



UNIVERSIDADE FEDERAL DE OURO PRETO

Instituto de Ciências Exatas e Biológicas

Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente

Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais

Laboratório de Ecologia Evolutiva de Insetos de Dossel e Sucessão Natural



**QUANTIDADE E QUALIDADE: O PAPEL DA COMPLEXIDADE  
ARQUITETÔNICA E DO NITROGÊNIO NAS TAXAS DE HERBIVORIA EM  
*BYRSONIMA SP.***

Victor Diniz Pinto

Orientador: Dr. Sérgio Pontes Ribeiro

Co-orientador: Dr. Hildeberto C. de Sousa

Ouro Preto, Minas Gerais, Brasil

Fevereiro de 2017

P659q

Pinto, Victor Diniz.

Quantidade e Qualidade [manuscrito]: O papel da complexidade arquitetônica e do nitrogênio nas taxas de herbivoria em *Byrsonima* sp. / Victor Diniz  
Pinto. - 2017.

26f.: il.: grafs; tabs.

Orientador: Prof. Dr. Sérgio Pontes Ribeiro.  
Coorientador: Prof. Dr. Hildeberto Caldas Sousa.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Ouro Preto. Instituto de Ciências Exatas e Biológicas. Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais .  
Área de Concentração: Evolução e Funcionamento de Ecossistemas.

1. Ecossistemas. 2. Ecologia - Arquitetura de planta. 3. Plantas - Evolução. I. Ribeiro, Sérgio Pontes. II. Sousa, Hildeberto Caldas. III. Universidade Federal de Ouro Preto. IV. Título.

CDU: 574



Ministério da Educação  
Universidade Federal de Ouro Preto  
Programa de Pós-graduação em Ecologia de Biomas Tropicais  
ICEB - Campus – Morro do Cruzeiro  
Ouro Preto – MG – CEP 35.400-000  
Fone: (031)3559-1747  
E-mail: [biomas@iceb.ufop.br](mailto:biomas@iceb.ufop.br)

**“Atributos funcionais e herbivoria em espécies congêneres de habitats contrastantes”.**

*Autor: Victor Diniz Pinto*

Dissertação defendida e aprovada, em 23 de fevereiro de 2017, pela banca examinadora constituída pelos professores:

**Professor Dr. Sérgio Pontes Ribeiro**  
Universidade Federal de Ouro Preto

**Professora Dra. Tatiana Garabini Cornelissen**  
Universidade Estadual de São João del Rey

**Professor Dr. Fernando Augusto de Oliveira e Silveira**  
Universidade Federal de Minas Gerais

**“Certo, cérebro, eu não gosto de você e nem  
você de mim, então faça tudo certo pelo  
menos uma vez para que eu possa continuar  
te matando com cerveja, certo?”**

Homer J. Simpson

## **Agradecimentos**

Primeiramente, Fora Temer!

Talvez a parte mais difícil desse trabalho seja fazer devidamente os agradecimentos. Com toda certeza e do fundo do coração, esse trabalho não se concretizaria dessa forma se não fossem por todas as pessoas envolvidas direta e indiretamente.

O maior agradecimento é em primeiro lugar às pessoas que mais acreditaram e investiram na minha formação e educação, como biólogo, como cientista, como ser humano. Eu devo cada alegria e cada conquista da minha vida a vocês. Papai Carlos e mamãe Rita, todo meu agradecimento, amor e carinho. Agradeço também ao meu irmãozinho Vini, as minhas tias e primas queridas por toda descontração, apoio e carinho durante a minha trajetória e aos meus bebês de quatro patas, minha cachorrinha Pandora e meu gatinho Dexter, pelo companheirismo, fidelidade e carinho.

Ao meu orientador Sérgio Pontes Ribeiro, a quem tanto admiro e me espelho, por ter me aceito de braços abertos como orientando e como amigo. Suas orientações, conselhos e puxões de orelha me engrandeceram como pessoa e como aluno. Aqui é preciso dizer o óbvio, aprendi muito com você e espero que continuemos a trabalhar juntos por muito tempo.

Ao meu co-orientador Hilde, por ter me maravilhado com o mundo da botânica, pelos mais diversos ensinamentos principalmente relacionados a Anatomia Vegetal, você mudou completamente meu jeito de enxergar as plantas! E é claro, pelo jeito leve, engraçado e gentil com que sempre conduziu minha orientação.

À Marina Beirão, pela amizade, carinho e por tanto me ajudar na execução da estatística no programa R.

Aos membros da banca Dra. Tatiana G. Cornelissen, Dr. Fernando A. O. Silveira, Dra. Marina V. Beirão e Dr. Júlio C. R. Fontenelle por aceitarem a convite e participarem das contribuições para melhoria desse manuscrito.

À família do LEEIDSN. Uma das coisas que mais contribuíram com a minha formação foi participar desse laboratório MA-RA-VI-LHO-SO. Foram muitas pessoas que ajudaram na construção desse trabalho, que discutiram ideias, deram palpites, corrigiram texto, foram a campo, arrumaram minha bagunça (desculpa gente), tiveram paciência para me ensinar outras linhas de pesquisa e formas de pensamento. E agradecimento especial à Glorinha, com quem tanto trabalhei e discuti sobre herbivoria e *Byrsonima*! E agradecimento MUITO especial à Cinthia e Grazi, pela amizade sem igual, pelos conselhos, risadas, e por todo carinho que construímos durante esse período, amo vocês!

Às amigas Fê e Paulinha, que acompanham minha caminhada no meio acadêmico desde a graduação e sempre contribuíram como fonte de inspiração, força e ânimo para que eu continuasse essa caminhada.

Às minhas meninas, Clara, Miriã e Marília, AS MELHORES ESTAGIÁRIAS EEEEEER, minhas flores. Que abraçaram o projeto como se fosse delas próprias, que tanto suaram em campo e laboratório, discutiram ideias e se apropriaram do conhecimento teórico e prático (inclusive me corrigiram várias vezes hahaha). Vocês também são autoras desse trabalho.

Aos meus amigos do Biomas, principalmente, Carlos (arrasou vinhado!), Fê, Ceres e Stellinha, por compartilharem experiências, alegrias, tristezas, frustrações e me alegrarem diariamente durante o curso.

Às minhas manas amigas, Filipe Gama (minha dupla eterna) e Pri (Pripiroca), por me divertirem, escutarem meus desabafos, choros, surtos psicóticos (hahaha) e por toda amizade.

Aos amigos que fiz em Ouro Preto, principalmente Tássia (Miga sua loca), Élcio (Kolest), Loris, Yuri e Kaio, vocês fizeram eu ver Ouro Preto com outros olhos, agora eu até gosto daqui (hahaha).

Agradecimento MEGA especial a minha família da REPÚBLICA PANGÉIA: Flavinha, Matheus Trevoso, Henrique Marra, Robs, Hyaga, Thales. AGREGADOS: Sabrisa e Pedra Menegheti e VIZINHOS do COMPLEXO da BARRA: Wagneia, Robertinha Tilelê, Aila, Tomita, Gabs, Isa, Rafa e Nina. Vocês definitivamente foram a minha luz no fim do túnel, convivi tão pouco com vocês e os amo tão intensamente. Obrigado por me acolherem, me levarem pros “rocks”, fazerem “rocks” junto comigo, serem meus irmãos e irmãs. Obrigado por me fazerem relaxar nos momentos mais tensos, pelos cafés e pelas ervas medicinais. Minha vida e relação com Ouro Preto mudou depois de vocês. Nunca vou deixar essa família. Amor, amor, amor, amor. Porque somos todos diferentes, mas juntos somos um!

Aos companheiros do movimento de OCUPAÇÃO da UFOP, principalmente o pessoal do Ocupa Iceb, pelo companheirismo, luta, crescimento político e científico.

Aos professores do Biomas e do DEBIO, por contribuírem com minha formação. Especialmente Fábio e Cris por todas as descontrações e desconstruções, brincadeiras e carinho durante esse tempo do mestrado.

Aos professores membros do colegiado do Biomas: Patrícia, Maykon, Cris, Reísla e Sérvio por se empenharem e trabalharem tanto em prol do crescimento do Biomas, mesmo com todas as adversidades que enfrentam. Aprendi muito como representante discente e vocês que definitivamente são minha inspiração no âmbito acadêmico.

À UFOP e funcionários, principalmente o pessoal do transporte que facilitou minha vida para as coletas; ao Claudio do Lab de Anatomia Vegetal pelo auxílio com os cortes anatômicos, a Vivi do herbário por toda ajuda com as plantas; o Davi pela ajuda na análise de metabólitos secundários, o Rubens, sempre

solicito em atender as demandas com a secretária, ao Allan e a Magda do DEBIO, sempre dispostos e atentos a resolver questões relacionadas ao departamento; as minas da limpeza por sempre contribuírem com nosso ambiente limpo e agradável; e a todas as pessoas envolvidas em manter nosso local de trabalho organizado e funcionando!

Agradeço em especial as pessoas do grupo do Facebook Bolsistas CAPES, no qual muitas vezes tirei minhas dúvidas sobre questões da pós-graduação, onde me diverti com as pessoas (Obrigado, muito obrigado pelo Tinder da pós-graduação kkkkkk), fiz amigos e contatinhos e principalmente por ser um lugar onde eu descobri (jogado na cara) que não importa o nível intelectual das pessoas, homofóbicos, racistas e misóginos existem na carreira acadêmica sim. Mas mais importante que isso é que existem muitas pessoas de bem dispostas a lutar pela igualdade e respeito a todos. Em síntese: Vai ter viado, lésbica, bi, trans, preta, preto, pobre, índio e mulher na ciência SIM.

À CAPES pela concessão da minha bolsa de mestrado e ao IEF e IBAMA pela concessão das licenças de coleta e aos funcionários do PERD e PEIT pelo auxílio durante o trabalho de campo nos parques.

Aos ex-presidentes do Brasil, Lula (Lula ladrão, roubou meu coração <3) e Dilma (Dilmãe), por toda iniciativa e implementação de políticas públicas que auxiliaram a população, especialmente de baixa renda, terem condições de estudar e empoderar-se de conhecimento. Sou filho do PROUNI e não posso deixar de reconhecer e agradecer por isso.

A todas as pessoas pertencentes as minorias, pretos (as), LGBTTs, mulheres, etc. a luta de vocês é a minha luta e isso me dá forças todos os dias para crescer em todos os aspectos, principalmente profissionais, porque representatividade importa sim!

Enfim, a todas as pessoas que trocaram energias, fluidos, conversas via web, sorrisos, etc. durante esse período inseguro e trabalhoso da minha vida. Vocês



certamente contribuíram com algum pedacinho desse trabalho, principalmente com descontração, desconstrução e válvula de escape.

“Segura essa a marimba ai, mon amour” (Brasil, Inês 2013)

## ORIGINAL ARTICLE

### **Quantidade e Qualidade: O papel da complexidade arquitetônica e do nitrogênio nas taxas de herbivoria em *Byrsonima* sp.**

Victor D. Pinto<sup>1</sup>, Clara C. V. Badia<sup>2</sup>, Glória R. Soares<sup>3</sup>, Hildeberto C. de Sousa<sup>1,4</sup>, Sérgio P. Ribeiro<sup>1,4</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-graduação em Ecologia de Biomas Tropicais, Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto - MG, Brasil, 35.400-000.

<sup>2</sup>Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal de Ouro Preto.

<sup>3</sup>Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa, Campus Universitário, Viçosa – MG, 36570-900.

<sup>4</sup>Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente, Universidade Federal de Ouro Preto.

Autor para correspondência: [vdinizpinto@gmail.com](mailto:vdinizpinto@gmail.com)

## RESUMO

Um dos fatores que afetam a sobrevivência e reprodução das plantas é a herbivoria, que pode ser considerada uma das pressões ambientais mais importantes atuando sobre os vegetais. Muitos são as variáveis que atuam simultaneamente e interferem na alimentação de um inseto sobre a planta. Dessa forma, algumas teorias foram propostas para tentar explicar as diferentes taxas de herbivoria entre espécies e entre indivíduos. A hipótese da arquitetura de plantas (HAP) e a hipótese da disponibilidade de recursos (HDR) apesar de antigas, ainda tem chamado atenção dos ecólogos que buscam explicar padrões na interação entre insetos e plantas. A HAP prevê que plantas com maior complexidade arquitetônica podem abrigar maior riqueza e abundância de herbívoros, devido ao alto número de ramos e folhas que

proporcionam aumento dos locais de alimentação e oviposição para os insetos herbívoros. Na HDR, plantas que crescem em habitats com diferentes concentrações de nutrientes divergem nas estratégias adaptativas de crescimento e defesa. Plantas de habitats mesotróficos priorizam o crescimento rápido e alocam pouco recurso na defesa contra o ataque de insetos. Já espécies que ocorrem em habitats oligotróficos investem menos em crescimento, e mais em mecanismos de resistência ao dano, ocasionado pela baixa disponibilidade de nutrientes do habitat e ao alto valor agregado a cada estrutura. Nós medimos a complexidade arquitetônica, os nutrientes foliares e as taxas herbívoras de três espécies de *Byrsonima* sp. que ocorrem em um gradiente nutricional de habitats. *Byrsonima sericea* é uma espécie arbórea de Floresta Semidecidual, *Byrsonima variabilis* é um arbusto endêmico de Afloramentos Rochosos do Brasil e *Byrsonima subterranea* é planta subarborescente que ocorre em Campos de Arenosos. *B. sericea* foi a espécie com a maior taxa de herbivoria, seguida de *B. variabilis* e *B. subterranea*. A herbivoria nas três espécies foi afetada positivamente pela concentração de nitrogênio foliar. Para *B. variabilis* e *B. subterranea* a herbivoria aumentou com o número de unidades de crescimento. Nossos resultados corroboraram a HAP e a HDR.

Palavras-chave: Relação solo-planta-herbívoros, nitrogênio foliar, arquitetura de planta, disponibilidade de recursos.

## INTRODUÇÃO

As relações entre insetos e plantas tem recebido cada vez mais destaque dentro das perspectivas ecológicas. Aproximadamente setenta e cinco por cento de toda biodiversidade terrestre encontra-se dentro dos grupos das plantas verdes e dos insetos herbívoros (Mora *et al.* 2011). Portanto, esses dois *taxa* são responsáveis pela maior abundância, biomassa e riqueza de espécies de toda biosfera (Strong *et al.* 1984). E suas interações resultam em diversificação evolutiva tanto para plantas quanto para insetos (Ehrlich and Raven 1964, Mitter *et al.* 1991, Carr and Eubanks 2014).

Um dos fatores que afetam a sobrevivência e reprodução das plantas é a herbivoria, que pode ser considerada uma das pressões ambientais mais importantes atuando sobre os vegetais (Coley and Barone 1996; Allan and Crawley 2011; Jogesh *et al.* 2016). O dano foliar causado por insetos pode prejudicar diretamente a capacidade fotossintética e a produção de biomassa (Schowalter 1986), diminuir a interação com polinizadores (Lehtilä and Strauss 1997) e a capacidade reprodutiva (Strauss *et al.* 1996, Schiestl *et al.* 2014), consequentemente, causando mortalidade e seleção natural das populações (Carr and Eubanks 2014). Muitos são os fatores que atuam simultaneamente e interferem na alimentação de um inseto sobre a planta. Entre eles estão a qualidade nutricional (Ribeiro and Brown 2006, Maldonado-López *et al.* 2014), os aspectos fenotípicos, como a complexidade estrutural da planta (Campos *et al.* 2006, Neves *et al.* 2013, Spawton and Wetzel 2015) e a quantidade de recursos (Schlinkert *et al.* 2015).

Dessa forma, algumas teorias foram propostas para tentar explicar as diferentes taxas de herbivoria entre espécies e entre indivíduos. A hipótese da

arquitetura de plantas (HAP) de Lawton (1983) e a hipótese da disponibilidade de recursos (HDR), Coley *et al.* (1985), apesar de antigas, ainda tem chamado atenção dos ecólogos que buscam explicar padrões na interação entre insetos e plantas.

A HAP prevê que plantas com maior complexidade arquitetônica podem abrigar maior riqueza e abundância de herbívoros, devido ao alto número de ramos e folhas que proporcionam aumento dos locais de alimentação e oviposição para os insetos herbívoros. Ou seja, plantas com diferentes formas de vida apresentaram riqueza e abundância variada de insetos, sendo esperado que árvores abriguem mais insetos do que arbustos e arbustos mais insetos do que ervas. Conseqüentemente, plantas com maior complexidade arquitetônica serão mais consumidas por herbívoros (Lawton 1983)

Na HDR, plantas que crescem em habitats com diferentes concentrações de nutrientes divergem nas estratégias adaptativas de crescimento e defesa. Plantas de habitats mesotróficos priorizam o crescimento rápido e alocam pouco recurso na defesa contra o ataque de insetos. Dessa forma, maiores concentrações de nitrogênio ocasionam a produção de tecidos simples e de baixo custo (Coley *et al.* 1985) que conseqüentemente são mais atacadas por herbívoros, devido a sua alta qualidade nutricional (Mattson 1980). Já espécies que ocorrem em habitats oligotróficos investem menos em crescimento, e mais em mecanismos de resistência ao dano, ocasionado pela baixa disponibilidade de nutrientes do habitat e ao alto valor agregado a cada estrutura (Coley *et al.* 1985). Além disso, é esperado que plantas que crescem em habitats oligotróficos apresentem maior razão entre carbono e nitrogênio, portanto, folhas mais esclerofilas (Harbone 1980, Bryant 1983).

Ou seja, a quantidade (Lawton 1983, Zvereva *et al.* 2014) e qualidade (Mattson 1980, Meloni *et al.* 2012) de recursos das plantas hospedeiras podem ser influenciados pela qualidade do solo. Assim, os nutrientes do solo podem afetar a arquitetura (Bueno *et al.* 2017), as estratégias de crescimento e defesa (Herms and Mattson 1992, Boege and Dirzo 2004, Fine *et al.* 2004) e qualidade nutricional das plantas (Comerford 2005), e conseqüentemente, suas taxas de herbivoria (Ribeiro *et al.* 2016, Pereira *et al.* 2016).

De fato, fatores abióticos podem influenciar as características dos vegetais, sendo indiretamente atuantes nos processos que permeiam a susceptibilidade ao ataque de herbívoros. O entendimento dessas questões torna-se ainda mais relevante quando consideradas espécies congêneres, pois as características das plantas e a resistência à herbivoria podem estar ligados as restrições filogenéticas (Silvertown e Dodd 1996, Sultan 2000).

Dessa forma, o objetivo do presente estudo foi investigar as taxas de herbivoria por insetos mastigadores em três espécies congêneres de *Byrsonima* sp. (Malpigiaceae): *B. sericea*, *B. variabilis* e *B. subterrânea*, que ocorrem em habitats com diferentes disponibilidades de recursos: Floresta semidecídua, Afloramento Rochoso e Campos de Areia. Testamos a hipótese de que a arquitetura e qualidade nutricional afetam as taxas de herbivoria em *Byrsonima* sp. A predição desta hipótese é que *Byrsonima sericea*, espécie arbórea de hábitat com maior disponibilidade de nutrientes apresenta taxas de herbivoria mais elevadas, enquanto que *Byrsonima variabilis* e *Byrsonima subterrânea* ocorrem em habitats pobres em nutrientes, são estruturalmente mais simples, e conseqüentemente, menos herbivoradas.

## MATERIAIS E MÉTODOS

### Área de estudo

O estudo foi realizado no Parques Estaduais do Rio Doce (PERD), Itacolomi (PEIT) e Serra de Ouro Branco (PSOB). O PERD (19°45' S 42°38' W) representa o maior remanescente de Mata Atlântica de Minas Gerais com uma área de aproximadamente 36.000 ha e altitude variando entre 200 e 500 m. O clima é tropical sazonal, do tipo Aw segundo Köppen (Alvares *et al.* 2014). As estações são bem definidas, com a chuvosa durando entre 7 e 8 meses e a seca entre 4 e 5 sendo a pluviosidade média de 1.500 mm por ano (Silva 2001).

O PEIT (20°22'30" S e 43° 22'30" W) localiza-se na porção sul da Cadeia do Espinhaço no estado de Minas Gerais. Possui área aproximada de 7.000 há e a vegetação predominante são os campos rupestres quartizíticos, floresta estacional semidecidual, monoculturas de eucalipto e candeais (Fujaco *et al.* 2010). A pluviosidade média anual é de 1.500 mm, com a estação chuvosa durando aproximadamente 8 meses e a seca entre 3 e 4 meses com inverno seco e verão quente e chuvoso. O clima é tropical úmido do tipo Cwb seguindo a classificação de Köppen (Alvares *et al.* 2014).

O PSOB (20°31' S, 43°41' W) situa-se na porção limítrofe sul da Cadeia do Espinhaço e possui área aproximada de 7.500 ha. A altitude no Parque varia entre 800 e 1.510 m, sendo a vegetação composta por campos rupestres nos pontos mais altos e nas partes baixas, por matas de galeria, capões de mata e remanescentes de Mata Atlântica (Instituto Estadual de Florestas, 2015). A pluviosidade média anual é de 1.500 mm, com a estação chuvosa durando aproximadamente 8 meses e a seca entre 3 e 4 meses com inverno

seco e verão quente e chuvoso. O clima é tropical úmido do tipo Cwb seguindo a classificação de Köeppen (Alvares *et al.* 2014).

### **Espécies estudadas:**

O gênero *Byrsonima* Rich. ex Kunth, é um dos maiores e mais importantes da família Malpighiaceae devido a seu grande número de espécies, restritos às regiões tropicais e subtropicais (Anderson 1977, Davis and Anderson 2010). No Brasil, o gênero está presente em todo território nacional, ocorrendo nos domínios fitogeográficos da Amazônia, Cerrado, Caatinga, Mata Atlântica e Pantanal (Mamede and Francener 2015).

*Byrsonima sericea* DC. é uma espécie arbustiva-arbórea de ampla distribuição, ocorrendo em Campo Rupestre, Cerrado (*latu sensu*), Matas de Galeria, Floresta de Terra Firme, Floresta Ombrófila e Restinga (Mamede and Francener 2015). Essa espécie é predominantemente arbórea no Parque Estadual do Rio Doce ocorre em Mata Atlântica, especificamente em habitats ecotonais entre a floresta e lagoas naturais.

*Byrsonima variabilis* A.Juss. é uma espécie arbustiva, endêmica do Campo Rupestre e afloramentos rochosos da Bahia, Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo (Mamede and Francener 2015). As populações dessa espécie, no Parque Estadual do Itacolomi, foram amostradas em habitat de Afloramento Rochoso no Campo Rupestre.

*Byrsonima subterranea* Brade & Markgr. é uma espécie subarbustiva que ocorre em Campos Rupestres, Cerrado (*latu sensu*) e na Savana Amazônica (Mamede and Francener 2015). Os indivíduos dessa espécie no Parque Estadual da Serra de Ouro Branco foram estudadas no Campo



Rupestre, em solo arenoso de quartzito, denominado como Campos de Areia, onde crescem com o caule subterrâneo e apenas as folhas e partes reprodutivas são aéreas.

#### **Delineamento amostral:**

Foram selecionadas três populações de cada espécie de *Byrsonima* sp. em cada um dos três Parques estudados. As populações de plantas hospedeiras foram definidas como conjunto de indivíduos de uma mesma área, obedecendo como critério a distância mínima de três quilômetros entre elas. Em cada população foram marcados e numerados os 30 primeiros indivíduos em idade reprodutiva (com produção de flores e frutos) encontrados, dos quais foram selecionados 15 para amostragem, através de sorteio, com auxílio de uma tabela de números aleatórios. Portanto, considerando as nove populações selecionadas, foram amostradas 45 plantas de cada espécie, totalizando 135 indivíduos.

Para relacionar a disponibilidade de nutrientes do solo com os atributos funcionais e a herbivoria em *Byrsonima* spp. foram coletadas amostras de solo, medidas dos atributos funcionais e amostras foliares para análise de nutrientes, esclerofilia e herbivoria. Todos os dados foram coletados em março de 2016, no final da estação chuvosa, com a intenção de quantificar a herbivoria acumulada durante o último período chuvoso.

#### *Nutrientes do solo*

Para a caracterização do solo foram coletadas, em cada população, cinco amostras de solo. Optamos por coletar o solo a 10 cm de profundidade devido sua relação com as características da vegetação, como sugerido por Ruggiero et al. (2002). Cada amostra de solo foi coletada aproximadamente à

200 m de distância uma da outra. Os parâmetros analisados foram pH, matéria orgânica (MO), as concentrações de nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg), e alumínio (Al), e os valores de H+ Al, SB (soma de bases trocáveis), T (capacidade de troca catiônica), t (capacidade de troca catiônica efetiva), V (índice de saturação por bases), m (índice de saturação por alumínio) e P-rem (Fósforo remanescente).

#### *Nutrientes foliares e esclerofilia*

Para determinação da concentração de nutrientes das plantas um conjunto de 20 folhas aleatórias, maduras e completamente expandidas de cada indivíduo foram coletadas e secas para análise dos teores de N, P, K, Ca e Mg. Todas as análises de nutriente de plantas e do solo foram realizadas segundo Defelipo and Ribeiro (1997), Embrapa (1999) e Raij *et al.* (2001), no Laboratório de Análise de Planta do Departamento de Solos do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais. Como medida da dureza foliar (esclerofilia), utilizou-se o método de mensuração da espessura foliar segundo Choong *et al.* (1992), sendo medida através de micrometro digital *Digimess* com precisão de 0.001 mm. Esse método é correlacionado com outros métodos de mensuração de esclerofilia, tais como peso seco, teor de fibras e teor de proteínas (Choong *et al.* 1992, Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

#### *Arquitetura*

Para a descrição da arquitetura dos indivíduos foram utilizadas as seguintes medidas: Altura total (m), diâmetro do caule (cm), densidade média de folhas (unidade), área foliar e número de unidades de crescimento (Bell *et al.* 1999 Cornelissen *et al.* 2003).

## *Herbivoria*

A amostragem foi realizada por meio de uma adaptação intracopas do método do cilindro de dossel (Ribeiro and Basset 2007), e de um modelo proposto por M. Lowman (com. pessoal) buscando aumentar a aleatoriedade na amostragem de folhas, com auxílio de três cubos ocios de volume pré-definido. Esse tipo de metodologia foi selecionado para evitar amostragem tendenciosa, comumente realizada em estudos de herbivoria (Kozlov et al. 2015). A adequação do volume do cubo foi realizada para controlar às diferenças no tamanho de cada espécie. Em *B. subterranea* foram coletadas todas as folhas. Em *B. variabilis* foram utilizados três cubos com 20 cm comprimento, 20 cm de largura e 20 cm de altura com o volume total de 0,06 m<sup>3</sup>. Em *B. sericea* três cubos de 30 cm comprimento, 30 cm de largura e 30 cm de altura com o volume total de 0,09 m<sup>3</sup>. Cada cubo foi posicionado em três ramos aleatórios da copa de cada indivíduo e foram coletadas todas as folhas dentro do seu interior (Fig. 1).

Todas as folhas maduras e completamente expandidas foram digitalizadas com auxílio de um scanner. A partir das imagens foram calculados a área foliar média e a proporção de dano foliar causados por insetos mastigadores (cm<sup>2</sup>) através do *software* Image J 1.6.0.

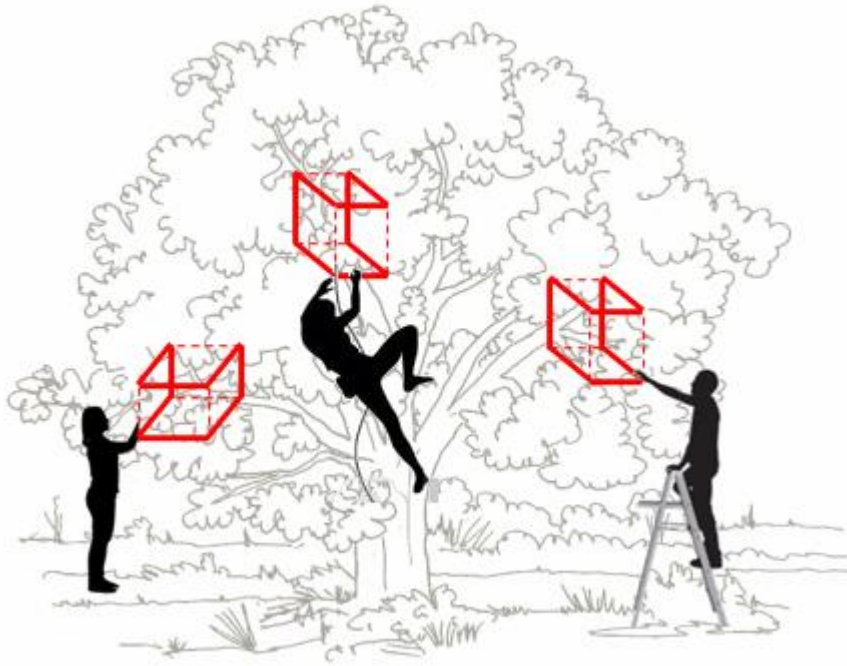


Figura 1: Desenho esquemático de metodologia do cubo para coleta de herbivoria. Arte: Glória R. Soares.

#### **Análises estatísticas:**

Em cada categoria de variáveis explicativas (solo e plantas) testamos primeiramente a correlação de Pearson par a par entre as variáveis. Quando estas foram correlacionadas (Pearson > 0.70) foi escolhida somente uma, usando como critério a variável com maior sentido biológico para as hipóteses testadas. Todos os modelos construídos foram testados para adequação da distribuição de erros. As variáveis explicativas não significativas foram eliminadas das análises para a obtenção de um modelo mínimo adequado (Crawley 2013).

Para verificar se houve diferença estatística entre as disponibilidades de nutriente do solo entre os ambientes foram realizadas Análise de Variância (ANOVA), considerando cada ambiente como fator fixo e os elementos do solo como variáveis explicativas.

Para testar a hipótese de que a arquitetura e qualidade nutricional afetam as taxas de herbivoria em *Byrsonima* sp., foram realizadas Análises de Covariância (ANCOVA). Cada espécie foi considerada fator fixo, as populações como blocos ao acaso, as medidas arquitetônicas, nutrientes foliares e esclerofilia como covariáveis e a média da área foliar perdida de cada indivíduo como variável resposta.

As análises estatísticas foram realizadas no software R environment v. 3.2.0 (R Development Core Team, 2015). A ANCOVA foi obtida a partir de modelos lineares generalizados (GLM).

## **RESULTADOS**

### **Solo:**

A floresta foi o habitat com a maior concentração de nitrogênio ( $F_{2,42} = 16.87$ ;  $p < 0.001$ ), fósforo ( $F_{2,42} = 28.62$ ;  $p < 0.001$ ), magnésio ( $F_{2,42} = 7.64$ ;  $p = 0.001$ ) e de matéria orgânica ( $F_{2,42} = 11.68$ ;  $p < 0.001$ ), seguido do Afloramento Rochoso (PEIT) e dos Campos de Areia (PSOB) respectivamente (Fig. 2). O Campo de Areia divergiu dos outros ambientes devido as concentrações mais altas de alumínio ( $F_{2,42} = 3.88$ ;  $p < 0.05$ ) (Fig. 2e). Os valores de pH ( $F_{2,42} = 2.88$ ;  $P = 0.06$ ); potássio ( $F_{2,42} = 0.6$ ;  $p = 0.55$ ) e cálcio ( $F = 0.35$ ;  $p = 0.7$ ) não diferiram significativamente entre os habitats estudados.

### **Arquitetura e qualidade nutricional**

Foram coletadas 36.050 folhas distribuídas entre as três espécies de *Byrsonima*. As espécies apresentaram atributos funcionais distintos (Tabela 1).

Tabela 1. Hábitat, complexidade arquitetônica, qualidade nutricional e herbivoria das espécies de *Byrsonima* sp. Os asteriscos indicam diferença significativa.

Espécie	<i>Byrsonima sericea</i>	<i>Byrsonima variabilis</i>	<i>Byrsonima subterranea</i>
Domínio	Floresta Atlântica	Campo Rupestre Afloramento	Campo Rupestre
Habitat Local	Floresta PERD	rochoso PEIT	Campo de areia PSOB
Forma de vida	Árvore	Arbusto	Subarbustivo
Unidades de crescimento	52.2 ± 22.09*	21.88 ± 4.48*	6.04 ± 3.72*
Número de folhas (un)	482 ± 218.48	300 ± 134.92	20 ± 15.93*
Nitrogênio (dag/kg)	1.746 ± 0.213*	1.352 ± 0.162*	1.034 ± 0.097*
Potássio (dag/kg)	0.339 ± 0.085	0.313 ± 0.054	0.647 ± 0.130*
Cálcio (dag/kg)	1.313 ± 0.372	0.879 ± 0.351*	1.267 ± 0.377
Magnésio (dag/kg)	0.222 ± 0.047*	0.090 ± 0.028*	0.146 ± 0.043*
Esclerofilia (mm)	0.266 ± 0.017*	0.471 ± 0.033*	0.549 ± 0.101*
Herbivoria (%)	5.58 ± 3.86*	3.50 ± 1.80	2.97 ± 2.33

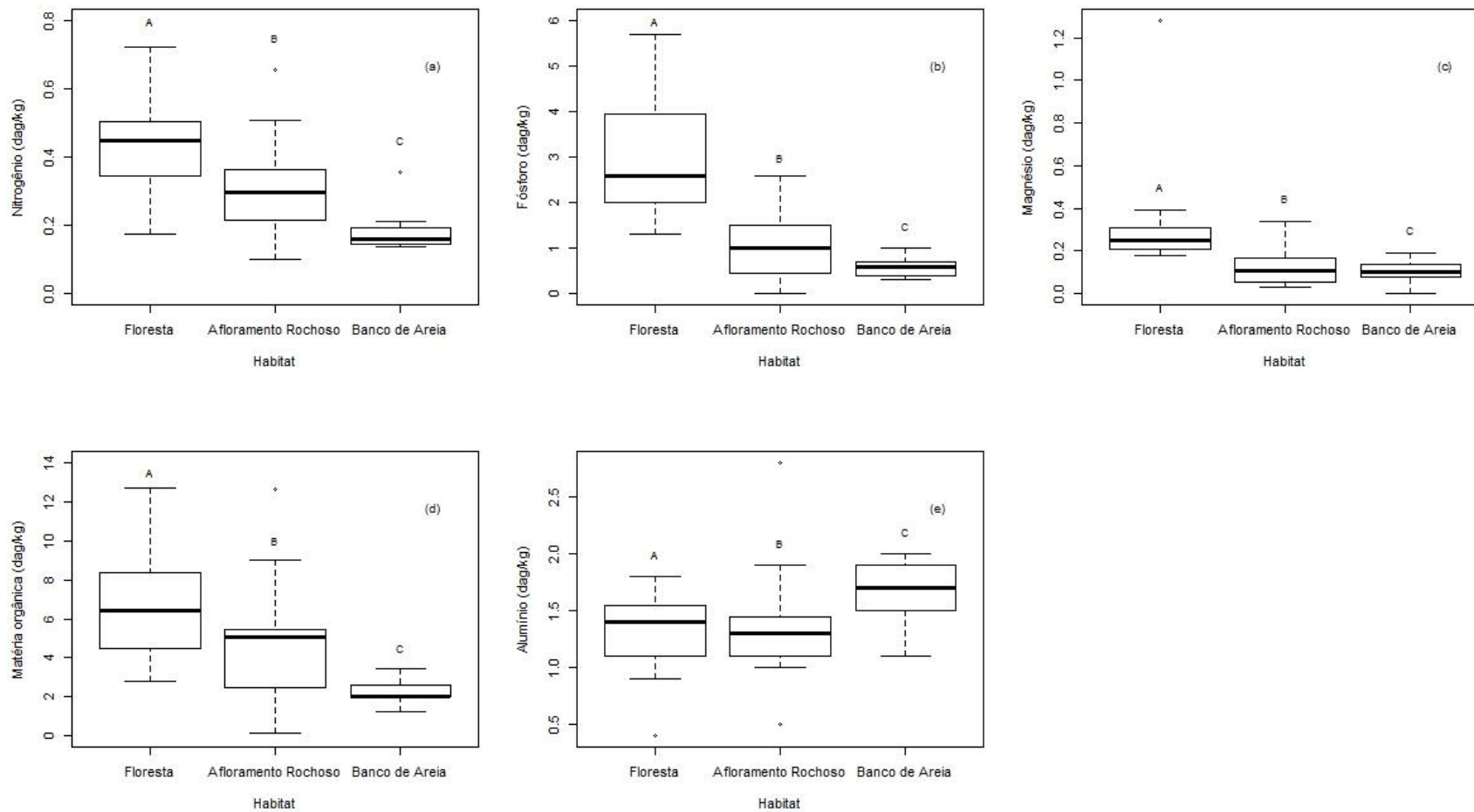


Fig. 2 Concentração de elementos químicos do solo entre os diferentes habitats (a) Nitrogênio, (b) Fósforo, (c) Magnésio, (d) Matéria orgânica e (e) Alumínio.

*Byrsonima sericea* foi a espécie com mais unidades de construção ( $F_{2,132} = 69.34$ ,  $p < 0.001$ ) e número de folhas ( $F_{2,132} = 110.19$ ;  $p < 0.001$ ) seguida de *B. variabilis* e *B. subterranea* respectivamente (Fig. 3a,b).

A concentração de Nitrogênio foi maior em *B. sericea* seguida de *B. variabilis* e *B. subterranea* respectivamente ( $F_{2,132} = 210.54$ ;  $p < 0.001$ ) (Fig. 4a). O teor Potássio foi maior em *B. subterranea* e semelhante em *B. sericea* e *B. variabilis* ( $F_{2,132} = 171.07$ ;  $p < 0.001$ ) (Fig. 4b). Para o cálcio, os valores obtidos foram semelhantes em *B. sericea* e *B. subterranea* e menores em *B. variabilis* ( $F_{2,132} = 18.96$ ;  $p < 0.001$ ) (Fig. 4c). A concentração de Magnésio foi mais alta nas folhas de *B. sericea*, seguido de *B. subterranea* e *B. variabilis* ( $F_{2,132} = 115.98$ ;  $p < 0.001$ ) (Fig. 4d). A esclerofilia variou entre as três espécies ( $F_{2,132} = 244.27$ ;  $p < 0.001$ ), sendo *B. subterranea* a mais esclerofila, seguida de *B. variabilis* e *B. sericea* respectivamente (Fig. 4e).

#### **Herbivoria:**

A taxa média de herbivoria foi maior em *B. sericea* do que nas outras duas espécies, *B. variabilis* e *B. subterranea* ( $F_{2,131} = 17.1$ ;  $p < 0,001$ ) (Fig. 5a). Independente da espécie, a porcentagem de área foliar perdida foi positivamente relacionada a concentração de nitrogênio ( $F_{2,132} = 25.22$ ;  $p < 0.001$ ) (Fig. 5b). O número de unidades de construção foi positivamente relacionado a herbivoria em *B. variabilis* e *B. subterranea* e não teve influência na herbivoria em *B. sericea* ( $F_{2,132} = 23.37$ ;  $p < 0.001$ ) (Fig. 5c).



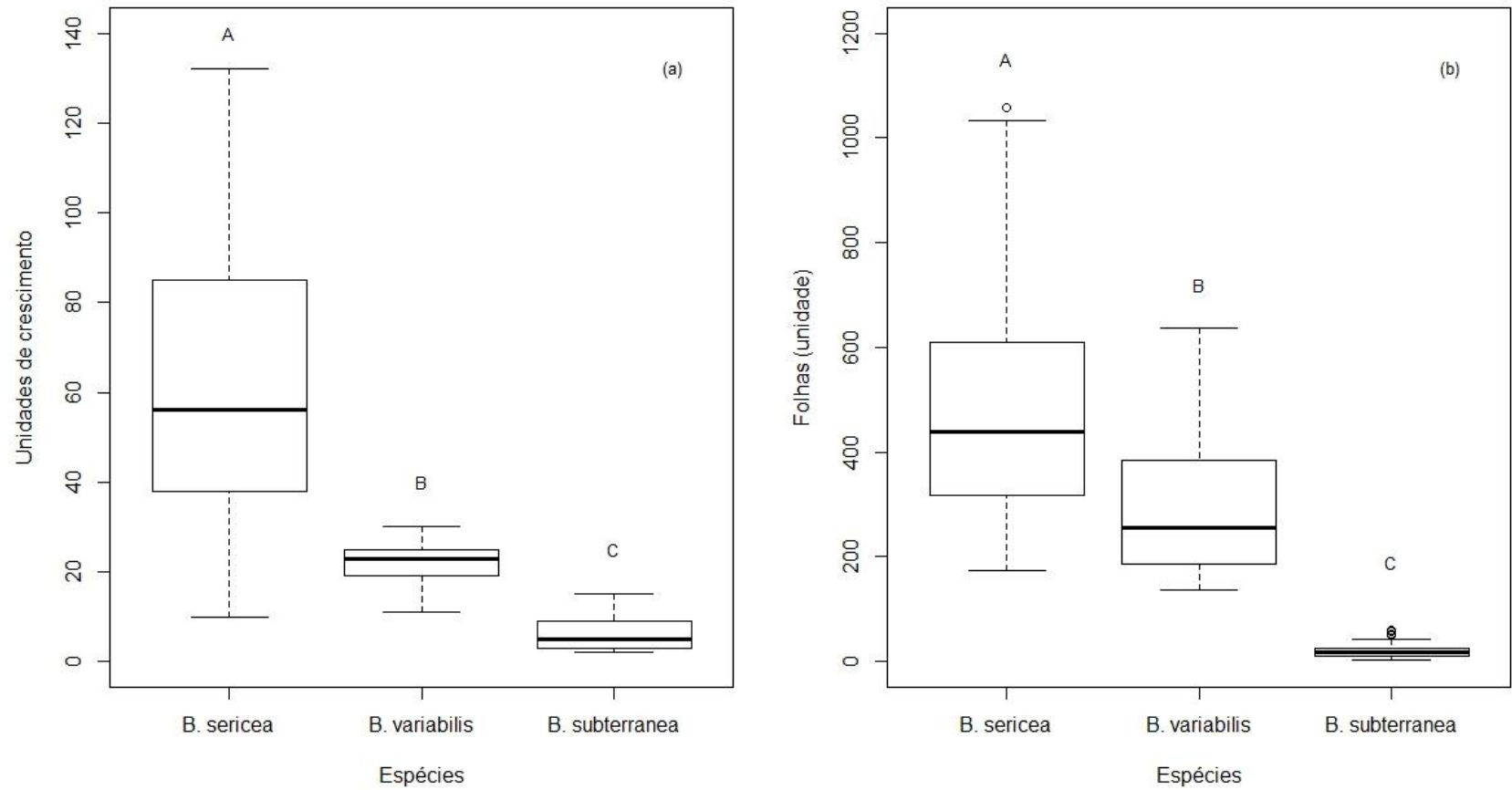


Fig. 3 Comparação entre a complexidade arquitetônica, medida em unidades de crescimento (a) e número de folhas (b) em *Byrsonima* sp.

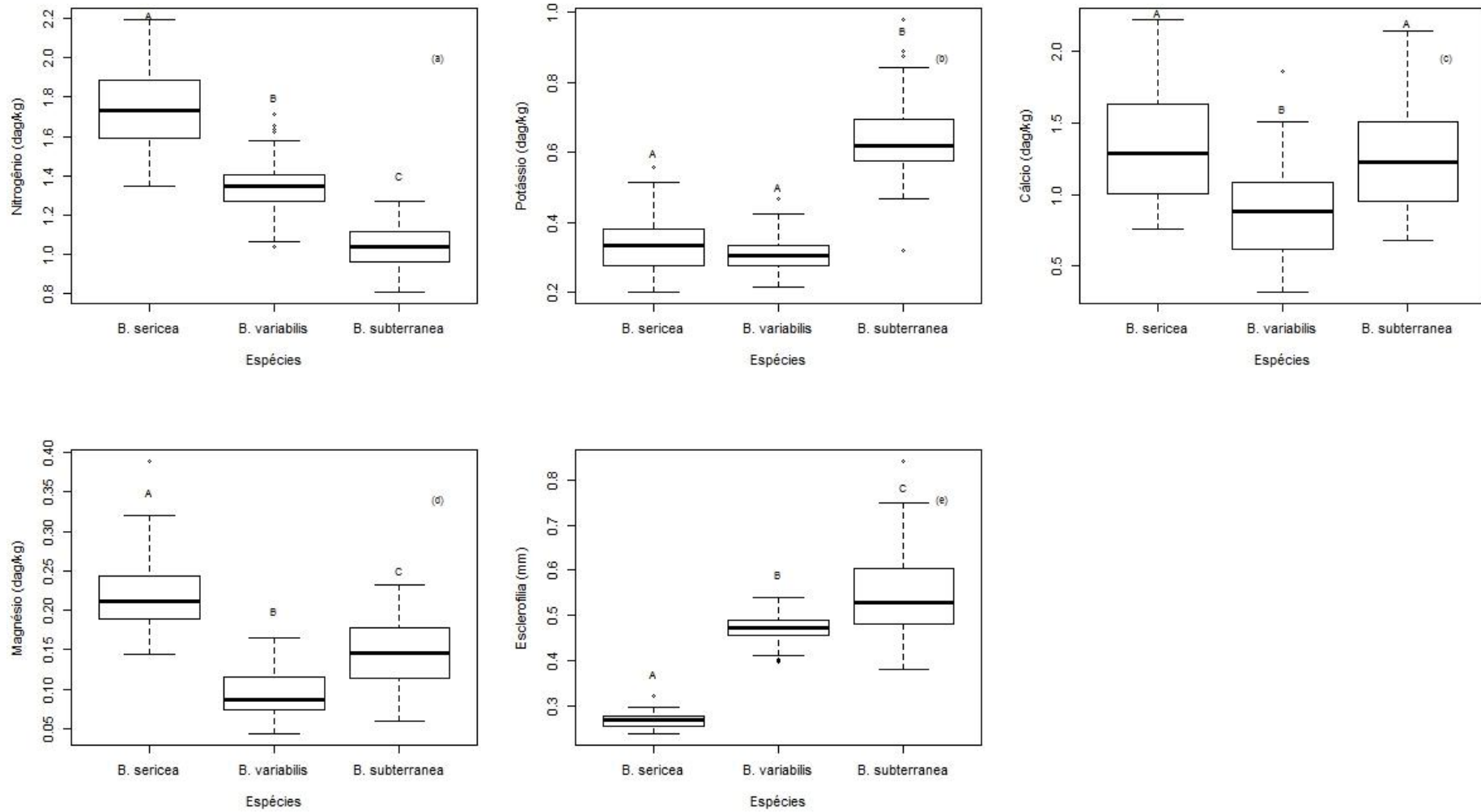


Fig. 4 Concentração de nutrientes foliares (a, b, c e d) e esclerofilia (e) em três espécies de *Byrsonima* sp.

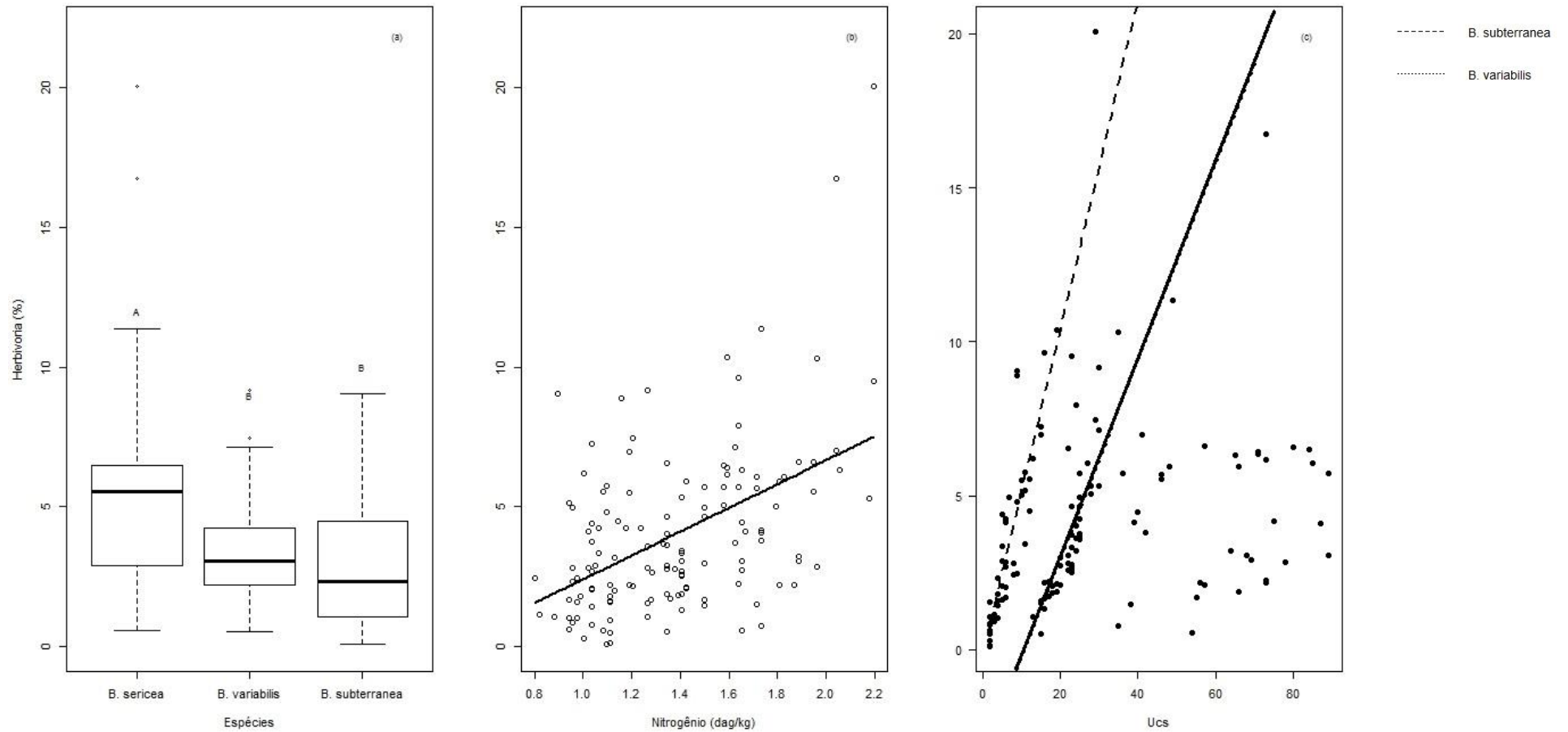


Fig. 5 Taxas de herbivoria (a), relação entre Nitrogênio e herbivoria (b) e influência do número de unidades de construção na herbivoria (c) em três espécies de *Byrsonima* sp.

## DISCUSSÃO:

A ocorrência das espécies em determinados habitats parece ser determinada principalmente por adaptações fisiológicas às condições ambientais (Haper 1977; Mark *et al.* 2001). Em nosso trabalho, as três espécies ocorreram em um gradiente nutricional de habitats, com a floresta sendo o habitat mesotrófico e o afloramento rochoso e o campo de areia habitats oligotróficos. A forma de vida e arquitetura, são provavelmente consequências das exigências adaptativas ligadas às condições abióticas do ambiente, como sugerido por Grime (1977) e Crawley (1997). O número de unidades de crescimento, número de folhas e a concentração de nitrogênio maiores em *Byrsonima sericea* são características típicas de plantas de ambientes de elevada produtividade (Grime 1997). O número menor unidades de construção de *B. variabilis* e *B. subterranea* podem estar relacionados à demanda evolutiva conflitiva no investimento em biomassa entre raízes e partes aéreas. Segundo Tilman (1990, 1994) espécies de habitats pobres em nutrientes tendem a alocar maior biomassa nas raízes, permitindo aumento da competitividade na aquisição de recursos. Ambas as espécies apresentam forma de vida de arbustos ou subarbustos e são altamente esclerofilas, compatíveis com o esperado para espécies ocorrentes dos Campos Rupestres (Ribeiro *et al.* 1999; Silveira *et al.* 2015).

No presente estudo, as taxas médias de consumo foliar por insetos herbívoros foram baixas e condizentes com o encontrado para as zonas tropicais e temperadas (Kozlov *et al.* 2015). *B. sericea* foi a espécie com as maiores taxas de herbivoria. Isso provavelmente ocorreu porque *B. sericea* é uma espécie arbórea, com alto teor de nutriente nas folhas, que ocorre em

habitat florestal de elevada produtividade. Já as espécies *B. variabilis* e *B. subterranea* são espécies arbustiva e subarbustiva respectivamente, ocupam habitats oligotróficos, e foram menos consumidas por insetos herbívoros. Esses resultados corroboram a Hipótese da Disponibilidade de Recursos (Coley *et al.* 1985) e a Hipótese da Arquitetura de Plantas (Lawton 1983).

O teor de nutrientes das plantas e os requerimentos nutricionais dos insetos podem variar entre espécies e os ambientes (Schoonhoven *et al.* 2005). Em nosso estudo, de forma geral, a concentração de nitrogênio influenciou positivamente nas taxas de herbivoria do gênero *Byrsonima* sp., independentemente da espécie. As concentrações de nutrientes nas plantas têm sido relacionadas à produção de tecidos simples e de baixo custo, facilitando a alimentação dos insetos (Coley 1983, Coley *et al.* 1985, Price 1991). Outros estudos também têm confirmado a relação positiva entre o teor de nitrogênio foliar e as taxas herbivoria em plantas (Casotti and Bradley 1991, Meloni *et al.* 2012, Silva *et al.* 2015). E a seleção da planta pelos insetos parece estar baseada no conteúdo nutricional da planta, como descrito por Mattson (1980).

Não encontramos relação entre a esclerofilia e as taxas de herbivoria, ao contrário do demonstrado em outros trabalhos (eg. Pennings and Paul 1992, Ribeiro and Basset 2007, Malishev and Sanson 2015). A esclerofilia em *B. sericea* foi menor visto que a espécie ocorre em habitat florestal, portanto, mais rico em nutrientes. Porém, *B. variabilis* e *B. subterranea* apresentaram altos índices de esclerofilia, como esperado para espécies que ocorrem nos Campos Rupestres (Ribeiro *et al.* 1999). Nós atribuímos esse resultado ao fato dos Campos Rupestres serem ambientes antigos, com amplo processo de

especialização das plantas e elevada esclerofilia de forma geral (Silveira *et al.* 2015) e, provavelmente, com presença de insetos herbívoros que se especializaram em contornar estratégias relacionadas a dureza foliar. Resultado similar foi encontrado por Meloni *et al.* (2012), indicando que as concentrações de compostos de defesa em plantas de Cerrado não inibiram a herbivoria, provavelmente devido aos altos teores de nitrogênio encontrados nas folhas, positivamente relacionado às taxas de área foliar perdida.

A arquitetura das plantas parece ter uma forte relação com as taxas de herbivoria. Alguns estudos correlacionam o tamanho da planta com maiores nichos para sobrevivência e alimentação de insetos herbívoros (Hannunen 2002; Campos *et al.* 2006; Randlkofer *et al.* 2009). Entretanto, nossos resultados indicaram relação positiva entre número de unidades de crescimento e herbivoria apenas para *B. variabilis* e *B. subterranea*. Nessas espécies, isto provavelmente é relacionado a diminuição da competição e aumento do espaço livre de inimigos para os herbívoros (Lawton 1983, Lawton and Schöder 1977, Mendonça 2002, Ribeiro and Basset 2007, Schuldt *et al.* 2012). Essa relação entre atratividade e taxas de herbivoria pode ser ainda mais importante em ambientes abertos, como os Campos Rupestres, no qual plantas com maiores quantidades de recurso são mais atrativas e mais fácil de serem localizadas por insetos herbívoros, assim como descrito por Zverava *et al.* (2014). As taxas de herbivoria de *B. sericea* podem não ter sido influenciada diretamente pelo número de unidades de crescimento de forma intraespecífica, mas está é uma espécie arbórea com taxas de herbivoria mais elevadas do que as demais *Byrsonima* sp. corroborando com o proposto por Lawton (1983).

De forma geral, as três espécies estudadas demonstraram um gradiente de complexidade arquitetônica e tolerância a herbivoria correspondente ao gradiente nutricional dos seus habitats de ocorrência, como previsto pela literatura.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Algeo, TJ and Scheckler, SE (1998) Terrestrial-Marine Teleconnections in the Devonian: Links between the Evolution of Land Plants, Weathering Processes, and Marine Anoxic Events. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 353:113–130. doi: 10.1098/rstb.1998.0195.
- Algeo, TJ and Scheckler, SE (2010). Land Plant Evolution and Weathering Rate Changes in the Devonian. *Journal of Earth Science*. 21: 75–78.
- Allan E and Crawley MJ (2011) Contrasting effects of insect and molluscan herbivores on plant diversity in a long-term field experiment. *Ecology Letters* 14:1246–1253. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01694.x.
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G (2014) Köppen's climate classification map for Brazil *Meteorologische Zeitschrift*, 22:711–728. doi: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- Anderson WR (1977) Byrsonimoideae, a new subfamily of the Malpighiaceae. *Leandra* 7: 5-18.
- Anderson WR (1979) Floral Conservatism in Neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11: 219-223.
- Anderson WR (1990) The origin of the Malpighiaceae – The evidence from morphology. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 64: 210-224.
- Bell AD, Bell A, Dines TD (1999) Branch construction and bud defence status at the canopy surface of a West African rainforest. *Biol. Jour. Linn. Soc.* 66: 481-499.
- Boege K and Dirzo R (2004) Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (Caesalpinaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecology* 175: 59–69. doi: 10.1023/B:VEGE.0000048092.82296.9a
- Caccianiga M, Luzzaro A, Pierce S, Ceriani RM, Cerabolini B (2006) The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos* 112:10–20. doi: 10.1111/j.0030-1299.2006.14107.x.



- Cameron KM, Chase MW, Anderson WR, Hills HG (2001) Molecular systematics of Malpighiaceae: evidence from plastid *rbcl* and *matK* sequences. *Am. Jour. Bot.* 88:1847–1862.
- Campos RI, Vasconcelos HL, Ribeiro SP, Neves FS, Soares JP (2006) Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. *Ecography* 29: 442-450.
- Cárdenas RE, Valencia R, Kraft NJB, Argoti A, Dangles O (2014) Plant traits predict inter- and intraspecific variation in susceptibility to herbivory in a hyperdiverse Neotropical rain forest tree community. *Journal of Ecology* 102:939–952. doi: 10.1111/1365-2745.12255.
- Carr DE and Eubanks MD (2014) Interactions Between Insect Herbivores and Plant Mating Systems. *Annu. Rev. Entomol.* 59:185–203. doi: 10.1146/annurev-ento-011613-162049.
- Casotti G and Bradley JS (1991) Leaf nitrogen and its effects on the rate of herbivory on selected eucalypts in the jarrah forest. *Forest Ecology and Management* 41:167-177.
- Cerabolini B, Pierce S, Luzzaro A, Ossola A (2010b) Species evenness affects ecosystem processes in situ via diversity in the adaptive strategies of dominant species. *Plant Ecol* 207:333–345. doi: 10.1007/s11258-009-9677-1
- Cerabolini BEL, Brusa G, Ceriani RM, de Andreis R, Luzzaro A, Pierce S (2010a) Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecol* 210:253–261. doi:10.1007/s11258-010-9753-6
- Choong MF, Lucas PW, Ong JSY, Pereira B, Tan HTM, Turner IM (1992) Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. *New Phytol*, 121:597-610.
- Clark DB, Clark DA, Read JM (1998) Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86:101–112.

- Clark DB, Palmer MW, Clark DA (1999) Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 8:2662–2675.
- Coley PD (1982) Rates of herbivory on different tropical trees. *Committee of Evolutionary Biology* 1:123-132.
- Coley PD (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree species in a Lowland Tropical Forest. *Ecological Monographs* 55:209-234.
- Coley PD (1987) Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytol* 106:251-263.
- Coley PD and Barone JA (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 305-335.
- Coley PD, Bryant JP, Chapin FS (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Comerford NB (2005) Soil factors affecting nutrient bioavailability. In: BassiriRad H (eds.) *Nutrient acquisition by plants* 181:1-14. Springer, Switzerland. doi:10.1007/3-540-27675-0.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 51:335–380.
- Crawley MJ (1997) *Plant Ecology*. Blackwell, London.
- Crawley MJ (2013) *The R book*. John Wiley & Sons.
- Cripps MG, Jackman SD, Rostás M, Van Koten C, Bourdôt GW (2015) Leaf traits of congeneric host plants explain differences in performance of a specialist herbivore. *Ecol Ent.* 40:237–246. doi: 10.1007/s11258-014-0328-9.
- Davis CC and Anderson WR (2010) A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *Am. Jour. Bot.* 97: 2031–2048. doi: 10.3732/ajb.1000146.

- Davis CC, Anderson WR, Donoghue MJ (2001) Phylogeny of Malpighiaceae: evidence from chloroplast *ndhF* and *trnL-f* nucleotide sequences. *Am. Jour. Bot.* 88:1830–1846.
- Defelipo BV and Ribeiro AC (1997) *Análise química do solo (metodologia)*. Editora Viçosa, Viçosa.
- Delwiche CF and Cooper ED (2015) The Evolutionary Origin of a Terrestrial Flora. *Current Biology*, 25:899-910. doi: 10.1016/j.cub.2015.08.029.
- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Centro Nacional de Pesquisa de Solos (1999) *Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes*. Brasília.
- Erich PR and Raven PH (1964) *Butterflies and Plants: A Study in Coevolution*. *Evolution*, 18:586-608.
- Fenny P (1976) Plant apparency and chemical defense. In: Wallace J and Mansell RL (eds.) *Biochemical interactions between plants and insects*. *Recent Advances in Phitochemistry* 10:1-40. Plenum, New York.
- Fine PVA et al. (2006) the growth–defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian Forests. *Ecology* 87:150-162. doi:10.1890/0012-9658(2006)87.
- Fine PVA, Mesones I, Coley PD (2004) Herbivores Promote Habitat Specialization by Trees in Amazonian Forests. *Science* 305:663-665.
- Fujaco MAG, Leite MGP, Messias MCTB (2010) *Análise multitemporal das mudanças no uso e ocupação do Parque Estadual do Itacolomi (MG) através de técnicas de geoprocessamento*. *Revista Escola de Minas* 63:695-701.
- Grime JP (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am Nat* 111:1169–1194.
- Grime JP (2001) *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*, 2nd edn. Wiley, Chichester.

- Grime JP, Pierce S (2012) *The evolutionary strategies that shape ecosystems*. Wiley-Blackwell, Chichester.
- Hannuinen S (2002) Vegetation architecture and redistribution of insects moving on the plant surface. *Ecological Modelling* 155:149-157.
- Harbone JB (1980) Plant phenolics. In: Bell EA, Charlwood BV (eds) *Encyclopedia of Plant Physiology*. Springer, Berlin, pp 329-402.
- Harper, JL (1997) *The Population Biology of Plants*. Academic Press, California.
- Hereford J (2009) A quantitative survey of local adaptation and fitness trade-offs. *Am Nat* 173:579–588. doi: 10.1086/597611.
- Herms DA and Mattson WJ (1992) The dilemma of plants: To grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*. 67: 283-335.
- Hodgson JG, Wilson PJ, Hunt R, Grime JP, Thompson K (1999) Allocating C–S–R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85:282–294.
- Instituto Estadual de Florestas (2015) O Parque Estadual Serra de Ouro Branco. Disponível em <<http://www.ief.mg.gov.br/component/content/article/1411>>. Acesso: Agosto de 2015.
- Jogesh T, Overson RP, Raguso RA, Skogen KA (2016) Herbivory as an important selective force in the evolution of floral traits and pollinator shifts. *AoB Plants* 9:1-15. doi: 10.1093/aobpla/plw088
- Kawecki TJ and Ebert D (2004) Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7:1225–1241. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x.
- Kenrick, P and Crane, P (1997) The origin and early evolution of plants on land. *Nature*. 389:33-39.
- Kozlov MV, Lanta V, Zverev V, Zvereva EL (2015) Global patterns in background losses of woody plant foliage to insects. *Global Ecol. Biogeogr* 2015 24:1126–1135. doi: 10.1111/geb.12347.

- Lawton J.H (1983) Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Ann. Rev. Ent.* 28:23-29.
- Lawton JH and Schröder D (1977) Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature* 256:137-140.
- Lehtilä K and Strauss SY (1997) Leaf Damage by Herbivores Affects Attractiveness to Pollinators in Wild Radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oikos* 111: 396-403.
- Lusa MG, Appezzato-da-Glória B, Loeuille B, Bartoli G, Ciccarelli D (2014) Functional groups in Lychnophorinae (Asteraceae: Vernonieae) based on morphological and anatomical traits. *Australian Journal of Botany* 62 150–163. doi: 10.1071/BT13301.
- Maldonado-López Y, Cuevas-Reys P, Sánchez-Montoya G, Oyama K, Quesada M (2014) Growth, plant quality and leaf damage patterns in a dioecious tree species: is gender important? *Arthropod-Plant Interactions*. 8: 241-251. doi:10.1007/s11829-014-9314-3.
- Malishev M and Sanson GD (2015) Leaf mechanics and herbivory defence: How tough tissue along the leaf body deters growing insect herbivores. *Austral Ecology* 40:300–308. doi: 10.1111/aec.12214.
- Mamede MCH, Francener A (2015) *Byrsonima*: in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Acesso em Dezembro de 2015 em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB8827>>.
- Mark, AF, Dickinson KJM, Allen J, Smith R, West CJ (2001) Vegetation patterns, plant distribution and life forms across the alpine zone in southern Tierra del Fuego, Argentina. *Austral Ecology* 26: 423-440. doi:10.1046/j.1442-9993.2001.01127.x.
- Massant W, Godefroid S, Koedam N (2009) Clustering of plant life strategies on meso-scale. *Plant Ecol* 205:47–56. doi:10.1007/s11258-099-9597-0.

- Mattson WJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11:119-161.
- Meloni F, Lopes NP, Varanda EM (2012) The relationship between leaf nitrogen, nitrogen metabolites and herbivory in two species of Nyctaginaceae from the Brazilian Cerrado. *Environmental and Experimental Botany* 75 (2012) 268– 276. doi:10.1016/j.envexpbot.2011.07.010.
- Mendonça MS and Romanowski HP (2002) Life history of the gall-maker *Eugeniomyia dispar* Maia, (Diptera, Cecidomyiidae). *Brazilian Journal of Biology*, 62(2): 277-283.
- Messias MCTB, Leite MGP, Meira-Neto J. AA, Kozovits AR (2012) Fitossociologia de campos rupestres quartzíticos e ferruginosos no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. *Acta Bot. Bras.* 26: 264-276. doi: 10.1590/S0102-33062012000100022.
- Mitter C, Farrel B, Futuyma DJ (1991) Phylogenetic studies of insect-plant interactions: Insights into the genesis of diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 6:290-293. doi:http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(91)90007-k
- Mora C, Tittensor DP, Adl S, Simpson AGB, Worm B. (2011) How Many Species Are There on Earth and in the Ocean? *Plos One*, 9:1-8. doi: doi: 10.1371/journal.pbio.1001127
- Mutikainen P, Walls M, Ovaska J, Kainanen M, Julkunen-Tiitto R; Vapaavouri E (2000) Herbivore resistance in *Betula pendula*: effect of fertilization, defoliation, and plant genotype. *Ecology* 81: 49–65. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081.
- Navas ML, Roumet C, Bellmann A, Laurent G, Garnier E (2010) Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. *Plant Biol* 12:183–196. doi:10.1111/j.1438-8677.2009.00208.x.

- Negreiros D, Stradic SL, Fernandes GW, Rennó HC (2014) CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. *Plant Ecol* 215:379–388. doi: 10.1007/s11258-014-0302-6.
- Neves FS, Sperber CF, Campos RI, Soares JP, Ribeiro SP (2013) Contrasting effects of sampling scale on insect herbivores distribution in response to canopy structure. *Revista de Biologia Tropical*, 61:125-137. doi:10.15517/rbt.v61i1.10894
- Oliveira RS, Galvão HC, De Campos MCR, Eller CB, Pearse SJ, Lambers H (2015) Mineral nutrition of campos rupestres plant species on contrasting nutrient-impooverished soil types. *New Phytol* 205:1183–1194. doi:10.1111/nph.13175.
- Pennings SC, Paul V (1992) Effect of Plant Toughness, Calcification, and Chemistry on Herbivory by *Dolabella auricularia*. *Ecology* 73:1606-1619.
- Pereira JA, Londe V, Ribeiro SP, Sousa HC (2016) Crown architecture and leaf anatomic traits influencing herbivory on *Clethra scabra* Pers.: comparing adaptation to wetlands and drained habitats. *Braz. J. Bot.* 1:1-10. doi: 10.1007/s40415-016-0343-2.
- Pierce S, Brusa G, Vagge I, Cerabolini BEL (2013) Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Funcional Ecology* 27:1002-1010. doi: 10.1111/1365-2435.12095.
- Pierce S, Luzzaro A, Caccianiga M, Ceriani RM, Cerabolini B (2007) Disturbance is the principal a-scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community. *J Ecol* 95:698–706. doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01242.x.
- Price PW (1991) The Plant Vigor Hypothesis and Herbivore Attack. *Oikos* 62:244-251.
- R Core Team (2015) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Available from URL: <http://www.r-project.org/Vienna>.

- Raij B, Andrade JC, Cantarella H, Quaggio JA (2001) Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais. Instituto Agrônomo, Campinas.
- Randlkofer B, Jordan F, Mitesser O, Meiners T, Obermaier E (2009) Effect of vegetation density, height, and connectivity on the oviposition pattern of the leaf beetle *Galeruca tanaceti*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 132:134–146.
- Ratter JA, Ribeiro JF, Bridgewater S (1997) The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity. *Ann. Bot.* 80: 223-230.
- Rhoades DF and Cates RG (1976) Toward a general theory of plant antiherbivores chemistry. In: Wallace J and Mansell RL (eds.) *Biochemical interactions between plants and insects. Recent Advances in Phitochemistry* 10:168-213. Plenum, New York.
- Ribeiro SP and Brown VK (1999) Insect herbivory in tree crowns of *Tabebuia Aurea* And *T. Ochracea* (Bignoniaceae): Contrasting the brazilian Cerrado with the wetland Pantanal Matogrossense. *Selbyana* 20:159-170.
- Ribeiro SP and Basset Y (2007) Gall-forming and free-feeding herbivory along vertical gradients in a lowland tropical rainforest: the importance of leaf sclerophylly. *Ecography* 30: 663-672.
- Ribeiro SP and Brown VK (2006) Prevalence of monodominant vigorous tree populations in the tropics: herbivory pressure on species in very different habitats. *Journal of Ecology* 94: 932-941.
- Ribeiro SP and Fernandes GW (2000) Interações entre insetos e plantas no Cerrado: teoria e hipóteses de trabalho. In: Martins RP, Lewinshon TM, Barbeitos MS (eds) *Ecologia e comportamento de insetos. Oecologia Brasiliensis*, Rio de Janeiro, pp 299-320.
- Ribeiro SP, Braga AO, Silva CHL, Fernandes GW (1999) Leaf polyphenols in brazilian Melastomataceae: sclerophylly, habitats, and insect herbivores. *Ecotropica* 5:137-146.



- Ribeiro SP, Londe V, Bueno AP, Barbosa JS, Correa TL, Soelt T, Maia M, Pinto VD, Dueli GF, Sousa HC, Kozovits AR, Nalini HA (2016) Plant defense against leaf herbivory based on metal accumulation: examples from a tropical high altitude ecosystem. *Plant Species Biology* 26:167-243. doi: 10.1111/1442-1984.1213.
- Ruggiero PGC, Batalha MA, Pivello VR, Meirelles ST (2002) Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semi deciduous forest, Southeastern Brazil. *Plant Ecol* 160:1–16. doi: 10.1023/A:1015819219386.
- Schiestl FP, Kirk H, Bigler L, Cozzolino S, Desurmont GA (2014) Herbivory and floral signaling: phenotypic plasticity and tradeoffs between reproduction and indirect defense. *New Phytologist* 203:257-266. doi: 10.1111/nph.12783.
- Schlinkert H, Westphal C, Clough Y, László Z, Ludwig M, Tschardt T (2015) Plant Size as Determinant of Species Richness of Herbivores, Natural Enemies and Pollinators across 21 Brassicaceae Species. *PLoS ONE* 10: 1-18. doi: 10.1371/journal.pone.0135928.
- Schoonhoven LM, Loon JJA, Dicke M (2005) *Insect-Plant Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Schowalter TD, Hargrove WW, Crossley DA (1986) Herbivory in Forested Ecosystems. *Ann. Rev. of Ent.* 31: 177-196.
- Silva JO, Espirito-Santo MM, Morais HC (2015) Leaf traits and herbivory on deciduous and evergreen trees in a tropical dry forest. *Basic and Applied Ecology* 16:210–219. doi:10.1016/j.baae.2015.02.005.
- Silva LVC (2001) Diagnóstico da cobertura vegetal. Contribuição ao Plano de Manejo do Parque Estadual do Rio Doce. Projeto Doces Matas. Relatório Técnico.
- Silveira FAO et al. (2015) Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. *Plant Soil* 403:129-152. doi: 10.1007/s11104-015-2637-8.

- Silvertown J and Dodd M (1996) Comparing plants and connecting traits. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lon.* 351:1233–1239.
- Spawton KA and Wetzel WC (2015) Gall-Insect Community on Big Sagebrush Varies With Plant Size but not Plant Age. *Environmental Entomology* 4: 1095-1101. doi: 10.1093/ee/nvv087.
- Strauss SY, Conner JK, Rush SL (1986) Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: implications for male and female plant fitness. *Am. Nat.* 147:1098-1197.
- Strong DR, Lawton JH, Southwood TRE (1984). *Insects on plants. community patterns and mechanisms.* Blackwell, Oxford.
- Sultan SE (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5:537–542. doi:10.1016/S1360-1385(00)01797-0.
- Tilman D (1990) Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58:3-15.
- Tilman D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75:2-16.
- Violle C, Nava ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Waters, ER (2003) Molecular adaptation and the origin of land plants. *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 29:456–463. doi:10.1016/j.ympev.2003.07.018.
- Zandt, PAV (2007) Plant defense, growth, and habitat: a comparative assessment of constitutive and induced resistance. *Ecology* 88:1984–1993. doi:10.1890/06-1329.1
- Zava PC and Cianciaruso MV (2014) Can we use plant traits and soil characteristics to predict leaf damage in savanna woody species? *Plant Ecol* 215:625–637. doi: 10.1007/s11258-014-0328-9

Zvereva EL, Zverev V, Kozlov M (2014) High densities of leaf-tiers in open habitats are explained by host plant architecture. *Ecological Entomology* 39: 470–479. [10.1111/een.12123](https://doi.org/10.1111/een.12123).