plants reduced the number of herbivores (dry season: $F_{2,27}=4.7617$, $p=0.0166$; rainy season: $F_{2,27}=5.8655$, $p=0.0078$). However, the capture efficiency was negatively affected by the presence of myrmecophilous larvae, so that the average of ants recruited on termite leaves was 2.06 ants per termite, the average recruitment of ants on larval leaves was 22.4 larva ants. In addition, the presence of ants reduced pollinator visits and promoted fruit reduction during the dry season (ANOVA: $F = 3.44$; $p = 0.0653$). In conclusion, the association with ants can result in a balance not always favorable to the host plant, and this result actually depends on abiotic (e.g. precipitation) and biotic factors (e.g. ant species composition and abundance, influence of other trophic levels and identity of associated herbivores).

Keywords: cost-benefit, biotic defense, herbivory, pollinator, seasonality.

Custos e benefícios nas interações planta-formigas: variação sazonal

Resumo

Este trabalho avaliou o efeito da sazonalidade sobre a interação planta-formiga em uma Floresta Tropical Sazonal Seca, utilizando como modelo ecológico a espécie *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae). Realizamos coleta sistemática de formigas, herbívoros e folhas em plantas marcadas, avaliamos a eficiência de captura de herbívoros pelas formigas, e efeitos da presença de formigas sobre o comportamento dos polinizadores e fitness da planta nas estações seca e chuvosa. A presença de formigas nas plantas reduziu número de herbívoros (estação seca: $F_{2,27} = 4.7617$, $p = 0.0166$; estação chuvosa: $F_{2,27} = 5.8655$, $p = 0.0078$). No entanto, a eficiência de captura foi afetada negativamente pela presença de mirmecófilos larvas, enquanto a média de formigas recrutadas em folhas com cupins foi de 2,06 formigas por cupim, a média de recrutamento de formigas nas folhas com larvas foi de 22,4 formigas de larva. Além disso, a presença de formigas reduziu as visitas aos polinizadores e promoveu a redução de frutos durante a estação seca ($F = 3.44$, $p = 0.0653$). Em conclusão, a associação com formigas pode resultar em um balanço nem sempre favorável à planta hospedeira, e este resultado depende de fato de fatores abióticos (e.g. precipitação) e fatores bióticos (e.g. composição e abundância de espécies de formigas, influência de outros níveis tróficos, e identidade dos herbívoros associados).

Palavras-chave: custo-benefício, defesa biótica, herbivoria, polinizador, sazonalidade.

1. Introduction

The interspecific interactions are considered important processes that influences patterns of morphological adaptation as both physiological and consequent variation of species (Thompson, 2013), in addition to the standards organization and community stability (Mougi and Kondoh, 2012). Such interactions are often the result of coevolution, generating spatial, temporal and number of species differences (Thompson, 2013).

When it comes to interactions between insects and plants, the ecological success of ants stands out when compared to other animal groups, being evident, among other factors, by the expressive abundance of hymenopterans in terrestrial habitats (Hölldobler and Wilson, 1990). Furthermore, interactions involving ants attract big attention because they cover a wide variety of adaptations (Rico-Gray and Oliveira, 2007), showing strong evidence to consider

interactions between ants and plants as ‘cornerstone’ in many communities, especially in the tropics (Blüthgen et al., 2000; Rosumek et al., 2009).

Finding predictable and renewable food resources by ants in vegetation favors their use as a foraging substrate and explains the frequency of mutualistic relationships observed in these systems (Byk and Del-Claro, 2011). The plants resources, provided directly to the ants may be different and associated. For example, in myrmecophytes, which are nesting sites, are plants permanently inhabited by ant colonies specialize in providing plant protection (Rico-Gray and Oliveira, 2007)

Other resources are those found in myrmecophilous plants, which are not regularly occupied by ants, but frequently visited, due to: i) indirect associations with sugary exudate-producing hemiptera, known as honeydew, (Del-Claro et al., 2006) or presence of Lepidoptera larvae offering secretions (Kaminski et al., 2009); ii) the presence of extrafloral nectaries (Byk and Del-Claro, 2011). Thus, plants with EFN are very important for influencing the ant distribution.

Among the alternatives for understanding the patterns observed in ant-plant interactions, the hypothesis of “herbivorous protection” (sensu Bentley, 1977) has been intensively studied over the last three decades (Santos and Del-Claro, 2001; Vilhena-Potiguara et al., 2012; Martins et al., 2019). In Brazil, the ant-excluding has been conducted in the tropics showing that ants can indeed benefit plants reducing the impacts of herbivory (Marazzi et al., 2013).

It is noteworthy that in some cases the benefit of the association was not evidenced (O’dowd and Catchpole, 1983; Rashbrook et al., 1992), moreover the presence of myrmecophilous herbivores can completely change the role of ants in relation to plants, since these herbivores will have access to enemy-free space in the host plant because they benefit from the protection offered by the associated ants (Bächtold et al., 2016).

Moreover, beyond this classic predation view, where predators cause cascading effects when they consume their prey, other predator-transmitted effects would be non-lethal, when predator attributes elicit anti-predatory behavioral responses in their prey, affecting the entire network of trophic interactions interconnected by it (Terborgh and Estes, 2010).

This way the ants associated with extrafloral nectaries (EFN) can have bigger impact on abundance and visit rate of pollinator, causing behavioral changes in floral visitors (Martins et al., 2019), which may affect indirectly the reproductive fitness of some plant species.

However, the magnitude of costs and benefits may vary greatly due to temporal and spatial variations of some factors that influence interactions, such as abundance and richness of herbivorous insects, abundance and identity of ants, and even floral visitors (Cruz et al., 2018), which vary according to the availability and quality of plant resources. All of these factors are strongly influenced by climatic seasonality, with few studies evaluating the effects of seasonality on the cost and benefit variation

of these interactions in Seasonally Dry Tropical Forests (Díaz-Castelazo et al., 2013; Rico-Gray and Oliveira, 2007).

Therefore, this paper aims to test the hypotheses: H1) Plants with greater ant diversity are less visited by herbivorous insects; H2) Greater ant diversity leads to decrease in herbivory rate; H3) The patrolling of EFN-associated ants negatively affects the reproductive fitness of the plant; H4) Myrmecophilous herbivores attract more ants to host plants. The species *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae) was used as an ecological model.

2. Material and Methods

2.1. Study system and study site

Ipomoea carnea subsp. *fistulosa* (Martius and Choisy) belongs to the monophyletic family Convolvulaceae, widely distributed in the tropics (Junqueira and Simão-Bianchini, 2006). This species is a perennial shrub, common in Brazil due to its cultivation as an ornamental plant, native to South America (Antoniasci et al., 2007). The plant has ephemeral flowers, diurnal and reproductive system with self-incompatibility strategy (Paz et al., 2013). This species attracts several ant species due to the presence of extrafloral nectaries (EFN), two located on the abaxial leaf surface, five in the floral receptacle, and are also present and active in the floral buds (Martins et al., 2019).

The field experiment was developed at Fazenda Tamanduá, Santa Terezinha, Paraíba (7° 2’20” south latitude and 37°26’43” west longitude), distant 18 km from the city of Patos and 320 km from the capital, João Pessoa (Andrade et al., 2008). The Köppen-Geiger climate classification is Bsh type. This region is inserted in the semiarid Northeast, and is marked by droughts and erratic rains irregularly distributed throughout the year. The highest precipitation rates occur between January and April, with an annual average of 600 mm. The dry season usually starts in June and extends to January with the predominance of Caatinga formation with hot and dry climate (Cabral et al., 2013). The entire experimental design took place in a secondary succession border area, in the dry season between July and September 2018 and during the rainy season between February and May 2019, in an area in secondary succession stage (see Figure 1).

2.2. Experiment 1: Seasonal variations of the influence of EFN-associated ant patrolling over herbivore abundance and herbivory index

2.2.1. Objective

To evaluate if whether increased ants richness and abundance reduce the number of herbivores and herbivorous leaf area.

2.2.2. Procedure

We marked thirty individuals of *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* and quantified the number of branches of each plant in order to obtain a measure of the structural complexity of the plants and to test if it causes variation in abundance and richness of ants and herbivores. Subsequently we actively collected ants and herbivores using a manual

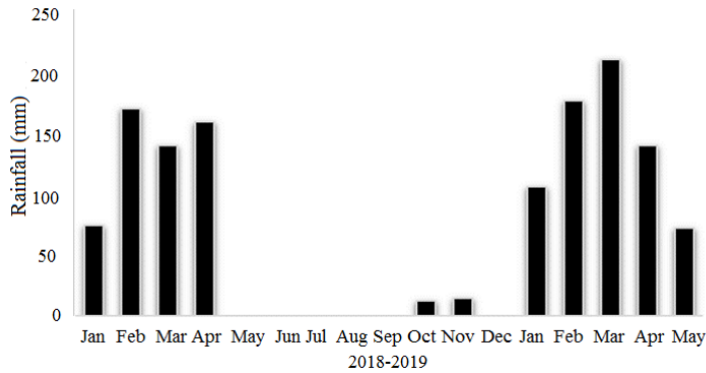


Figure 1. Rainfall in Santa Terezinha, Paraíba, Brazil.

entomological aspirator and tongs for manual collection for 20 minutes in each plant. For each of these plants, we selected a branch to avoid leaves at different stages of development, and then randomly selected 10 leaves to be removed, totaling 300 leaves that were scanned to analyze the herbivorous area using the Image J program (Rasband, 2011). We performed on each leaf the calculation consisting the summing the values of each herbivory mark over the value of the total area. Then we calculated the average proportion of the area that suffered herbivory in each plant (Adami-Rodrigues et al., 2004).

2.3. Experiment 2: Seasonal variation of ant efficiency in herbivore capture

Objective: To evaluate the ant efficiency in eliminating herbivores from plants patrolled by them and factors that may affect this efficiency.

Procedure: We performed tests using live termites of the Termitidae family as an ecological model of herbivores which were placed on a leaf that we randomly select, and later we measure the time of encounter, attack and removal of the termites by the ants. We performed 30 repetitions, and for each repetition we used a different plant (adapted from Vasconcelos, 1993).

Due to the occurrence of Lepidoptera mirmecophilous larvae of the Lycaenidae family during the rainy season, this experiment was repeated in 30 plants hosted by the larvae, following the same methodology previously described, with 30 replications, to evaluate the efficiency of ants in herbivore capture in detriment to the occurrence of these larvae. In addition, we evaluated the number of ants recruited for the elimination of each termite, just as we quantified the ants recruited when the leaves were exposed to the larvae. For this, we selected 60 plants without the occurrence of larvae to avoid influences. We used 30 plants for termite treatment and 30 for Lycaenidae larvae treatment, so we quantified the number of ants in exposed leaf to termites and larvae at time intervals of 2, 4, 6, 8 and 10 minutes. Subsequently, we randomly selected 30 plants hosted by the larvae and collected 10 leaves from each plant that were scanned and have the herbivorous leaf area evaluated using the Image J program (Rasband, 2011).

2.4. Experiment 3: Variation of the effect of EFN ant patrolling over pollinator visitation rate and reproductive fitness

Objective: To evaluate the effect of ants over flowers visitors and on plant reproductive success.

Procedure: We isolated 60 buds from 30 plants in papers bag the day before the experiment, of which we assigned 30 buds to the control group and 30 plants to the treatment group, which we manually removed all ants and applied a resin Tangle Foot® at 15cm from the inflorescence. This resin is non-toxic and acts as a physical barrier preventing ant access to the plant.

The experiment had a randomized blocks design ($n = 30$), each block consisting of 2 experimental units (two flowers) each received the following treatments: (1) control (flower without ants – inflorescence treated with tangle foot); (2) flower with free access to ants - untreated inflorescence with tangle foot resin. All flowers in each block were at least 30 cm apart to minimize any effect of ants on visitation rate of other controlled flowers. We observed the experimental flowers at a distance of at least 2m, avoiding an observer influence on the behavior of the visiting insects.

To quantify the number of visits and refuse (when individuals evaluate and then avoid landing) on each flower of the trio, we performed the observations simultaneously, quantifying the number of visits in each block for 10 minutes, totaling 50 min of each hour. These observations occurred from 6 am to 1 pm with 10-minute intervals every hour. Subsequently, we isolated the flowers again for fruiting observation and distinguished the treatments by the use of ribbons of different colors (Martins et al., 2019).

3. Statistical Analysis

To test if ant richness and abundance caused herbivore reduction, we performed a multiple linear regression, and used the herbivore abundance as the dependent variable and ant abundance and richness as explanatory variables. Possible differences in richness and abundance of ant and herbivore between seasons were evaluated by the paired T-test. We evaluated if the structural complexity of the plants influenced the richness and abundance of ants and

herbivores by performing a Simple Linear Regression for each season. In addition, we evaluated if the increasing ant richness and abundance reduced the herbivory with a Multiple Linear Regression, using the average proportion of herbivorous leaf area as a dependent variable and ant richness and abundance as an explanatory variables. We compared the encounter, attack, and removal times that ants performed to eliminate termites using Analysis of Variance (ANOVA) with one factor. We evaluated possible differences in the number of patrolled ants in plants with termite and in plants with *Lycaenidae* larvae using a non-parametric Kruskal-Wallis test. Finally, we tested the differences in the number of visits between treatments of ant patrolling experiments by a randomized block Analysis of Variance. Regarding the number of fruits formed in the flowers of each treatment, we compared using an Analysis of Variance (ANOVA) with one factor. However, before the analysis, we tested the variances through the Shapiro-Wilk test and when were needed, we transformed the data into square root to reduce the differences between variances. All data were analyzed at 0.05% significance through the STATISTICA 13.3 program (STATSOFT, 2017).

4. Results

4.1. Influence of EFN-associated ants on leaf herbivory, herbivore richness and abundance

We collected a total of 2.514 ant individuals, 43 morphospecies, and 4 subfamilies. Of this total, 642 occurred in the dry season with 27 morphospecies. For the rainy season, we recorded 1.872 individuals and 24 morphospecies. The ant abundance was significantly higher during the rainy season (paired T-test: $t=-2.9826$, $p=0.0029$) (see Figure 2).

Among the Formicidae, the subfamily Myrmicinae was the most abundant in both seasons, followed by Formicinae, but there was no significant difference in ant richness between the dry and rainy seasons (paired T-test: $t=-0.8064$, $p=0.2133$) (see Figure 2). The subfamilies Myrmicinae and Formicinae showed the highest richness in both seasons, followed by Pseudomyrmecinae and Dolichoderinae. We point out that for a total of 44 recorded species, only seven morphospecies occurred during both

seasons (as shown in Table 1), while the other morphospecies occurred either during the dry season or during the rainy season. We collected 1.240 individuals from herbivorous insects. The most abundant order was Coleoptera with 1.210 individuals, followed by Hemiptera with 21 individuals, and Orthoptera with 9, besides collecting 35 larvae. Among the herbivores, there were 60 morphospecies, so the order with the highest richness was Coleoptera with 48 morphospecies (as shown in Table 2).

During the dry season, we recorded 907 Coleoptera individuals, distributed in 6 families and 32 morphospecies. The Hemiptera showed only seven individuals from three families and four morphospecies. During the rainy season, we recorded 303 Coleoptera individuals, distributed in five families and 24 morphospecies. The order Hemiptera had only 14 individuals, distributed in five families and seven morphospecies, besides the Orthoptera order with only one morphospecies (as shown in Table 2). Thus, both richness (paired T-test: $t=2.6807$, $p=0.006$) and abundance (paired t-test: $t=2.5128$, $p=0.0089$) were higher during the dry season.

The proportion of herbivorous leaf area per plant was also higher during this season (Paired T-test = $t=4.2461$, $p<0.0001$) coinciding with the season of lower ant abundance and higher herbivore abundance and richness (see Figure 3).

Plant structural complexity, measured by the number of branches during the dry season, influenced ant richness ($F=5.5336$, $p=0.0245$, see Figure 4), but did not influence abundance ($F=1.4686$, $p=0.234$). It did not influence the richness ($F=0.5030$, $p=0.509$) and abundance ($F=1.3809$, $p=0.2486$) of herbivores for this season. During the rainy season the structural complexity of the plants did not influence the richness ($F=0.997$, $p=0.6725$) and abundance ($F=1.3812$, $p=0.2485$) of herbivores, nor did it influence the richness ($F=0.0014$, $p=0.969$) and abundance ($F=1.578$, $p=0.2172$) of ants.

Increasing ant abundance and richness reduced herbivore abundance in the dry season ($F_{2,27}=4.7617$, $p=0.0166$) and in the rainy season ($F_{2,27}=5.8655$, $p=0.0078$), so that more abundant plants and ant richness presented a lower herbivore abundance (see Figure 5). Likewise, plants with

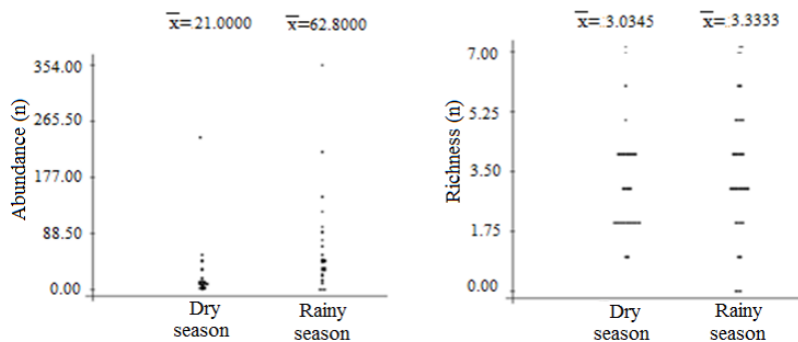


Figure 2. Abundance and richness of ants associated with *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* EFNs during the dry and rainy season in Caatinga ecosystem.

Table 1. Formicidae abundance associated with *Ipomoea Carnea* subs. *fistulosa* EFNs during the dry and rainy season in Caatinga ecosystem, separated according to their subfamilies.

FORMICIDAE		ABUNDANCE	
SUBFAMILY	Morphospecies	Dry season	Rainy season
Myrmicinae	Myrmicinae sp1	9	0
	Myrmicinae sp2	1	0
	Myrmicinae sp3	1	0
	Myrmicinae sp4	259	0
	Myrmicinae sp5	1	0
	Myrmicinae sp6	0	0
	Myrmicinae sp7	1	0
	Myrmicinae sp8	22	0
	Myrmicinae sp9	30	0
	Myrmicinae sp10	7	0
	Myrmicinae sp11	0	11
	Myrmicinae sp12	0	2
	Myrmicinae sp13	0	178
	Myrmicinae sp14	0	7
	Myrmicinae sp15	0	55
	Myrmicinae sp16	0	689
	Myrmicinae sp17	0	1
	Myrmicinae sp18	0	15
	Myrmicinae sp19	0	14
Formicinae	Formicinae sp1	53	582
	Formicinae sp2	6	62
	Formicinae sp3	64	10
	Formicinae sp4	7	0
	Formicinae sp5	89	0
	Formicinae sp6	6	0
	Formicinae sp7	1	1
	Formicinae sp8	24	0
	Formicinae sp9	0	28
	Formicinae sp10	0	171
	Formicinae sp11	0	6
	Formicinae sp12	0	4
	Formicinae sp13	0	4
	Formicinae sp14	0	1
	Formicinae sp15	0	1
Dolichoderinae	Dolichoderinae sp1	1	0
	Dolichoderinae sp2	4	0
	Dolichoderinae sp3	3	0
	Dolichoderinae sp4	35	0
	Dolichoderinae sp5	3	0
Pseudomyrmecinae	Pseudomyrmecinae sp1	2	1
	Pseudomyrmecinae sp2	8	23
	Pseudomyrmecinae sp3	2	5
	Pseudomyrmecinae sp4	3	0
	Pseudomyrmecinae sp5	0	1
TOTAL		642	1872

Table 2. Abundance of herbivores, Separated by Orders and Families.

ORDER/FAMILY		ABUNDANCE	
COLEOPTERA	Morphospecies	Dry season	Rainy season
Chrysomelidae	Galerucinae sp1	26	6
	Galerucinae sp2	1	240
	Galerucinae sp3	11	0
	Alticinae sp1	2	6
	Alticinae sp2	1	0
	Alticinae sp3	4	0
	Alticinae sp4	18	0
	Alticinae sp5	4	0
	Alticinae sp6	2	0
	Alticinae sp7	2	0
	Alticinae sp8	0	1
	Alticinae sp9	0	7
	Alticinae sp10	1	0
	Alticinae sp11	2	0
	Bruchinae sp1	4	1
	Bruchinae sp2	4	0
	Bruchinae sp3	1	1
	Bruchinae sp4	10	0
	Bruchinae sp5	1	1
	Bruchinae sp6	2	0
	Bruchinae sp7	1	1
	Bruchinae sp8	1	0
	Bruchinae sp9	2	0
	Bruchinae sp10	0	1
	Bruchinae sp11	0	2
	Cryptocephalinae sp1	0	3
	Cryptocephalinae sp2	2	0
	Cryptocephalinae sp3	0	1
	Cassidinae sp1	0	3
	Cassidinae sp2	0	1
	Cassidinae sp3	0	1
	Cassidinae sp4	786	4
	Eumopinae sp1	0	2
	Chrysomelidae sp1	2	0
Curculionidae	Curculionidae sp1	1	0
	Curculionidae sp2	1	0
	Curculionidae sp3	0	0
	Curculionidae sp4	1	0
Erotylidae	Erotylidae sp1	8	1
	Erotylidae sp2	2	0
Buprestidae	Buprestidae sp1	0	1
	Buprestidae sp2	0	3
Lampyridae	Lampyridae sp1	2	0
	Lampyridae sp2	0	1
Tenebrionidae	Tenebrionidae sp1	0	14
Cerambycidae	Cerambycidae sp1	0	1
Nitidulidae	<i>Conotelus</i> sp 1	1	0
Anobiidae	Anobiidae sp1	1	0

Table 2. Continued...

ORDER/FAMILY		ABUNDANCE	
Hemiptera			
Aphidoidea	Aphidoidea sp1	0	1
	Aphidoidea sp2	4	0
Cicadeliidae	Cicadeliidae sp1	1	0
	Cicadeliidae sp2	0	1
	Cicadeliidae sp3	0	1
	Cicadeliidae sp4	1	0
	Cicadeliidae sp5	0	0
Pyrrhocoridae	Pyrrhocoridae sp1	0	1
	Pyrrhocoridae sp2	0	5
Geocoridae	Geocoridae sp1	0	4
	Geocoridae sp2	1	0
Rhopalidae	Rhopalidae sp1	0	1
Orthoptera			
Acrididae	Acrididae sp1	0	9
TOTAL		914	326

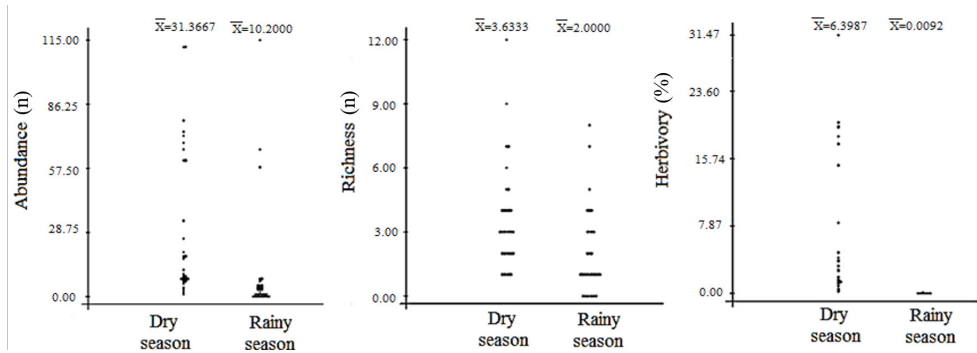


Figure 3. Abundance and richness of herbivorous insects and proportion of herbivorous leaf area in *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* during the dry and rainy season in Caatinga ecosystem.

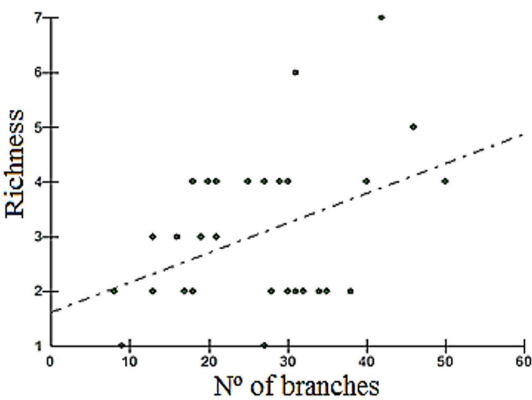


Figure 4. Linear regression between plant structural complexity and ant richness in the dry period.

higher ant abundance and richness had lower proportion of herbivorous leaf area during the dry season ($F_{2,27}=3.9925$, $p=0.0295$), but not during the rainy season ($F_{2,27}=0.8072$, $p=0.5398$).

4.2. Temporal variation of ant efficiency in termite capture

Most termite encounters, attacks, and removals occurred between zero and one minute in the dry and rainy seasons (see Figure 6). There was no significant difference in the time ($F = 0.4656$, $p = 0.5047$) taken by ants to find termites between year seasons (Dry season = 00min: 22s, $n = 30$; Rainy season = 00min: 13s, $n = 30$). However, the attack time (average dry period = 00min: 56s; rainy = 00min: 05s) ($F = 7.8315$, $p = 0.007$) and removal (mean dry period = 1 minute: 48 seconds; rainy = 00min: 15s) ($F = 17.7361$, $p = 0.0002$) was lower during the rainy season.

The occurrence of Lepidoptera larvae of the Lycaenidae family on leaves of *I. carnea* subs. *fistulosa* during the rainy season negatively affected the efficiency of termite capture by ants.

Thus, of the 30 termites that were placed on leaves of larvae plants, only 3 of them were eliminated from the plants and all by a single ant. Ants recruitment was also different in termites and larvae plants, while the average of ants recruited on termite leaves was 2.06 ants per termite, the average recruitment of ants in larvae leaves

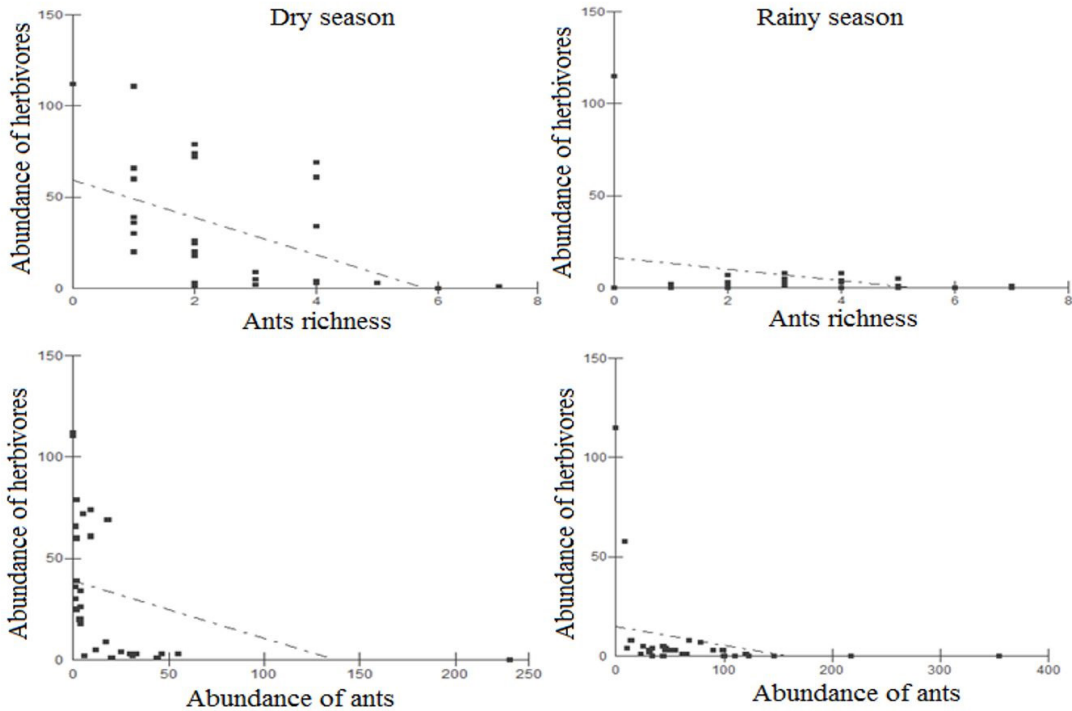


Figure 5. Effect of ant abundance and richness on herbivore abundance during the dry season and rainy season in *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* in Caatinga ecosystem.

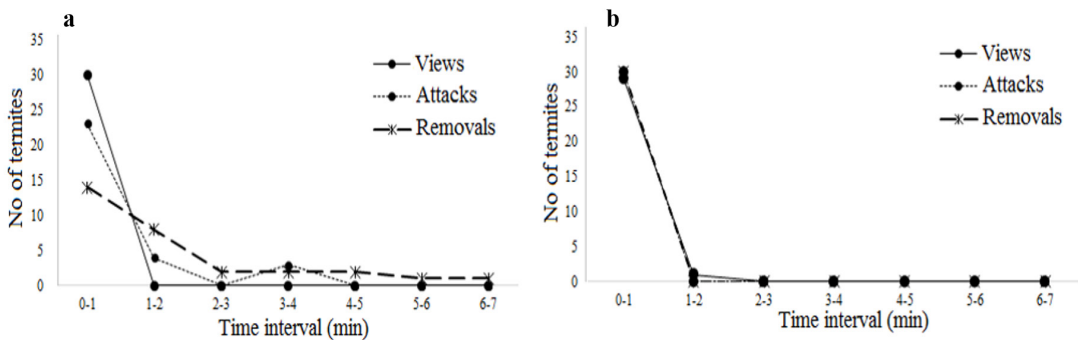


Figure 6. Number of termites found, attacked and removed by ants associated with EFNs at different time intervals in the Caatinga ecosystem. (a) Dry season; (b) Rainy season.

was 22.4 larva ants (non-parametric Kruskal-Wallis test: $H = 89.78$, $p = <0.0001$), showing variations at different time intervals (see Figure 7).

Furthermore, the average proportion of plant herbivorous leaf area with larval occurrence was 12.31 ($n = 30$ plants, 300 leaves), while in plants without larvae it was 0.01 ($n = 30$ plants, 300 leaves).

4.3. Variation of the effect of ant patrolling of EFNs on pollinator visitation rate and reproductive fitness

During the dry season, the flowers of *I. carnea* subs. *fistulosa* were visited by bees, wasps and flies during the experiment, totaling 957, 22 and 12 visits, respectively.

We recorded a total of 76 visits in ant-patrolled flowers, while in ant free access flowers we recorded 915 visits, with a significant difference (block randomized ANOVA: $F_{1,120} = 43.88$, $p < 0.001$) in the number of visits to flower with and without ants, so visitors were negatively affected by ant patrolling. During the rainy season, there were a total of 446 bee visits, 46 fly visits and 9 wasp visits. Of this total, flowers patrolled by ants had a record of 152 visits, while isolated flowers of ants, there were a total of 349 (ANOVA randomized blocks $F_{1,120} = 11.61$, $p = 0.0013$) (see Figure 8).

The number of avoidances during the dry season for bees, wasps and flies was 125, 95 and 6 respectively. We recorded

a total of 226 avoidances, of which 97 in branch flowers with ants and 129 avoidances in branch flowers without ants (randomized block ANOVA: $F_{1,120} = 1.24$, $p = 0.0297$).

It is noteworthy that all the droppings recorded in flowers without ants, was due to the previous presence of bees within the flowers at the time of some visits, so the bees avoided flowers that were already occupied by other bees. This occurred differently in flowers without ants, where visitors clearly avoided the flowers by the presence of ants that exhibited aggressive behavior, promptly advancing toward the pollinators, who in turn gave up completing the visit (see Figure 8).

During the rainy season, there was a greater number of avoidances in ant-patrolled flowers, with significant difference (randomized block ANOVA: $F_{1,180} = 55.75$, $p = 0.0001$), occurring 148 bee avoidances, 29 wasp and 7 avoidances of flies on

these flowers, totaling 184 avoidances. Regarding the flowers that were isolated from the presence of ants, there was a lower occurrence of this behavior, with 22, 28 and 22 avoidances for bees, wasps and flies, respectively totaling 72 avoidances (see Figure 8).

The significant reduction in the number of visits to ant-patrolled flowers during the dry season was negatively reflected in reproductive fitness, so ant-patrolled flowers had reproductive success of only 26.66%, while flowers isolated from presence of ants had a reproductive success of 76.66% of fruiting, differing significantly (ANOVA: $F = 14.781$, $p = 0.0015$; TUKEY: $p < 0.01$).

During the rainy season, there was also a lower fruiting rate in flowers patrolled by ants, with fruiting in 46.66% of the flowers, while flowers isolated from the presence of ants showed a reproductive success of 70% of

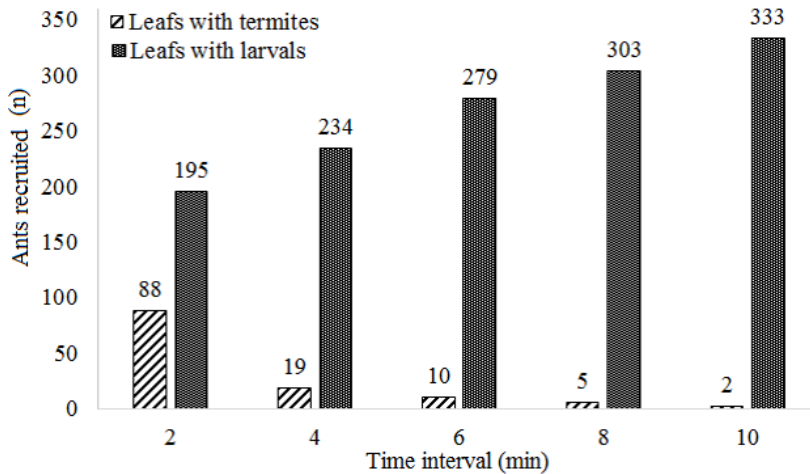


Figure 7. Mean and standard deviation of time spent by EFN-associated ants to find, to attack and to remove termites on leaves of *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* during the dry and rainy seasons in the Caatinga ecosystem.

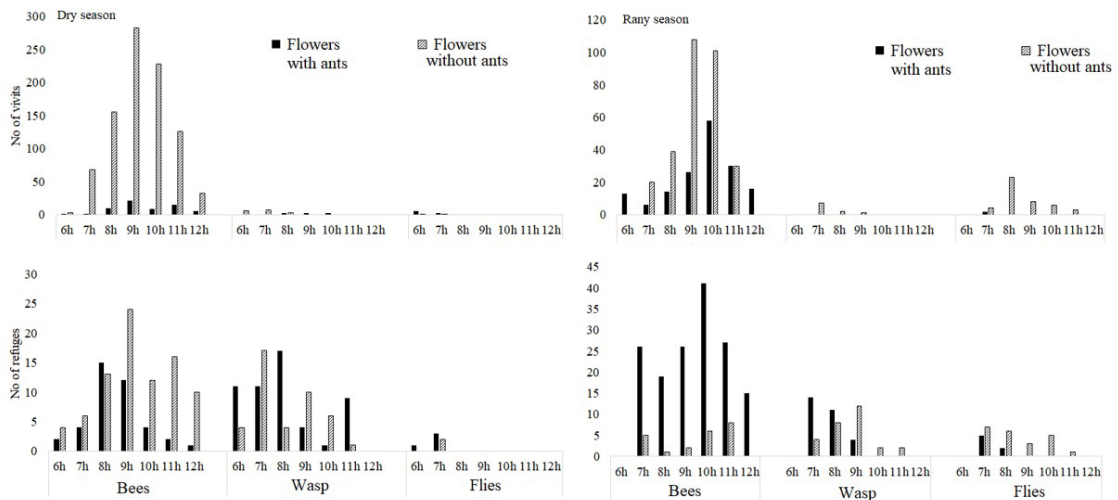


Figure 8. Number of visits and avoidances by bees, wasps and flies on flowers of *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa*, during the dry and rainy season in Caatinga ecosystem.

fruiting. The difference was not significant for this season (ANOVA: $F = 3.44$, $p = 0.0653$).

5. Discussion

5.1. Seasonal variations of ant-plant interactions and their effects on herbivores

Many studies claim that the highest percentages of herbivory occur in the rainy season (Aide, 1992; Coley and Barone, 1996; Gobbo-Neto and Lopes, 2007, due to the increased abundance of herbivorous insects during this period. However, for the present work the highest proportions of herbivory occurred during the dry season. Several authors (Edwards and Wratten, 1981; Bezemer and Jones, 1998; Agrell et al., 2006) have shown that factors such as nutritional conditions and climate change can bring about sudden changes in plant quality, greatly affecting insects, so plants under water or nutritional stress are considered more susceptible to herbivore attack. Making ant protection even more effective during the dry season.

During the rainy season the increase in ant abundance and richness was not related to the herbivory reduction, however, the plants presented lower herbivory index and lower herbivore abundance and richness, lower herbivory occurrence and lower Herbivore abundance and richness may be more related to the chemical defenses of the plant. In addition, some studies have shown that these associations between plants and ants are fragile and susceptible to species “cheaters” which divert the benefits of interactions only to one side (Izzo and Vasconcelos, 2002; Izzo and Peneti-Benelli, 2011).

In the present work, during the rainy season the plants were being hosted by Lepidoptera larvae of the Lycaenidae family that recruited a large number of ants that foraged the plants. There are basically two consequences for herbivorous insects in ant-plant systems (1) the high frequency of ants on the foliage has a negative effect on herbivores and limits the existence of safe, free spaces from natural enemies (Floren et al., 2002); (2) myrmecophilous herbivorous species have access to enemy-free space in the host plant because they benefit from the protection afforded by the associated ants (Pierce et al., 2002). Thus, this work brings results that show the presence of an opportunistic relationship during the rainy season, since the ants benefited not only from the extrafloral nectar, but also from the secretions produced by the larvae, while plants were no longer protected from other herbivores, while they were being consumed by larvae that caused high proportions of herbivorous area.

Myrmecophilous larvae have the ability to mimic chemical signals, morphological, and / or behavioral used in ants' intraspecific communication (Hölldobler and Wilson, 1990), being well documented for the Lycaenidae family and the nature of these interactions is considered mutualistic, since ants receive nutritious secretions produced by specialized glands (Newcomer, 1912; DeVries and Baker, 1989), and in return the larvae receive protection against predators and parasitoids (Pierce and Mead, 1981).

According to Pierce et al. (2002), myrmecophilous larvae can manipulate ant behavior in three ways: appeasing aggressive behavior, maintaining interest in symbiosis, and inducing defensive behavior. These ant behavioral responses are mediated by the myrmecophilic organs in three ways: (1) through nutritional rewards produced by glands (also called nectariferous organs); (2) by chemical communication; (3) by sound communication.

In addition, studies on the nutritional content of these secretions have shown a higher amino acid richness than that found in other available liquid food sources for ants in vegetation (DeVries and Baker, 1989), which justifies the large number of ants patrolled on plants hosted by larvae, allowing us to state that during the rainy season the efficiency of herbivore capture and plant fidelity by the ants was affected.

5.2. Seasonal variations of the effect of ant presence on pollinator visit and plant reproductive fitness

Mutualistic interactions are often studied focusing on pairs of species. However, species are naturally involved in multiple direct and indirect interactions, with varying results in space and time (Rudgers and Strauss, 2004; Kersch and Fonseca, 2005; Diaz-Castelazo et al., 2013). Nectar secretion can mediate mutualistic interactions by providing reward to pollinators and anti-herbivore advocates (Grasso et al., 2015). However, climate seasonality, ant abundance and identity may cause variations of these results, showing that these are in fact conditional mutualisms, which demand a cost for the plant. Other works show the existence of “trade-offs” for plants patrolled by ants (Redman et al., 2001; Cruz et al., 2019).

In the present study, ants caused a significant reduction in the number of pollinator visits, as observed by Cruz et al. (2019) and by Martins et al. (2019). According to D'Attilo et al. (2009) only visual clues, that is, mimetic models that indicate the presence of ants are sufficient to produce such a reduction in visitors, especially bees.

The results showed a predominance of visits and avoidances by bees, and this is justified by the fact that the plant is an oligophilic melitophilous species, with promiscuous pollination, since more than one bee participates in the pollination process and have easy access to floral resources. (Faegri and Van Der Pijl, 2013). Thus, this higher behavioral response of bees to a potential predator is due to the strong pressure exerted by the predation itself (Ings and Chittka, 2009), and the bees have great vision, the high ability to detect morphological characters (Gonçalves-Souza et al., 2008), aggressive behavioral characters (Ings and Chittka, 2009), and chemical odors (Dicke and Grostal, 2001) that can be emitted by the visiting ants of EFNs.

Ipomoea carnea subs. *fistulosa* is a self-incompatible species, and therefore relies on pollinators for reproduction more than other plant species (Schlindwein and Medeiros 2006). Thus, the lower number of flower visits with free ant access to EFNs led to a significant reduction in fruit production during the dry season. This can be justified by considering abiotic and biotic factors.

The scarcity of water leads the plant, even if perennial and with continuous fruiting, the lowest fruit production. This is because seasonality exposes plants to periodic changes, mainly through factors such as water, light and temperature, with plants having to physiologically adjust to these conditions (Williams and Allan, 2002) prioritizing the essential for survival in the face of water scarcity.

As for biotic factors, such as the presence of ants affecting plant-pollinator interaction, according to Bächtold et al. (2016) these interactions depend on a myriad of factors such as the identity and abundance of floral visitors, as well as the foraging and recruitment strategy of ants. Additionally, direct and indirect plant defenses require resources that limit energy investment in growth and reproduction (Redman et al., 2001). Here we see that the end result of the trade-off between breeding and protection, at least during the dry season for the host plant, so that in the presence of ants, the plants showed a significant reduction in herbivore numbers and a lower proportion of herbivores and herbivorous leaf area in both seasons (dry and rainy).

During the dry season the significant reduction in fruit production in ant-patrolled plants leads us to believe that the protection of photosynthetic tissue is more important to the plant than fruiting, other studies show this balance of cost and benefits in interactions between plants and ants (Cuautle and Rico-Gray, 2003; Nascimento and Del-Claro, 2010; Cruz et al., 2019).

Fruit reduction may also be at the expense of increased nectar production. Studies have shown that plants with EFN can increase nectar production when ants are present to optimize defensive behavior (D'Attilo et al., 2015; Grasso et al., 2015; Heil, 2015; Del-Claro et al., 2016). This would also justify the extremely aggressive behavior observed in ants visiting EFNs during the dry season, because although the species of ants associated with *I. carnea* vary temporally and in defensive capacity, they patrol plants (Cruz et al., 2019). Furthermore, due to their intensive patrolling, ants are likely to induce higher nectar production compared to other associated organisms, such as potential and enemy pollinators, who use nectar as their primary or alternative resource (Torres-Hernandez et al., 2000; Rafael et al., 2012), thus affecting visitation and fruiting.

Finally, we can say that we partially corroborate hypotheses H1 and H4, while hypotheses H2 and H3 we corroborated only for the dry season. In conclusion, this study showed that association with ants may result in a balance not always favorable to the host plant, but that the result actually depends on abiotic factors (e.g. precipitation) and biotic factors (e.g. composition and abundance of ant species, influence of other trophic levels, and identity of associated herbivores). Future studies may investigate the modulation of the plant in the production of extrafloral nectar related to phenological stages that in Dry Seasonal Tropical Forests has strong influence of climatic seasonality. Our results help to understand the mechanisms involved in trophic interactions within the complex network of

interactions involving ants and plants and how these results are not fixed and therefore highly conditional.

Acknowledgements

To the Postgraduate Program in Plant Biology of UFPE, Tamanduá Institute for their financial and logistical support and the Brazilian Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq – PQ 307422/2012-7 and PQ 309965/2016-0). Finally, we gratefully thank the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Brasil (Finace Code 001) for the financial aid.

References

- ADAMI-RODRIGUES, K., IANNUZZI, R. and PINTO, I.D., 2004. Permian plant-insect interactions from a Gondwana flora of southern Brazil. *Fossils and Strata*, vol. 51, no. 51, pp. 106-125.
- AGRELL, J., ANDERSON, P., OLESZEK, W., STOCHMAL, A. and AGRELL, C., 2006. Elevated CO₂ levels and herbivore damage alter host plant preferences. *Oikos*, vol. 112, no. 1, pp. 63-72. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.13614.x>.
- AIDE, T.M., 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica*, vol. 24, no. 4, pp. 532-537. <http://dx.doi.org/10.2307/2389016>.
- ANDRADE, R.L., SOUTO, J.S., SOUTO, P.C. and BEZERRA, D.M., 2008. Deposição de serrapilheira em área de caatinga na RPPN "fazenda tamanduá", Santa Terezinha-PB. *Revista Caatinga*, vol. 21, no. 2, pp. 223-230.
- ANTONIASSI, N.A., FERREIRA, E.V., SANTOS, C.E., ARRUDA, L.P., CAMPOS, J.L.E., NAKAZATO, L. and COLODEL, E.M., 2007. Intoxicação espontânea por *Ipomoea carnea* subsp. *fistulosa* (Convolvulaceae) em bovinos no Pantanal Matogrossense. *Pesquisa Veterinária Brasileira*, vol. 27, no. 10, pp. 415-418. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-736X2007001000005>.
- BÄCHTOLD, A., SILVA, E.A. and DEL-CLARO, K., 2016. Ants, plant characteristics and habitat conservation status affect the occurrence of myrmecophilous butterflies on an extrafloral nectaried Malpighiaceae. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, vol. 51, no. 2, pp. 112-120. <http://dx.doi.org/10.1080/01650521.2016.1198192>.
- BENTLEY, B.L., 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 8, no. 1, pp. 407-427. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.08.110177.002203>.
- BEZEMER, R.M. and JONES, T.H., 1998. Plant-insect interactions in elevated atmospheric CO₂: quantitative analyses and guild effects. *Oikos*, vol. 82, no. 2, pp. 212-222. <http://dx.doi.org/10.2307/3546961>.
- BLÜTHGEN, N., VERHAAGH, M., GOITÍA, W., JAFFÉ, K., MORAWETZ, W. and BARTHLOTT, W., 2000. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia*, vol. 125, no. 2, pp. 229-240. <http://dx.doi.org/10.1007/s004420000449>. PMID:24595834.
- BYK, J. and DEL-CLARO, K., 2011. Ant-plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral

- nectar on ant colony fitness. *Population Ecology*, vol. 53, no. 2, pp. 327-332. <http://dx.doi.org/10.1007/s10144-010-0240-7>.
- CABRAL, G.A.L., SAMPAIO, E.V.S.B. and ALMEIDA-CORTEZ, J.S., 2013. Estrutura espacial e biomassa da parte aérea em diferentes estádios sucessionais de Caatinga, em Santa Terezinha, Paraíba. *Revista Brasileira de Geografia Física*, vol. 6, pp. 566-574. <http://dx.doi.org/10.5935/1984-2295.20130057>.
- COLEY, P.D. and BARONE, J.A., 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 27, no. 1, pp. 305-335. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.305>.
- CRUZ, N., CRISTALDO, P.F., BACCI, L., ALMEIDA, C.S., CAMACHO, G.P., SANTANA, A.S., RIBEIRO, E.J.M., OLIVEIRA, A.P., SANTOS, A.A. and ARAÚJO, A.P.A., 2018. Variation in the composition of ants on defense of host plant *Turnera subulata* (Turneraceae): strong response to simulated herbivore attacks and to herbivore's baits. *Arthropod-Plant Interactions*, vol. 12, no. 1, pp. 113-121. <http://dx.doi.org/10.1007/s11829-017-9559-8>.
- CRUZ, N.G., ALMEIDA, C.S., BACCI, L., CRISTALDO, P.F., SANTANA, A.S., OLIVEIRA, A.P., RIBEIRO, E.J.M. and ARAÚJO, A.P.A., 2019. Ant associations in the Neotropical shrub *Turnera subulata* (Turneraceae): costs or benefits to the host plant? *Austral Ecology*, vol. 44, no. 1, pp. 60-69. <http://dx.doi.org/10.1111/aec.12652>.
- CUAUTLE, M. and RICO-GRAY, V., 2003. The effect of wasps and ants on the reproductive success of the extrafloral nectaried plant *Turnera ulmifolia* (Turneraceae). *Functional Ecology*, vol. 17, no. 3, pp. 417-423. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00732.x>.
- D'ATTILO, W., AGUIRRE, A., FLORES-FLORES, R.V., FAGUNDES, R., LANGE, D., GARCÍA-CHÁVEZ, J., DEL-CLARO, K. and RICO-GRAY, V., 2015. Secretory activity of extrafloral nectaries shaping multitrophic ant-plant-herbivore interactions in an arid environment. *Journal of Arid Environments*, vol. 114, pp. 104-109. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2014.12.001>.
- D'ATTILO, W., MARQUES, C.E., FALCÃO, F.J.C. and MOREIRA, D.D.O., 2009. Interações mutualísticas entre formigas e plantas. *EntomoBrasilis*, vol. 2, no. 2, pp. 32-36. <http://dx.doi.org/10.12741/ebrazilis.v2i2.44>.
- DEL-CLARO, K., ARRUDA, R. and CARVALHO, L.N., 2006. Host specificity of a Brazilian mistletoe, *Struthanthus* aff. *polyanthus* (Loranthaceae), in cerrado tropical savanna. *Flora-Morphology, Distribution. Functional Ecology of Plants*, vol. 201, no. 2, pp. 127-134. <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2005.07.001>.
- DEL-CLARO, K., RICO-GRAY, V., TOREZAN-SILINGARDI, H.M., ALVES-SILVA, E., FAGUNDES, R., LANGE, D., D'ATTILO, W., VILELA, A.A., AGUIRRE, A. and RODRIGUEZ-MORALES, D., 2016. Loss and gains in ant-plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. *Insectes Sociaux*, vol. 63, no. 2, pp. 207-221. <http://dx.doi.org/10.1007/s00040-016-0466-2>.
- DEVRIES, P.J. and BAKER, I., 1989. Butterfly exploitation of an ant-plant mutualism: adding insult to herbivory. *Journal of the New York Entomological Society*, vol. 97, no. 3, pp. 332-340.
- DIAZ-CASTELAZO, C., SANCHEZ-GALVAN, I.R., GUIMARÃES JUNIOR, P.R., RAIMUNDO, R.L. and RICO-GRAY, V., 2013. Long-term temporal variation in the organization of an ant-plant network. *Annals of Botany*, vol. 111, no. 6, pp. 1285-1293. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mct071>. PMID:23704116.
- DICKE, M. and GROSTAL, P., 2001. Chemical detection of natural enemies by arthropods: an ecological perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 32, no. 1, pp. 1-23. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.113951>.
- EDWARDS, P.J. and WRATTEN, S.D., 1981. *Ecologia das interações entre insetos e plantas*. São Paulo: EPU/Editora da Universidade de São Paulo, Vol. 27.
- FAEGRI, K. and VAN DER PIJL, L., 2013. *Principles of pollination ecology*. USA: Elsevier.
- FLOREN, A., BIUN, A. and LINSSENMAIR, E.K., 2002. Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. *Oecologia*, vol. 131, no. 1, pp. 137-144. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-002-0874-z>. PMID:28547503.
- GOBBO-NETO, L. and LOPES, N.P., 2007. Plantas medicinais: fatores de influência no conteúdo de metabólitos secundários. *Química Nova*, vol. 30, no. 2, pp. 374-381. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-40422007000200026>.
- GONÇALVES-SOUZA, T., OMENA, P.M., SOUZA, J.C. and ROMERO, G.Q., 2008. Trait-mediated effects on flowers: artificial spiders deceive pollinators and decrease plant fitness. *Ecology*, vol. 89, no. 9, pp. 2407-2413. <http://dx.doi.org/10.1890/07-1881.1>. PMID:18831161.
- GRASSO, D.A., PANDOLFI, C., BAZIHIZINA, N., NOCENTINI, D., NEPI, M. and MANCUSO, S., 2015. Extrafloral-nectar-based partner manipulation in plant-ant relationships. *AoB Plants*, vol. 7, pp. plv002. <http://dx.doi.org/10.1093/aobpla/plv002>. PMID:25589521.
- HEIL, M., 2015. Extrafloral nectar at the plant-insect interface: a spotlight on chemical ecology, phenotypic plasticity, and food webs. *Annual Review of Entomology*, vol. 60, no. 1, pp. 213-232. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020753>. PMID:25564741.
- HÖLLDOBLER, B. and WILSON, E.O., 1990. *The ants*. Harvard: Harvard University Press. <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-10306-7>.
- INGS, T.C. and CHITTKA, L., 2009. Predator crypsis enhances behaviourally mediated indirect effects on plants by altering bumblebee foraging preferences. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 276, no. 1664, pp. 2031-2036. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2008.1748>.
- IZZO, T.J. and PENETI-BENELLI, A., 2011. Relação entre diferentes espécies de formigas e a mirmecófitia *Cordia nodosa* Lamarck (Boraginaceae) em áreas de mata ripária na Amazônia mato-grossense. *Acta Amazonica*, vol. 41, no. 3, pp. 355-360. <http://dx.doi.org/10.1590/S0044-59672011000300004>.
- IZZO, T.J. and VASCONCELOS, H.L., 2002. Cheating the cheater: domatia loss minimizes the effects of ant castration in an Amazonian ant-plant. *Oecologia*, vol. 133, no. 2, pp. 200-205. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-002-1027-0>. PMID:28547307.
- JUNQUEIRA, M.E.R. and SIMÃO-BIANCHINI, R., 2006. O gênero *Evolvulus* L. (Convolvulaceae) no município de Morro do Chapéu, BA, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, vol. 20, no. 1, pp. 152-172. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062006000100015>.
- KAMINSKI, L.A., SENDOYA, S.F., FREITAS, A.V.L. and OLIVEIRA, P.S., 2009. Ecologia comportamental na interface

- formiga-planta-herbívoros: interações Entre formigas e lepidópteros. *Oecologia Brasiliensis*, vol. 13, pp. 27-44.
- KERSCH, M.F. and FONSECA, C.R., 2005. Abiotic factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. *Ecology*, vol. 86, no. 8, pp. 2117-2126. <http://dx.doi.org/10.1890/04-1916>.
- MARAZZI, B., BRONSTEIN, J.L. and KOPTUR, S., 2013. The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Annals of Botany*, vol. 111, no. 6, pp. 1243-1250. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mct109>. PMID:23704115.
- MARTINS, J., CARNEIRO, A., SOUZA, L. and ALMEIDA-CORTEZ, J., 2019. How pollinator visits are affected by flower damage and ants presence in *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Martius and Choise) (Convolvulaceae)?. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, In press. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.189025>.
- MOUGI, A. and KONDOH, M., 2012. Diversity of interaction types and ecological community stability. *Science*, vol. 337, no. 6092, pp. 349-351. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1220529>. PMID:22822151.
- NASCIMENTO, E.A. and DEL-CLARO, K., 2010. Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna. *Flora - Morphology Distribution Functional Ecology of Plants*, vol. 205, no. 11, pp. 754-756. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2009.12.040>.
- NEWCOMER, E.J., 1912. Some observations on the relations of ants and lycaenid caterpillars, and a description of the relational organs of the latter. *Journal of the New York Entomological Society*, vol. 20, no. 1, pp. 31-36.
- O'DOWD, D.J. and CATCHPOLE, E.A., 1983. Ants and extrafloral nectaries: no evidence for plant protection in *Helichrysum* spp.—ant interactions. *Oecologia*, vol. 59, no. 2-3, pp. 191-200. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00378837>. PMID:28310233.
- PAZ, J.R.L., GIMENES, M. and PIGOZZO, C.M., 2013. Floral biology of the morning glory *Ipomoea carnea* subsp. *fistulosa* (Mart. ex Choisy) DF Austin (Convolvulaceae) in an anthropic area of the semi-arid region of Brazil, with emphasis on diurnal and nocturnal pollination. *Flora*, vol. 208, pp. 138-146.
- PIERCE, N.E. and MEAD, P.S., 1981. Parasitoids as selective agents in the symbiosis between lycaenid butterfly larvae and ants. *Science*, vol. 211, no. 4487, pp. 1185-1187. <http://dx.doi.org/10.1126/science.211.4487.1185>. PMID:17755156.
- PIERCE, N.E., BRABY, M.F., HEATH, A., LOHMAN, D.J., MATHEW, J., RAND, D.B. and TRAVASSOS, M.A., 2002. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annual Review of Entomology*, vol. 47, no. 1, pp. 733-771. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145257>. PMID:11729090.
- RAFAEL, J.A., MELO, G.A.R. and CARVALHO, C.J.B., 2012 eds. *Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia*. Ribeirão Preto: Holos Editora.
- RASBAND, W., 2011. *ImageJ documentation*. USA: RSB.
- RASHBROOK, V.K., COMPTON, S.G. and LAWTON, J.H., 1992. Ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. *Ecology*, vol. 73, no. 6, pp. 2167-2174. <http://dx.doi.org/10.2307/1941464>.
- REDMAN, A.M., CIPOLLINI JUNIOR, D.F. and SCHULTZ, J.C., 2001. Fitness costs of jasmonic acid-induced defense in tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Oecologia*, vol. 126, no. 3, pp. 380-385. <http://dx.doi.org/10.1007/s004420000522>. PMID:28547452.
- RICO-GRAY, V. and OLIVEIRA, P.S., 2007. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. Chicago: University of Chicago Press. <http://dx.doi.org/10.7208/chicago/9780226713540.001.0001>.
- ROSUMEK, F.B., SILVEIRA, F.A.O., NEVES, F.S., BARBOSA, N.P.U., DINIZ, L., OKI, Y., PEZZINI, F., FERNANDES, G.W. and CORNELISSEN, T., 2009. Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia*, vol. 160, no. 3, pp. 537-549. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-009-1309-x>. PMID:19271242.
- RUDGERS, J.A. and STRAUSS, S.Y., 2004. A selection mosaic in the facultative mutualism between ants and wild cotton. *Proceedings of the Royal Society*, vol. 271, no. 1556, pp. 2481-2488. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2004.2900>. PMID:15590599.
- SANTOS, J.C. and DEL-CLARO, K., 2001. Interação entre formigas, herbívoros e nectários extraflorais em *Tocoyena formosa* (Cham. & Schlecht.) K. Schum. (Rubiaceae) na vegetação do cerrado. *Revista Brasileira de Zootecias*, vol. 3, no. 1, pp. 2021p.
- SCHLINDWEIN, C. and MEDEIROS, P.C., 2006. Pollination in *Turnera subulata* (Turneraceae): unilateral reproductive dependence of the narrowly oligolectic bee *Protomeliturga turnerae* (Hymenoptera, Andrenidae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, vol. 201, no. 3, pp. 178-188. <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2005.07.002>.
- STATSOFT, 2017. *Programa computacional Statistica. Versão 7.0. 2004*. Tulsa: Statsoft Inc.
- TERBORGH, J., and ESTES, J. A., editors, 2010. *Trophic cascades: predators: prey, and the changing*. DC: Island Press.
- THOMPSON, J.N., 2013. *Relentless evolution*. Oxford: University of Chicago Press. 512 p. <http://dx.doi.org/10.7208/chicago/9780226018898.001.0001>.
- TORRES-HERNANDEZ, L., RICO-GRAY, V., CASTILLO-GUEVARA, C. and VERGARA, J.A., 2000. Effect of nectar-foraging ants and wasps on the reproductive fitness of *Turnera ulmifolia* (Turneraceae) in a coastal sand dune in Mexico. *Acta Zoológica Mexicana*, vol. 81, pp. 13-21.
- VASCONCELOS, H.L., 1993. Ant colonization of *Maieta guianensis* seedlings, an Amazon ant-plant. *Oecologia*, vol. 95, no. 3, pp. 439-443. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00321000>. PMID:28314022.
- VILHENA-POTIGUARA, R.C., AGUIAR-DIAS, A.C.A., KIKUCHI, T.Y.S., SANTOS, A.C.F. and SILVA, R.J.F., 2012. Secretory structures in cipó-d'alho (*Mansoa standleyi* (Steyer.) AH Gentry, Bignoniaceae): occurrence and morphology. *Acta Amazonica*, vol. 42, no. 3, pp. 321-328. <http://dx.doi.org/10.1590/S0044-59672012000300003>.
- WILLIAMS, R.J. and ALLAN, G.A.G., 2002. Fire regimes and biodiversity in the wet-dry tropical savanna landscapes of northern Australia. In: R.A. BRADSTOCK, J.E. WILLIAMS and M.A. GILL, eds. *Flammable Australia: the fire regimes and biodiversity of a continent*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 281-304.

APÊNDICE C

Efeitos indiretos de predadores sobre o comportamento dos polinizadores

Artigo publicado na revista *Journal of Environmental Analysis and Progress (JEAP)*
(QUALIS B1)



ISSN: 2525-815X

Journal of Environmental Analysis and Progress

Journal homepage: www.jeap.ufrpe.br/

10.24221/jeap.5.1.2020.2816.049-057



Efeitos indiretos de predadores sobre o comportamento dos polinizadores de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae) em Floresta Tropical Seca

Indirect effects of predators on the behavior of pollinators of *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae) in Dry Tropical Forest

Joanny Kelly Silva dos Santos Martins^a, Adrielly de Lira Moreira Silva^b, Matheus Alves Siqueira de Assunção^a, Antônio Fernando Morais de Oliveira^a, Jarcilene Silva de Almeida^a

^a Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, Avenida Prof. Moraes Rego, n. 1235, Cidade Universitária, Recife-PE, Brasil. E-mail: 50670-9010. E-mail: joanny.bio@gmail.com, matheus.alves.dfj@hotmail.com, afmoliveira@gmail.com, jarcilene@pq.cnpq.br.

^b Universidade Federal de Campina Grande-UFCG, Avenida Universitária, s/n, Jatobá, Patos-PB, Brasil. CEP: 58708-110. E-mail: adrielly.moreira@gmail.com.

ARTICLE INFO

Recebido 17 Out 2019

Aceito 06 Jan 2020

Publicado 14 Jan 2020

ABSTRACT

Considering a multitrophic context, indirect effects are defined as effects of one species on another, mediated by a third species. The consequences of indirect interactions on food web dynamics have received particular attention in recent years. The study evaluated how the presence of artificial spiders affect the behavior of floral visitors, using as an ecological model the species *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae) in Caatinga area. Inventories of spiders and floral visitors associated with *I. carnea* subs. *fistulosa* at Fazenda Tamanduá, in Santa Terezinha, Paraíba. It was evaluated the behaviors of visits, rejects, and dropouts in controlled flowers and artificial spiders for different floral visitor taxa. The presence of artificial spider models in the flowers caused a reduction in visits, so that for the plant species in question, this is a relevant factor since it is a self-incompatible species and is therefore dependent on the activity of the pollinators for its reproduction.

Keywords: Multitrophic interactions, floral visitors, spiders, caatinga.

RESUMO

Considerando um contexto multitrófico, efeitos indiretos são definidos como efeitos de uma espécie sobre outra, mediadas por uma terceira espécie. As consequências de interações indiretas na dinâmica das teias alimentares têm recebido especial atenção nos últimos anos. O estudo avaliou como a presença de aranhas artificiais afetam o comportamento de visitantes florais, usando como modelo ecológico a espécie *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae) em área de Caatinga. Foram realizados inventários de aranhas e visitantes florais associados a *I. carnea* subs. *fistulosa*, na Fazenda Tamanduá, em Santa Terezinha, Paraíba. Adicionalmente avaliamos os comportamentos de visitas, refugos e desistência em flores controladas e com aranhas artificiais para diferentes táxons de visitantes florais. A presença de modelos artificiais de aranhas nas flores ocasionou redução de visitas, de modo que para a espécie vegetal em questão, isso é um fator relevante, uma vez que se trata de uma espécie auto incompatível, sendo, portanto, dependente da atividade dos polinizadores para a sua reprodução.

Palavras-Chave: Interações multitróficas, visitantes florais, aranhas, caatinga.

Introdução

As comunidades ecológicas são sistemas de interação em que várias espécies estão ligadas por relações tróficas, e esta ideia tem sido um meio

efetivo para a organização de pensamentos e pesquisas em ecologia. Este tipo de organização se baseia em modelos de redes tróficas que envolvem, tanto as interações antagonistas quanto as

interações mutualísticas, de modo que ambas são fundamentais e determinam a estrutura e a dinâmica das comunidades ecológicas (Berlow et al., 2004; Rzanny et al., 2013).

As plantas, sendo a base da teia alimentar (produtores primários), constituem um recurso amplo e disponível para organismos (consumidores) capazes de explorá-las. Do mesmo modo, as plantas nunca serão super-exploradas, devido as interações com inimigos naturais dos herbívoros e o uso de estratégia de defesas químicas (e.g. produção de compostos fenólicos) contra herbivoria, desenvolvidas pelas plantas.

Além destas, existem as defesas físicas (e.g. tricomas e espinhos) e bióticas (e.g. aranhas Thomisidae) pelas plantas contra os mesmos, reduzindo seu consumo (Cornell & Hawkins, 2003).

Dentro de um contexto de redes multitróficas de interações, efeitos indiretos são definidos como efeitos de uma espécie sobre outra, mediadas por uma terceira espécie (Wootton, 1994). Estas interações promovem alterações na dinâmica das teias tróficas e, por esta razão, têm sido estudadas nos últimos anos (Stocks et al., 2003; Martins et al., 2019).

Os efeitos indiretos podem ocorrer de duas maneiras: 1) efeitos mediados pela densidade, quando predadores consomem suas presas reduzindo-lhes a abundância (Romero & Koricheva, 2011), ou 2) efeitos mediados por atributos, quando predadores afetam o comportamento de suas presas, de modo que as presas o evitam, através de reconhecimento de atributos/traços do predador, evitando locais que conferem risco de predação (Schmitz, 2003; Gonçalves-Souza et al., 2008; Breviglieri, 2013).

Insetos que dependem de recursos florais, como pólen e néctar, para sua sobrevivência, enfrentam um constante risco de serem predados por artrópodes (e.g. aranhas), que forrageiam flores (Robertson & Maguire, 2005). Estes predadores podem afetar de maneira direta no comportamento dos polinizadores, diminuindo a aptidão da planta de forma indireta (Suttle, 2003; Dukas & Morse, 2005; Gonçalves-Souza et al., 2008).

O modo de forrageio realizado por aranhas, que caçam por emboscada (forrageador do tipo senta-espera), pode afetar, de forma mais impactante, a abundância de presas, se compararmos a predadores que buscam suas presas a longas distâncias (Suttle, 2003).

Este efeito ocorre em virtude da diminuição no número de visitantes florais (efeitos indiretos mediados pela densidade de presas) ou por alteração no comportamento dos polinizadores frente ao risco de predação (efeitos indiretos

mediadas por atributos) (Lima, 1991; Dukas, 2001; Dukas & Morse, 2003; Gonçalves-Souza et al., 2008; Romero et al., 2011).

Este comportamento de esquiva trata-se de uma adaptação (Stoks et al., 2003) exibida por polinizadores, que ocorre devido ao reconhecimento da presença do predador, que pode ser reconhecido pelos polinizadores devido aos atributos morfológicos (Gonçalves-Souza et al., 2008; Romero et al., 2011), do comportamento de agressividade (Ings & Chittka, 2009), feromônios (Dicke & Grostal, 2001), que fornecem a estes polinizadores informações confiáveis e, de certa forma decisiva, para o risco de uma provável predação (Bednekoff & Lima, 1998).

As aranhas pertencentes à família Thomisidae são comumente observadas forrageando sobre flores ou folhas de diversas espécies de plantas (Grisolia, 2014). Essas aranhas tendem a escolher seu sítio de forrageio baseado na disponibilidade de itens alimentares (Morse & Fritz, 1982), sendo que, em sítios ótimos de forrageio, elas se alimentam, indiscriminadamente, de diversos grupos de artrópodes (Agnew & Smith, 1989).

Assim, predadores do tipo senta-espera, que permanecem por longo período próximo às flores, tais como aranhas Thomisidae associadas a nectários extraflorais, podem agir na defesa contra herbívoros, mas também exercer maior impacto na taxa de visita de polinizadores (Suttle, 2003), e afetar a aptidão da planta (efeito topo-base).

Deste modo, embora a presença de aranhas em flores seja bem comum, poucos trabalhos foram realizados a fim de entender o papel desses animais nas interações mutualísticas entre polinizadores e plantas com flores em Florestas Tropicais Secas (Antiqueira & Romero, 2016).

Portanto, o objetivo deste estudo é testar as hipóteses: H1: As aranhas reduzem o número de visitas dos polinizadores; e H2: As abelhas diferenciam predadores de outros objetos na flor, utilizando indivíduos de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae).

Material e Métodos

Área experimental

O estudo foi desenvolvido na Fazenda Tamanduá, Santa Terezinha, Paraíba. O clima, segundo a classificação de Köppen, é do tipo Bsh, caracterizado por secas e chuvas inconstantes, que ocorrem de maneira irregular ao longo do ano. Os maiores índices de precipitação pluviométrica ocorrem entre janeiro e abril, com média anual de 600 mm. A estação seca inicia-se, geralmente, em maio e prolonga-se até janeiro, predominando a

formação da Caatinga, com clima quente e seco (Cabral et al., 2013).

Sistema de estudo

Ipomoea carnea subsp. *fistulosa* (Martius & Choisy) pertence à família monofilética Convolvulaceae, amplamente distribuída nos trópicos, sendo predominantes em ambientes de áreas abertas como Cerrado e Caatinga (Junqueira & Simão-Bianchini, 2006). Esta espécie é um arbusto perene, comum no Brasil, devido ao seu cultivo como planta ornamental, sendo nativa da América do Sul, e ocorrendo em grande quantidade na região do Pantanal Mato-grossense (Antoniassi et al., 2007) e em áreas de Caatinga (Milet-Pinheiro & Schlindwein, 2008). Apresenta flores efêmeras, com antese diurna (Maimoni-Rodella & Yanagizawa, 2007).

Quanto ao sistema reprodutivo, apresenta autoincompatibilidade, não ocorrendo produção de frutos quando submetidas a tratamentos de apomixia, autopolinização espontânea e autopolinização manual, de acordo com Paz (2011).

Esta espécie é polinizada por uma variedade de abelhas, tais como *Ancylocelis*, *Ceratina*, *Melitoma*, *Ptilothrix*, *Trigona*, *Apis* e outras (Schlising, 1970; Kiill & Ranga, 2003; Martins et al., 2018; Martins et al., 2019). Atrai várias espécies de formigas e outros predadores (e.g. aranhas Thomisidae) devido a presença de nectários extraflorais, sendo dois localizados na face abaxial das folhas, e cinco na base das sépalas e nos botões (Paz, 2011), que, de acordo com Frey (1995), têm uma função defensiva contra herbivoria.

Delineamento experimental

Foram isolados 90 botões, pertencentes a 30 plantas, utilizando sacos de papel, um dia antes do experimento, onde formigas foram removidas, manualmente, e uma resina Tangle Foot® foi aplicada a 15 cm da inflorescência. Esta resina é atóxica e atua como uma barreira física, impedindo o acesso de formigas à planta (Del-Claro et al., 1996), para evitar a influência das mesmas sobre os visitantes florais.

O experimento utilizou um delineamento aleatorizado em blocos ($n = 30$), onde cada bloco era constituído de três unidades experimentais (três flores) e cada uma recebeu um dos seguintes tratamentos: (1) tratamento 1: controle (flor sem aranha); (2) tratamento 2: flor com modelo artificial de aranha; (3) tratamento 3: flor com esfera do tamanho do opistossoma do modelo de aranha artificial.

Todas as flores de cada bloco estiveram, no mínimo, a 15 cm de distância entre elas, para minimizar qualquer efeito na taxa de visitação de outras flores controladas.

Durante as observações foram consideradas três categorias comportamentais das abelhas: 1) visita - quando as abelhas tocam nas anteras; 2) desistência - quando os indivíduos avaliam e, em seguida, evitam pousar; e 3) refugos - quando as abelhas pousam na plataforma de pouso da flor, porém não completam a visita.

Assim, flores experimentais foram observadas a uma distância de, no mínimo, 2 m, para evitar qualquer influência do observador no comportamento dos insetos visitantes. As observações para quantificar o número de visitas, desistência e refugos em cada bloco foram realizadas por duas pessoas, simultaneamente, de modo cada um observou cinco blocos, quantificando o número de visitas, desistência e refugos em cada flor por 10 minutos, totalizando 50 minutos de cada hora. O experimento foi realizado ao longo de três dias consecutivos, totalizando 30 flores em cada tratamento (Martins et al., 2019).

Adicionalmente, foi realizado o inventário de aranhas que forragearam as flores e de visitantes florais no período de maio a dezembro de 2018, através de coletas ativas.

A constância das espécies foi calculada através da fórmula $F = n^\circ \text{ de meses em que a espécie X foi coletada} / n^\circ \text{ total de meses de coleta} \times 100$, e classificadas conforme Silveira Neto et al. (1976) em constante $> 50\%$, acessória $> 25-50\%$ e acidental $< 25\%$.

A dominância das espécies foi definida de acordo com as categorias estabelecidas em Friebe (1983), sendo eudominante $> 10\%$, dominante $> 5-10\%$, subdominante $> 2-5\%$, recessiva $= 1-2\%$ e rara $< 1\%$. $D\% = (i/t).100$, onde i é o total de indivíduos de uma espécie e t o total de indivíduos coletados.

Análise estatística

Possíveis diferenças no número de visitas entre os tratamentos foram testadas através de Análise de Variância aleatorizada em blocos, porém antes desta análise, os dados foram testados quanto às variâncias pelo teste de Shapiro-Wilk e, quando necessário, foi realizada a transformação dos dados em raiz quadrada, para reduzir as diferenças entre as variâncias. Todos os dados foram analisados a 0,05% de significância pelo programa Statistica 13.3 (StatSoft, 2017).

Resultados

A composição da fauna de visitantes florais amostrada na área de estudo foi representada por

dois grupos de insetos pertencentes às ordens Hymenoptera e Diptera. Durante o período de estudo foi registrado um total de 446 indivíduos, correspondendo a 54 espécies (Hymenoptera : abelhas = 28 / vespas = 7; Diptera = 19).

A ordem Hymenoptera foi a mais representativa em riqueza de espécies, com 64,81%, sendo representada apenas por espécies de abelhas e vespas. As espécies de *Zeta* sp1 (F = 100%), *Polybia ignobilis* (F = 75%) Megachilinae sp6 (F=87,5%), *Apis mellifera* (F = 75%) e *Xylocopa frontalis* (F = 75%) foram categorizadas como constantes (Tabela 1).

Quanto ao modo de coleta de recursos florais, todos os dípteros acessaram o néctar floral por vias ilegítimas, sendo, portanto, classificados como pilhadores, e todas as abelhas foram classificadas como polinizadores. As vespas contatavam as anteras, mas não havia coleta de pólen, apenas de néctar, logo havia pouco contato com as estruturas reprodutivas das flores.

Em relação à dominância das espécies de abelhas amostradas foram observadas apenas três espécies categorizadas como dominantes: *Apis mellifera* (D = 9.63%), Megachilinae sp5 (D = 8.31%) e Megachilinae sp6 (D = 6.97%). As vespas apresentaram, como eudominantes, as espécies *Zeta* sp. (D = 16.4%) e *Polybia* sp1 (D = 14.16%) e como espécies dominantes ocorreram Eumeninae sp1 (D = 7.2%), *Polybia ignobilis* (D = 6.52%) e *Polybia* sp2 (D = 6.52%) (Tabela 1).

Foram coletados 62 aranhas nas inflorescências de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa*, distribuídas em cinco famílias: Anyphaenidae, Araneidae, Oxyopidae, Thomisidae e Salticidae (Tabela 2).

A família mais representativa, em abundância, foi Thomisidae, com 69,35% dos indivíduos coletados sendo de *Misumenops pallidus*, a espécie mais abundante, também constante (100%) e eudominante (58,09%) (Tabela 2).

Tabela 1. Visitantes florais da ordem Hymenoptera em *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* em área de caatinga, Santa Terezinha, Paraíba. N = Número de indivíduos; D = Dominância; C = Constância.

Ordem/Família	N	D	C	Categoria
		(%)		
HYMENOPTERA/APIDAE				
<i>Apis mellifera</i>	43	9.63	75	Polinizador
<i>Pseudoaugochlora</i> sp.	5	1.12	50	Polinizador
<i>Megachile</i> sp1	4	0.98	25	Polinizador
<i>Habralictus</i> sp1	19	4.27	50	Polinizador
<i>Habralictus</i> sp2	2	0.45	12.5	Polinizador
Megachilinae sp1	6	1.35	37.5	Polinizador
Megachilinae sp2	6	1.35	37.5	Polinizador
Megachilinae sp3	1	0.22	12.5	Polinizador
Megachilinae sp4	2	0.45	25	Polinizador
Megachilinae sp5	37	8.31	50	Polinizador
Megachilinae sp6	31	6.97	87.5	Polinizador
<i>Panurginae</i> sp1	9	2.02	37.5	Polinizador
<i>Panurginae</i> sp2	5	1.12	37.5	Polinizador
<i>Oragapostemon</i> sp1	2	0.45	12.5	Polinizador
<i>Megachile</i> sp2	13	2.92	50	Polinizador
<i>Xylocopa frontalis</i>	11	2.47	75	Polinizador
<i>Augochlora</i> sp1	1	0.22	12.5	Polinizador
<i>Panurginae</i> sp3	3	0.67	25	Polinizador
Megachilinae sp7	2	0.45	25	Polinizador
<i>Habralictus</i> sp3	1	0.22	12.5	Polinizador
<i>Paroxystoglossa</i> sp1	3	0.67	25	Polinizador
<i>Megachile</i> sp2	1	0.22	12.5	Polinizador
Megachilinae sp8	4	0.9	37.5	Polinizador
<i>Paroxystoglossa</i> sp2	1	0.22	12.5	Polinizador
Megachilinae sp10	2	0.45	12.5	Polinizador
Megachilinae sp11	1	0.22	12.5	Polinizador
Apinae sp1	1	0.22	12.5	Polinizador
Megachilinae sp9	1	0.22	12.5	Polinizador
CHALCIDIDAE				
<i>Conura</i> sp.	1	0.22	12.5	Visitante

POMPIDIDAE				
Pompilidae sp1	1	0.22	12,5	Visitante
VESPIDAE				
Zeta sp.	73	16.4	100	Visitante
<i>Polybia ignobilis</i>	29	6.52	75	Visitante
<i>Polybia</i> sp2	29	6.52	37,5	Visitante
<i>Polybia</i> sp1	63	14.16	75	Visitante
Eumeninae sp1	32	7.2	75	Visitante
TOTAL	445	100		

Tabela 2. Aranhas que forrageiam nas flores de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* em área de caatinga, Santa Terezinha, Paraíba. N = Número de indivíduos; D = Dominância; C = Constância.

Araneae	N	D (%)	C
ANYPHAENIDAE			
Anyphaenidae sp.	1	1.61	12,5
Araneidae			
<i>Eriophora edax</i>	1	1.61	12,5
OXYOPIDAE			
<i>Peucetia</i> sp	1	1.61	12,5
PISAUROIDAE			
Pisauridae sp.	2	3.22	12,5
Thomisidae			
<i>Misumenops pallidus</i>	36	58.09	100
<i>Misumenops pallens</i>	7	11.29	25
SALTICIDAE			
Salticidae sp.1	2	3.22	25
Salticidae sp.2	5	8.06	50
Salticidae sp.3	3	4.84	37,5
Salticidae sp.4	1	1.61	25
Salticidae sp.5	3	4.84	25
Total	62	100	

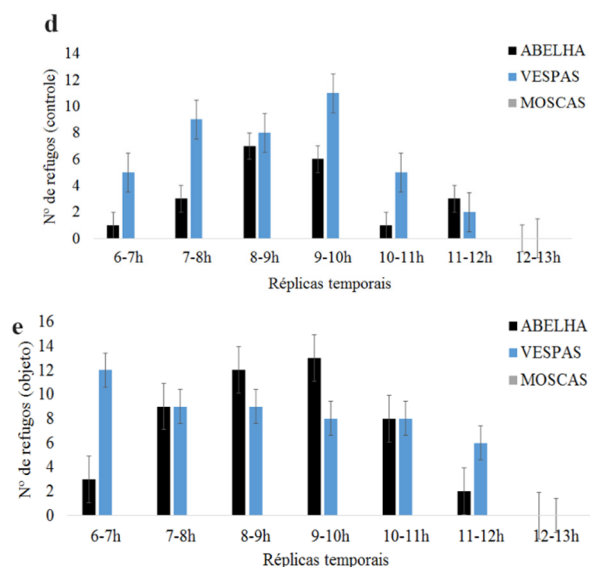
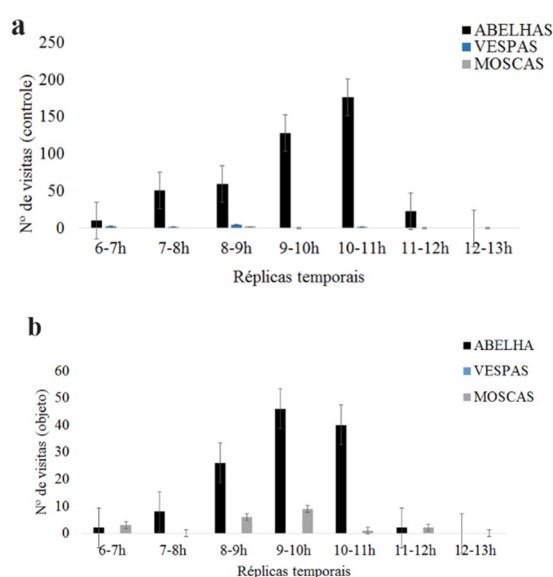
Quanto à influência de aranhas artificiais sobre os polinizadores, foi registrado um total de 575 visitas de abelhas, 73 visitas de moscas e apenas 11 visitas de vespas, totalizando 659 visitas,

havendo diferença significativa entre os tratamentos ($F_{2,540} = 25.0086$; $p < 0.0001$), com maior número de visitas nas flores controle, havendo predominância de abelhas nas visitas destas flores (Figura 1a-c e Tabela 3).

Registrou-se um total de 101 refugos de abelhas, 163 de vespas, e apenas quatro refugos de moscas, totalizando 268 comportamentos de refugio, diferindo, significativamente, entre os tratamentos ($F_{2,540} = 16.3534$; $p < 0.0001$), com o maior registro ocorrendo para flores com aranhas artificiais, sendo este comportamento realizado predominantemente por vespas (Figura 1d-f e Tabela 4).

O comportamento de desistência também diferiu significativamente entre os tratamentos ($F_{2,540} = 110.5104$; $p < 0.0001$), com um total de 262 registros de desistência realizados, exclusivamente, por abelhas em flores com aranhas artificiais (Tabela 5 e Figura 2c).

Quando se trata de abelhas, é importante observar que ocorreu um maior número de visitas em flores controle (livres de objetos) (Figura 2a), maior número de refugos em flores com a esfera (Figura 2b) e o comportamento de desistência ocorreu nas flores com aranhas. Além disso, as flores com objeto (esfera) e com aranhas afetaram a dinâmica temporal das visitas (Figura 2).



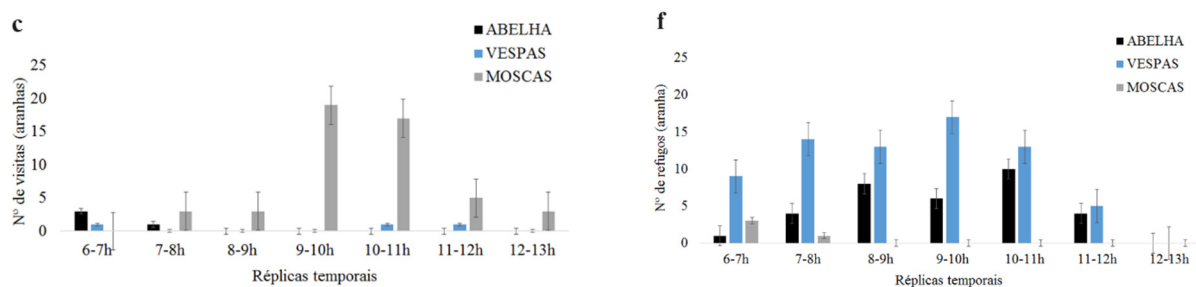


Figura 1. Número de visitas e refugos realizados por abelhas, vespas e moscas, em flores controles, flores com objeto (esfera) e flores com modelo artificial de aranhas em *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* em ecossistema Caatinga.

Tabela 3. Número de visitas realizadas por abelhas, vespas e moscas em flores controles e com tratamentos de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* em ecossistema Caatinga.

Visitas	Taxons			Total
	Hymenoptera/abelhas	Hymenoptera/vespas	Diptera	
Controle	447	8	2	457
Objeto	124	0	21	145
Aranha	4	3	50	57
Total	575	11	73	659

Tabela 4. Número de refugos realizados por abelhas, vespas e moscas em flores controles e com tratamentos de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* em ecossistema Caatinga.

Refugos	Taxons			Total
	Hymenoptera/abelhas	Hymenoptera/vespas	Diptera	
Controle	21	40	0	61
Objeto	47	52	0	99
Aranha	33	71	4	108
Total	101	163	4	268

Tabela 5. Número de desistências realizadas por abelhas, vespas e moscas em flores controles e com tratamentos de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* em ecossistema Caatinga.

Desistência	Taxons			Total
	Hymenoptera/abelhas	Hymenoptera/vespas	Diptera	
Controle	0	0	0	0
Objeto	11	0	0	11
Aranha	251	0	0	251
Total	262	0	0	262

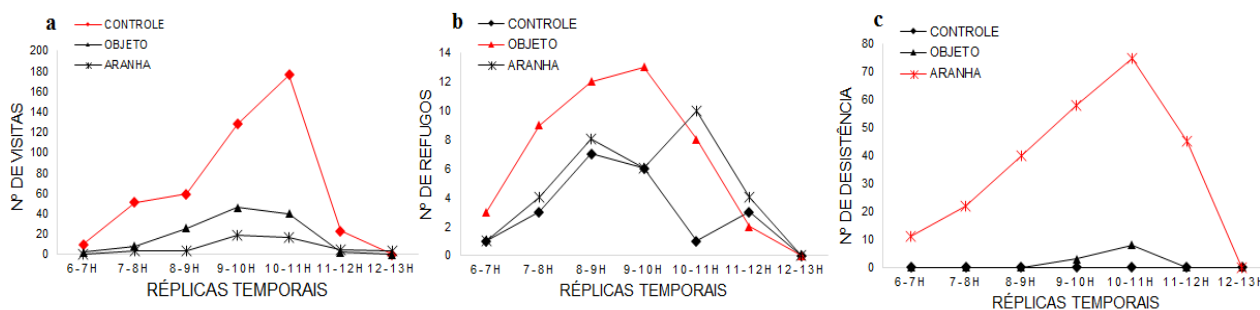


Figura 2. Dinâmica temporal de comportamento de visitas, refugos e desistências de abelhas em flores de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* em ecossistema Caatinga.

Discussão

Uma maior resposta comportamental de esquivas pelas abelhas solitárias às flores da espécie em estudo, diante de um predador em potencial,

ocorre devido à forte pressão exercida pela predação em si (Ings & Chittka, 2009). Além disso, as abelhas têm ótima visão (Varela, 1974), uma alta capacidade de detectar caracteres morfológicos

(Gonçalves-Souza et al., 2008), comportamentais de agressividade (Ings & Chittka, 2009), além de odores químicos (Dicke & Grostal, 2001), que podem ser emitidos pelos predadores, tornando-se necessária a realização de experimentos que contemplem a utilização de aranhas reais.

Dentre os principais grupos de insetos visitantes florais, os himenópteros foram predominantes, estes, por sua vez, são reconhecidos pela sua alta capacidade de reconhecimento de sinais visuais, como forma, simetria, coloração e, também, sinais olfatórios das flores que estes visitam (Gonçalves-Souza et al., 2008; Romero et al., 2011). Dattilo et al. (2016) mostraram que apenas pistas visuais, ou seja, modelos miméticos que indicam a presença de predadores, são suficientes para produzir tal redução em visitantes, principalmente em abelhas. Estas apresentaram predominância de visitas e desistência, o que explica a redução de visitas, principalmente pelos himenópteros, não só em flores com aranhas artificiais, mas também nas flores com a esfera.

Os dípteros não apresentaram distinção entre as flores de cada tratamento, isso por que a cognição das moscas difere de modo significativo das abelhas e vespas, sendo o mesmo resultado observado por outros autores (Antiqueira & Romero, 2016; Martins et al., 2019).

A redução de visitas pode afetar negativamente o desempenho de *I. carnea* subs. *fistulosa* em Caatinga, uma vez que *I. carnea* é autoincompatível, e, portanto, dependente destes polinizadores para a reprodução, mais do que outras espécies de plantas (Schlindwein & Medeiros, 2006). Apesar do estudo ser realizado com aranhas artificiais, o inventário de aranhas mostrou que existe uma grande diversidade deste grupo de predadores forrageando sobre as flores. Por isso existe a necessidade de estudos que avaliem, de forma efetiva, o papel destas aranhas sobre as flores e o custo-benefício desta interação, levando em consideração fatores abióticos, como a sazonalidade, que é uma variável marcante no ecossistema Caatinga.

Conclusão

A hipótese H1 foi totalmente confirmada, uma vez que a presença de aranhas artificiais nas flores de *I. carnea* realmente ocasionou uma grande redução de visitas dos polinizadores. A hipótese H2 foi parcialmente corroborada, pois apesar de haver visitas nas flores com objeto esférico, ocorreu uma redução drástica de visitas nestas flores, ou seja, a presença de um objeto desconhecido, mesmo sem características morfológicas de um predador em potencial,

também provocou decréscimo no número de visitas de polinizadores, principalmente abelhas e vespas.

Agradecimentos

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal-PPGBV da Universidade Federal de Pernambuco-UFPE, à Fundação de Amparo a Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco-FACEPE (PBPB-1487 - 2.05/16), ao Instituto Tamanduá, pelo apoio financeiro e logístico, e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq – PQ 307422/2012-7 e PQ 309965/2016-0).

Referências

- Agnew, C. W.; Smith Jr., J. W. 1989. Ecology of spiders (Araneae) in a peanut agroecosystem. *Environmental Entomology*, 18, (1), 30-42.
- Antiqueira, P. A.; Romero, G. Q. 2016. Floral asymmetry and predation risk modify pollinator behavior, but only predation risk decreases plant fitness. *Oecologia*, 181, (2), 475-485.
- Antoniassi, N. A.; Ferreira, E. V.; Santos, C. E. 2007. Intoxicação espontânea por *Ipomoea carnea* subsp. *fistulosa* (Convolvulaceae) em bovinos no Pantanal Matogrossense. *Pesq. Vet. Bras.*, 27, (10), 415-418.
- Bednekoff, P. A.; Lima, S. L. 1998. Re-examining safety in numbers: interactions between risk dilution and collective detection depend upon predator targeting behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265, (1409), 2021-2026.
- Breviglieri, C. P. B.; Piccoli, G. C. O.; Uieda, W.; Romero, G. Q. 2013. Predation-risk effects of predator identity on the foraging behaviors of frugivorous bats. *Oecologia*, 173, (3), 905-912.
- Cornell, H. V.; Hawkins, B. A. 2003. Herbivore responses to plant secondary compounds: a test of phytochemical coevolution theory. *The American Naturalist*, 161, (4), 507-522.
- Dáttilo, W.; Lara-Rodríguez, N.; Jordano, P.; Guimarães Jr., P. R.; Thompson, J. N.; Marquis, R. J.; Rico-Gray, V. 2016. Unravelling Darwin's entangled bank: architecture and robustness of mutualistic networks with multiple interaction types. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, (1843), 2016-1564.
- Del-Claro, K.; Berto, V.; Réu, W. 1996. Effect of herbivore deterrence by ants on the fruit set of an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). *Journal of Tropical Ecology*, 12, (6), 887-892.

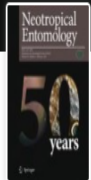
- Dicke, M.; Grostal, P. 2001. Chemical detection of natural enemies by arthropods: an ecological perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, (1), 1-23.
- Dukas, R. 2001. Effects of perceived danger on flower choice by bees. *Ecology Letters*, 4, (4), 327-333.
- Dukas, R.; Morse, D. H. 2003. Crab spiders affect flower visitation by bees. *Oikos*, 101, (1), 157-163.
- Dukas, R.; Morse, D. H. 2005. Crab spiders show mixed effects on flower-visiting bees and no effect on plant fitness components. *Ecoscience*, 12, (2), 244-247.
- Frey, R. 1995. *Ipomoea carnea* ssp. *fistulosa* (Martius ex Choisy) Austin: taxonomy, biology and ecology reviewed and inquired. *Tropical Ecology*, 36, (1), 21-48.
- Friebe, B. 1983. Zur Biologie eines Buchenwald bodens: 3. Die Kaferfauna. *Carolinea, Karlshue*, (41), 45-80.
- Gonçalves-Souza, T.; Omena, P. M.; Souza, J. C.; Romero, G. Q. 2008. Trait-mediated effects on flowers: artificial spiders deceive pollinators and decrease plant fitness. *Ecology*, 89, (9), 2407-2413.
- Grisolia, B. B. 2014. Efeitos indiretos das aranhas *Peuceetia* spp. (Oxyopidae) e *Misumenops argenteus* (Thomisidae) no sucesso reprodutivo de *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae) e no comportamento das guildas associadas à planta. Dissertação (Ciências Biológicas-Zoologia), 95f. Instituto de Biociências (IBRC), Rio Claro.
- Ings, T. C.; Chittka, L. 2009. Predator crypsis enhances behaviourally mediated indirect effects on plants by altering bumblebee foraging preferences. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, (1664), 2031-2036.
- Junqueira, M. E. R.; Simão-Bianchini, R. 2006. O gênero *Evolvulus* L. (Convolvulaceae) no município de Morro do Chapéu, BA, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 20, (1), 152-172.
- Kiill, L. H. P.; Ranga, N. T. 2003. Ecologia da polinização de *Ipomoea asarifolia* (Ders.) Roem. & Schult. (Convolvulaceae) na região semi-árida de Pernambuco. *Acta Botanica Brasilica*, 17, (3), 355-362.
- Lopes, H. L.; Cabral, J. J.; Araújo Filho, J. C. D.; Montenegro, S. M. 2013. Mapeamento de áreas aluvionares no semiárido brasileiro por meio de dados colaterais e imagens orbitais. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 17, (7), 763-769.
- Maimoni-Rodella, R. C. S.; Yanagizawa, Y. A. N. P. 2007. Floral biology and breeding system of three *Ipomoea* weeds. *Planta Daninha*, 25, (1), 35-42.
- Martins, J. K. S. S.; Souza, L. S.; Carneiro, A. G.; Almeida-Cortez, J. S. 2018. Variação temporal e espacial da artropodofauna associada a *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Convolvulaceae) em um ecossistema de Floresta Tropical Seca. *Journal of Environmental Analysis and Progress*, 3, (4), 356-378.
- Martins, J.; Carneiro, A.; Souza, L.; Almeida-Cortez, J. 2019. How pollinator visits are affected by flower damage and ants presence in *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Martius and Choise) (Convolvulaceae)? *Braz. J. Biol.*, 79, (AHEAD), 1-10.
- Milet-Pinheiro, P.; Schlindwein, C. 2008. Community of bees (Hymenoptera, Apoidea) and plants in an area of Agreste in Pernambuco, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 52, (4), 625-636.
- Moore, J. C.; Berlow, E. L.; Coleman, D. C.; De Ruiter, P. C.; Dong, Q.; Hastings, A.; Nadelhoffer, K. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, 7, (7), 584-600.
- Morse, D. H.; Fritz, R. S. 1982. Experimental and observational studies of patch choice at different scales by the crab spider *Misumena vatia*. *Ecology*, 63, (1), 172-182.
- Paz, J. R. L. 2011. Biologia floral e polinização diurna e noturna de *Ipomoea carnea* subs. *fistulosa* (Mart. ex Choisy) DF Austin (Convolvulaceae) em uma área antropizada no semi-árido da Bahia, Brasil. Dissertação. Universidade Estadual de Feira de Santana, 35p.
- Robertson, I. C.; Maguire, D. K. 2005. Crab spiders deter insect visitations to slickspot peppergrass flowers. *Oikos*, 109, (3), 577-582.
- Romero, G. Q.; Antikeira, P. A. P.; Koricheva, J. 2011. A meta-analysis of predation risk effects on pollinator behaviour. *PloS One*, 6, (6), e20689.
- Rzanny, M.; Kuu, A.; Voigt, W. 2013. Bottom-up and top-down forces structuring consumer communities in an experimental grassland. *Oikos*, 122, (7), 967-976.
- Schlindwein, C.; Medeiros, P. C. R. 2006. Pollination in *Turnera subulata* (Turneraceae): Unilateral reproductive dependence of the narrowly oligolectic bee *Protomeliturga turnerae* (Hymenoptera, Andrenidae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 201, (3), 178-188.

- Schlising, R. A. 1970. Sequence and timing of bee foraging in flowers of *Ipomoea* and *Aniseia* (Convolvulaceae). *Ecology*, 51, (6), 1061-1067.
- Schmitz, O. J. 2003. Top predator control of plant biodiversity and productivity in an old-field ecosystem. *Ecology Letters*, 6, (2), 156-163.
- Silveira Neto, S. 1976. Manual on the ecology of insects. 419p.
- Stoks, R.; McPeck, M. A. 2003. Antipredator behavior and physiology determine Lestes species turnover along the pond-permanence gradient. *Ecology*, 84, (12), 3327-3338.
- Suttle, K. B. 2003. Pollinators as mediators of top-down effects on plants. *Ecology Letters*, 6, (8), 688-694.
- Varela, F. 1974. Los ojos de los insectos. No. 04; QL538, V3.
- Veloso, H. P.; Rangel Filho, A. L. R.; Lima, J. C. A. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: IBGE. 124p.
- Wootton, J. T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, (1), 443-466.

ANEXO: NORMAS PARA SUBMISSÃO NA NEOTROPICAL ENTOMOLOGY

Link de acesso: <https://www.springer.com/life+sciences/entomology/journal/13744>

Search  Authors & Editors My account



Neotropical Entomology



[Editorial board](#) [Aims & scope](#) [Journal updates](#)

The journal is celebrating its **50th anniversary**, [read more](#).

Check out our new [Forum Collection](#).

Submission Guidelines were updated on March 25th 2021, please check it out before submitting your manuscript

Neotropical Entomology is an international journal devoted to fundamental and applied research in Entomology and Acarology with a focus on the Neotropical fauna (but not limited to it). — [show all](#)

Editor-in-Chief

For authors

- [Submission guidelines](#)
- [Ethics & disclosures](#)
- [Fees and funding](#)
- [Contact the journal](#)
- [Open collections](#)

Submit manuscript

Explore