

LUZIENE SEIXAS DOS SANTOS

ASSEMBLEIA DE ARTRÓPODES ASSOCIADOS À SUPER-HOSPEDEIRA *Andira nitida*: padrões de co-ocorrência, efeitos dos traços funcionais e da engenharia de ecossistema

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientadora: Tatiana Garabini Cornelissen

Coorientador: Guilherme Ramos Demetrio
Ferreira

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2022**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

S237a Santos, Luziene Seixas dos, 1996-
2022 Assembléia de artrópodes associados à super-hospedeira
Andira nitida: padrões de co-ocorrência, efeitos dos traços
funcionais e da engenharia de ecossistema / Luziene Seixas dos
Santos. – Viçosa, MG, 2022.
1 dissertação eletrônica (78 f.)

Inclui apêndice.

Orientador: Tatiana Garabini Cornelissen.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa,
Departamento de Biologia Geral, 2022.

Inclui bibliografia.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2023.020>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Relação inseto-planta. 2. Ecossistema. 3. Balanço
ecológico. I. Cornelissen, Tatiana Garabini, 1975-.
II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia
Geral. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. III. Título.

CDD 22. ed. 595.17

LUZIENE SEIXAS DOS SANTOS

ASSEMBLEIA DE ARTRÓPODES ASSOCIADOS À SUPER-HOSPEDEIRA *Andira nitida*: padrões de co-ocorrência, efeitos dos traços funcionais e da engenharia de ecossistema

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 22 de dezembro de 2022.

Assentimento:

Documento assinado digitalmente
 LUZIENE SEIXAS DOS SANTOS
Data: 07/02/2023 16:09:52-0300
Verifique em <https://verificador.itl.br>

Luziene Seixas dos Santos
Autora

Documento assinado digitalmente
 TATIANA GARABINI CORNELISSEN
Data: 07/02/2023 14:46:27-0300
Verifique em <https://verificador.itl.br>

Tatiana Garabini Cornelissen
Orientadora

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais (Veveu e Nego) e minha irmã (Leticia), por todas as formas de incentivo. Vocês são meu mundo e por vocês continuarei lutando. “Bora carregar” esse diploma pra casa!

Ao prof^o Guilherme Demetrio, por auxiliar de todas as maneiras possíveis na construção e execução desse trabalho. Prof^o, agradeço por sua orientação, sempre regadas aprendizados e de um bom humor contagiante e inconfundível. Obrigada por me emprestar forças e incentivo durante momentos de descobertas, insucessos e inseguranças. Ainda tenho muito a aprender, mas reconheço que tudo que já aprendi até aqui devo muito ao senhor. Muito, muito obrigada.

A prof^a Tatiana Cornelissen, por fornecer apoio e suporte necessários para a execução deste trabalho. Prof^a, muito obrigada por toda orientação, pelos comentários e sugestões que muito contribuíram para a versão final deste texto. Espero que o universo me permita um dia te agradecer pessoalmente. Muito obrigada!

Ao Tenilson. Namorado, muito obrigada por ter caminhado comigo até aqui. Você foi essencial!! Obrigada pelo apoio, por me acompanhar no campo, pelas inúmeras caronas, pelos lanches, pela escuta, e acima de tudo por estar ao meu lado em todos os momentos. Quero e espero te ter ao meu lado nos próximos passos desse sonho.

Agradeço aos colegas que contribuíram com as coletas: Will, Amanda e Dalton. Ao prof^o Kim Barão pela identificação dos espécimes e por estar sempre disposto a ajudar. A prof^a Taciana Kramer por disponibilizar espaço e equipamentos do LEB todas as vezes que precisei. Muito obrigada!!

Aos membros da banca, José Henrique, Jean Carlos, Gisele Mendes e Lucas Paolucci por terem aceitado o convite para avaliar este trabalho.

Aos Professores da Pós-graduação em Ecologia da UFV, pelas oportunidades de aprendizado. A secretária da PPG-Ecco/UFV, Leticia, que sempre esteve disposta a ajudar e sanar minhas inúmeras dúvidas.

À Universidade Federal de Viçosa, pela oportunidade de realizar a pós-graduação.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

Claro que não cheguei aqui sozinha. Muitos contribuíram pra esse trabalho, Mas, lá no fundo - embora tenha um ar esnobe – agradeço a Luh. Não importa o que virá depois: menina, você conseguiu!

*“Se avexe não
Amanhã pode acontecer tudo,
inclusive nada
Se avexe não
A lagarta rasteja até o dia em
que cria asas
Se avexe não
Que a burrinha da felicidade
nunca se atrasa
Se avexe não
Amanhã ela para na porta da
sua casa*

*Se avexe não
Toda caminhada começa no
primeiro passo
A natureza não tem pressa,
segue seu compasso
Inexoravelmente chega lá
Se avexe não
Observe quem vai subindo a
ladeira
Seja princesa ou seja lavadeira
Pra ir mais alto, vai ter que
suar...”.*

*(A Natureza das Coisas- Flávio
José)*

RESUMO

SANTOS, Luziene Seixas dos, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, dezembro de 2022. **Assembleia de artrópodes associados à super-hospedeira *Andira nitida*: padrões de co-ocorrência, efeitos dos traços funcionais e da engenharia de ecossistema.** Orientadora: Tatiana Garabini Cornelissen. Coorientador: Guilherme Ramos Demetrio Ferreira.

Plantas sofrem ataque por múltiplos insetos herbívoros que podem co-ocorrer no espaço e tempo. Nas últimas décadas, estudos que tratam dos fatores que podem determinar a estrutura das assembleias insetos herbívoros nas plantas têm sido complementados por abordagens que incorporam a co-ocorrência e engenharia de ecossistemas. Nós estudamos os artrópodes associados à espécie hospedeira *Andira nitida* (Fabaceae), com o objetivo de identificar os mecanismos envolvidos na estrutura da assembleia de artrópodes associados, sobretudo dos herbívoros foliares. Primeiro verificamos a ocorrência de herbívoros foliares e se havia um padrão de co-ocorrência entre tipos e guildas de herbívoros foliares em *A. nitida*. Também avaliamos se os padrões de ocorrência encontrados estavam relacionados aos traços funcionais foliares da planta. Posteriormente, avaliamos o papel de galhas caulinares abandonadas como engenheiras de ecossistema a partir dos efeitos de sua presença e densidade na assembleia de artrópodes e nos níveis de herbivoria foliar encontrados em *A. nitida*. Nossos resultados indicam que *A. nitida* sofre danos simultâneos por galhadores, minadores e mastigadores e que as guildas e tipos de danos de herbívoros apresentam uma sequência temporal de estabelecimento e desenvolvimento na folha, sendo o pico de estabelecimento próximo ao brotamento foliar. Sete pares de tipos de herbívoros exibiram co-ocorrência agregada (positiva) e dois pares exibiram co-ocorrência segregada (negativa). Assim, aceitamos parcialmente nossa hipótese de que os herbívoros foliares em *A. nitida* têm um padrão de co-ocorrência predominantemente segregado, pois encontramos pares de espécies com padrão de co-ocorrência negativa, positiva e aleatória, sendo este último mais frequente. Traços foliares como Área foliar, Área foliar específica e Teor de matéria seca se mostraram determinantes para a ocorrência de alguns tipos de herbívoros, especialmente dos insetos galhadores. Também evidenciamos que galhas caulinares são frequentes nos ramos de *A. nitida* e que quando abandonadas podem abrigar indivíduos de diferentes táxons, em diferentes estágios de vida e com diferentes castas, sendo Formicidae o grupo mais abundante e frequente. Além disso, a densidade de galhas abandonadas afeta positivamente o número de galhas ocupadas e a possibilidade da galha estar ocupada, e o tamanho da galha caular abandonada tem papel central na possibilidade de ocupação dessa estrutura. Ao contrário do

esperado, não encontramos relação entre tamanho da galha caulinar com a riqueza e abundância de artrópodes e entre a presença de galhas caulinares e a herbivoria foliar por mastigadores. Portanto, apontamos que mais de um processo define a ocorrência de artrópodes, sobretudo de herbívoros foliares, associados à super-hospedeira *A. nitida*. Diferenças temporais no ciclo de vida, disponibilidade de recursos, e diferenças morfológicas podem gerar os padrões de ocorrência e co-ocorrência encontrados. Adicionalmente, a densidade de galhas caulinares abandonadas representa um recurso adicional para artrópodes e a abundância de artrópodes ocupando as galhas não foi o suficiente para afetar a herbivoria foliar. Esses resultados oferecem perspectivas iniciais sobre os processos envolvidos na interação entre *A. nitida* e sua fauna de artrópodes associada.

Palavras-chave: Interações inseto-planta. Herbivoria. Traços funcionais. Co-ocorrência. Engenharia de ecossistema. Super-hospedeira.

ABSTRACT

SANTOS, Luziene Seixas dos, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, December, 2022. **Assemblage of arthropods associated with the superhost *Andira nitida*: patterns of co-occurrence, effects of functional traits and ecosystem engineering.** Adviser: Tatiana Garabini Cornelissen. Co-adviser: Guilherme Ramos Demetrio Ferreira.

Plants are attacked by multiple herbivorous insects that can co-occur in space and time. In recent decades, studies that address the factors that can determine the structure of herbivore insect assemblages in plants have been complemented by approaches that incorporate co-occurrence and ecosystem engineering. We studied the arthropods associated with the host species *Andira nitida* (Fabaceae), with the aim of identifying the mechanisms involved in the structure of the assemblage of associated arthropods, especially foliar herbivores. We first checked the occurrence of foliar herbivores and whether there was a pattern of co-occurrence between types and guilds of foliar herbivores in *A. nitida*. We also evaluated whether the occurrence patterns found were related to the functional traits of the plant's leaves. Later, we evaluated the role of abandoned stem galls as ecosystem engineers based on the effects of their presence and density on the arthropod assemblage and on the levels of leaf herbivory found in *A. nitida*. Our results indicate that *A. nitida* suffers simultaneous damage by gallings, miners and chewers and that the guilds and damage types of herbivores show a temporal sequence of establishment and development in the leaf, with the peak of establishment close to leaf sprouting. Seven pairs of herbivore types exhibited aggregate (positive) co-occurrence and two pairs exhibited segregated (negative) co-occurrence. Thus, we partially accept our hypothesis that leaf herbivores in *A. nitida* have a predominantly segregated co-occurrence pattern, as we found pairs of species with negative, positive and random co-occurrence patterns, the latter being more frequent. Leaf traits such as Leaf area, Specific leaf area and Dry matter content were determinant for the occurrence of some types of herbivores, especially galling insects. We also showed that stem galls are frequent on branches of *A. nitida* and that, when abandoned, they can harbor individuals of different taxa, at different stages of life and with different castes, with Formicidae being the most abundant and frequent group. In addition, the density of abandoned galls positively affects the number of occupied galls and the possibility of the gall being occupied, and the size of the abandoned stem gall plays a central role in the possibility of occupation of this structure. Contrary to expectations, we did not find a relationship between the size of the stem gall and the richness and abundance of arthropods and between the presence of stem galls and leaf herbivory by

chewers. Therefore, we point out that more than one process defines the occurrence of arthropods, especially foliar herbivores, associated with the super-host *A. nitida*. Temporal differences in the life cycle, resource availability, and morphological differences can generate the patterns of occurrence and co-occurrence found. Additionally, the density of abandoned stem galls represents an additional resource for arthropods and the abundance of arthropods occupying the galls was not enough to affect leaf herbivory. These results offer initial perspectives on the processes involved in the interaction between *A. nitida* and its associated arthropod fauna.

Keywords: Insect-plant interactions. herbivory. Functional traits. Co-occurrence. Ecosystem engineering. Super host.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	10
BIBLIOGRAFIA	13

CAPÍTULO 1: Ocorrência temporal e co-ocorrência de herbivoria foliar por mastigadores, minadores e galhadores: os traços foliares importam?

RESUMO	16
ABSTRACT	18
1 INTRODUÇÃO	20
2 MATERIAIS E MÉTODOS	22
2.1 Área de estudo	22
2.2 Sistema de estudo	23
2.3 Amostragem dos dados	24
2.3.1 Monitoramento das folhas	24
2.3.2 Traços funcionais foliares	26
2.4 Análises dos dados	27
2.4.1 Sequência temporal de colonização	27
2.4.2 Padrões de co-ocorrência de herbívoros foliares	28
2.4.3 Herbivoria e traços funcionais foliares	29
3 RESULTADOS	30
3.1 Herbivoria foliar em <i>A. nitida</i>	30
3.2 Sequência temporal de colonização de tipos e guildas de herbívoros em folhas de <i>A. nitida</i>	31
3.3 Folhas previamente ocupadas por um tipo e guilda de herbívoro foliar são evitadas ou preferidas por outros?	33
3.4 Relação entre ocorrência de herbívoros e traços funcionais foliares	36
4 DISCUSSÃO	36
BIBIOGRAFIA	43

CAPÍTULO 2: Galhas caulinares abandonadas como abrigos: engenharia do ecossistema em uma super-hospedeira e seus efeitos na biodiversidade de artrópodes e na herbivoria foliar

RESUMO	50
ABSTRACT	52
1 INTRODUÇÃO	53
2 MATERIAIS E MÉTODOS	55
2.1 Área e sistema de estudo	55
2.2 Amostragem e procedimentos laboratoriais	55
2.2.1 Frequência de ocorrência de galhas caulinares e seu papel como engenheira de ecossistema na estruturação da assembleia de artrópodes:	55
2.2.2 Efeitos da densidade de galhas caulinares e da fauna sucessora sobre a herbivoria foliar em <i>A. nitida</i>	56
2.3 Análise de dados	57
3 RESULTADOS	58
3.1 Galhas caulinares em ramos de <i>A. nitida</i>	58
3.2 Galhas caulinares e herbivoria foliar	62
4 DISCUSSÃO	63
6 BIBIOGRAFIA	69
CONCLUSÃO GERAL	73
MATERIAL SUPLEMENTAR	75

1 INTRODUÇÃO GERAL

As interações ecológicas, antagônicas ou mutualistas, através de seu potencial de ligação entre organismos, podem estruturar as comunidades biológicas (MITTELBACH & MCGILL, 2012). Plantas e insetos têm coexistido por milhões de anos, e ao longo do tempo evolutivo uma série de relações com efeitos geralmente recíprocos evoluíram entre esses grupos (PRICE, 2002; LEWINSOHN *et al.*, 2006; BECERRA, 2007).

Do ponto de vista das relações consumidor-recurso, plantas e insetos podem estar ligados, direta ou indiretamente, por meio de interações tróficas. As plantas são o grupo que fixa a maior parte de toda energia dos sistemas terrestres, e quase todos os grupos da fauna, como os insetos, dependem, direta ou indiretamente, dessa produção (PRICE, 2002; LEWINSOHN *et al.*, 2006). Os insetos, considerados o grupo mais diverso entre os animais, apresentam inúmeras associações às plantas. Essas interações exercem forte influência nesses grupos, como no caso da herbivoria (STRONG *et al.*, 1984; PRICE, 2011), já que estes animais podem se alimentar de uma grande variedade de recursos alimentares, e muitas espécies apresentam hábito herbívoro ao menos em uma fase do seu ciclo de vida. Dessa forma, se consolidam como importantes consumidores da produção primária terrestre (LEWINSOHN *et al.*, 2012). Assim, as interações entre esses níveis tróficos são a força motriz da biodiversidade de qualquer ecossistema, e o estudo dessas interações geram importantes predições sobre mecanismos que moldam dinâmica e diversidade das comunidades biológicas (BURKEPILE & PARKER, 2017).

Os insetos herbívoros são constituídos por várias guildas de alimentação, que podem apresentar diferentes níveis de especialização em relação à planta hospedeira e a parte da planta utilizada, refletindo a complexidade das histórias naturais desses grupos. Para os propósitos deste trabalho, guilda refere-se aos integrantes de uma dada comunidade biológica que exploram os recursos de maneira semelhante (SIMBERLOFF & DAYAN, 1991). Os insetos herbívoros podem explorar as partes vegetais de diferentes formas como cortar e mastigar partes externas, sugar fluidos internos, consumir parênquima, formar galerias ou induzir a formação de galhas (SIMBERLOFF & DAYAN, 1991; ARAÚJO & OLIVEIRA, 2021). Podem consumir poucas ou uma ampla variedade de espécies de plantas, além de poder apresentar preferência por partes específicas ou fazer uso de várias partes do vegetal (NOVOTNY *et al.*, 2010; SCHOWALTER, 2016; ARAÚJO & OLIVEIRA, 2021).

A estrutura da assembleia de insetos herbívoros em uma planta pode ser determinada por diversos fatores. No geral, pode ser afetada tanto pela biologia dos herbívoros, isso inclui

necessidades fisiológicas e comportamento alimentar, como também por características associadas à planta, e por interações com o mesmo nível trófico ou níveis tróficos superiores (VEGA *et al.*, 2012; LORANGER *et al.*, 2012; CUEVAS-REYES *et al.*, 2017). Esses processos têm sido agrupados em duas forças moduladoras: forças estocásticas e determinísticas (HUBBELL, 2001; CHASE & LEIBOLD, 2009; BARBER & MARQUIS, 2011). É previsto que esses fatores ocorram em diferentes escalas espaciais e temporais, podendo atuar como filtros para as espécies e guildas de herbívoros que se estabelecerão em uma planta, sendo centrais para a organização dessas assembleias (KRAFT *et al.*, 2015; DESCOMBES *et al.*, 2016).

As guildas e espécies de insetos herbívoros podem ocorrer simultaneamente, sequencialmente ou isoladamente em uma mesma planta hospedeira, interagindo ou não umas com as outras e com outras espécies de artrópodes (ERB *et al.*, 2011; TACK & DICKE, 2013; ALI & AGRAWAL, 2014; SANTOS *et al.*, 2021; DE BOBADILLA *et al.*, 2022). A coexistência entre diferentes guildas de herbívoros pode ser mediada por interações ecológicas (competição, predação e facilitação), que promovem, dentre outras respostas, agrupamento ou a segregação das espécies (ALI & AGRAWAL, 2014; FARIAS *et al.*, 2021; DE BOBADILLA *et al.*, 2022). Insetos galhadores, por exemplo, constituem um sistema complexo de interação, uma vez que interagem diretamente ou indiretamente com outros organismos, incluindo predadores, parasitoides, sucessores e outros (SUGIURA & YAMAZAKI, 2009; CORNELISSEN *et al.*, 2013; PILICHOWSKI *et al.*, 2019; FARIAS *et al.*, 2021; LEITE *et al.*, 2022).

Por sua vez, as características das plantas, que geralmente respondem aos fatores bióticos e abióticos através de ajustes em seus traços morfológicos, químicos e fisiológicos podem influenciar no desempenho e distribuição de insetos herbívoros (PEETERS, 2002; LORANGER *et al.*, 2012; GALMÁN *et al.*, 2018). Dessa maneira, os traços funcionais foliares, especialmente as propriedades físicas e nutricionais, são considerados características importantes na palatabilidade e susceptibilidades das folhas ao ataque de herbívoros (PEETERS, 2002; LORANGER *et al.*, 2012; PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2013). Há evidências de que área foliar, área foliar específica e teor de matéria seca foliar, são excelentes preditores da susceptibilidade das plantas ao ataque de herbívoros, uma vez que podem afetar de formas diferentes o desempenho alimentar de distintos herbívoros encontrados em uma mesma planta hospedeira (PEETERS, 2002; FONSECA *et al.*, 2018).

Insetos herbívoros que modificam a morfologia das plantas, como os galhadores, além de manipular o metabolismo da hospedeira em seu benefício, podem também influenciar a

diversidade e abundância de diferentes artrópodes, por meio do aumento da disponibilidade de habitats e/ou modificações desses (JONES *et al.*, 1994; FUKUI, 2001; VIEIRA & ROMERO, 2013; CORNELISSEN *et al.*, 2016; HENRIQUES *et al.*, 2019; PEREIRA *et al.*, 2020). Os indutores de galhas representam a guilda mais especializada, pois são os únicos que têm a capacidade de manipulação das estruturas fisiológicas e anatômicas de suas hospedeiras (SHORTHOUSE *et al.*, 2005; RAMAN, 2021). Após a eclosão do organismo adulto, as galhas senescentes podem permanecer na planta hospedeira e, ocasionalmente, serem ocupadas por uma sucessão de fauna, agindo como engenheiras de ecossistema (MARUYAMA *et al.*, 2012; CORNELISSEN *et al.*, 2016; WETZEL *et al.*, 2016; SANTOS *et al.*, 2019; GIANNETTI *et al.*, 2019). Essas estruturas podem, por exemplo, ser secundariamente ocupadas por vários artrópodes, como ácaros, aranhas, besouros e, principalmente, por formigas (ALMEIDA *et al.*, 2014; SANTOS *et al.*, 2019).

Neste estudo, avaliamos a contribuição de processos bióticos na estruturação da assembleia de artrópodes, sobretudo de herbívoros foliares, associados a espécie hospedeira *Andira nitida* (Fabaceae). Essa espécie suporta uma considerável riqueza e abundância de herbívoros de diferentes guildas, podendo ser utilizada como modelo para testar hipóteses relacionadas a montagem de assembleia de herbívoros em uma planta. Tivemos como objetivo entender os padrões de ocorrência de herbívoros foliares e caulinares e a existência de co-ocorrência, testando os efeitos dos traços funcionais das folhas e da engenharia de ecossistema por galhas caulinares senescentes na assembleia de artrópodes e nos níveis de herbivoria foliar encontrados em *A. nitida*.

Para atingir esse objetivo, estruturamos o estudo em dois capítulos. O primeiro consiste em um estudo sobre herbivoria foliar em *A. nitida*, abordando a ocorrência de herbívoros e existência de co-ocorrência por meio de modelos nulos, e análise dos efeitos dos traços funcionais foliares nos padrões de ocorrência encontrados. No segundo, avaliamos o papel dos insetos indutores de galhas caulinares como engenheiros de ecossistemas e facilitadores, criando habitats que podem ser secundariamente ocupados por artrópodes, e seus potenciais efeitos na herbivoria foliar.

BIBLIOGRAFIA

- ALI, J. G.; AGRAWAL, A. A. Asymmetry of plant-mediated interactions between specialist aphids and caterpillars on two milkweeds. **Functional Ecology**, v. 28, n. 6, p. 1404-1412, 2014.
- ARAÚJO, W. S.; OLIVEIRA, J. B.B.S. Plant–herbivore assemblages composed of endophagous and exophagous insects have different patterns of diversity and specialization in Brazilian savannas. **Biotropica**, v. 53, n. 4, p. 1013-1020, 2021.
- BARBER, N. A.; MARQUIS, R.J. Leaf quality, predators, and stochastic processes in the assembly of a diverse herbivore community. **Ecology**, v. 92, n. 3, p. 699-708, 2011.
- BECERRA, J. X. The impact of herbivore–plant coevolution on plant community structure. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 18, p. 7483-7488, 2007.
- BURKEPILE, D.E.; PARKER, J.D. Recent advances in plant-herbivore interactions. **F1000Research**, v. 6, 2017.
- CORNELISSEN, T.; CINTRA, F.; SANTOS, J. C. Shelter-building insects and their role as ecosystem engineers. **Neotropical entomology**, v. 45, n. 1, p. 1-12, 2016.
- CORNELISSEN, T. *et al.* Interspecific competition influences the organization of a diverse sessile insect community. **Acta Oecologica**, v. 52, p. 15-18, 2013.
- CUEVAS-REYES, P. *et al.* Efeitos da herbivoria e da infecção do visco por *Psittacanthus calyculatus* na qualidade nutricional e defesa química de *Quercus deserticola* ao longo de fragmentos florestais mexicanos. **Plant Ecology**, v. 218, n. 6, p. 687-697, 2017.
- DE BOBADILLA, M. F. *et al.* Plasticity in induced resistance to sequential attack by multiple herbivores in *Brassica nigra*. **Oecologia**, v. 198, n. 1, p. 11-20, 2022.
- DE FARIAS, R. P. *et al.* Interactions of gall-formers and leaf-chewers on a tropical tree fern: evidence for non-repulsion and co-occurrence between insect guilds. **Plant Biology**, v. 23, n. 6, p. 1037-1043, 2021.
- DE LA VEGA, X.; GREZ, A. A.; SIMONETTI, J. A. Is top-down control by predators driving insect abundance and herbivory rates in fragmented forests? **Austral Ecology**, v. 37, n. 7, p. 836-844, 2012.
- DESCOMBES, P. *et al.* Community-level plant palatability increases with elevation as insect herbivore abundance declines. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 1, p. 142-151, 2017.
- ERB, M. *et al.* Sequence of arrival determines plant-mediated interactions between herbivores. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 1, p. 7-15, 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.

FUKUI, A. Indirect interactions mediated by leaf shelters in animal–plant communities. **Population Ecology**, v. 43, n. 1, p. 31-40, 2001.

GALMÁN, A. *et al.* A global analysis of elevational gradients in leaf herbivory and its underlying drivers: Effects of plant growth form, leaf habit and climatic correlates. **Journal of Ecology**, v. 106, n. 1, p. 413-421, 2018.

GIANNETTI, D. *et al.* Gall-colonizing ants and their role as plant defenders: from 'bad job' to 'useful service'. **Insects**, v. 10, n. 11, p. 392, 2019.

HENRIQUES, N. R. *et al.* Indirect effects of ecosystem engineering by insects in a tropical liana. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 13, n. 3, p. 499-504, 2019.

HUBBELL, S. P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. **Functional ecology**, v. 19, n. 1, p. 166-172, 2005.

JONES, C. G.; LAWTON, John H.; SHACHAK, Moshe. Organisms as ecosystem engineers. **Ecosystem management**, p. 130-147, 1994.

KRAFT, N. J.B. *et al.* Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 592-599, 2015.

LEITE, G. L. D. *et al.* Free-feeding organisms and galling insects (Hymenoptera) interactions on *Caryocar brasiliense* (Malpighiales: Caryocaraceae) trees, a savanna plant from Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 84, 2022.

LEWINSOHN, T. M. *et al.* Structure in plant–animal interaction assemblages. **Oikos**, v. 113, n. 1, p. 174-184, 2006.

LORANGER, J. *et al.* Predicting invertebrate herbivory from plant traits: evidence from 51 grassland species in experimental monocultures. **Ecology**, v. 93, p. 2674–2682, 2012.

MARUYAMA, P. K. *et al.* Gall-inducing nematodes as ecosystem engineers for arthropods associated with its host plant in the Cerrado of Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 47, n. 2, p. 131-138, 2012.

MITTELBAACH, G. Community ecology. Sunderland, MA, USA: **Sinauer Associates**, 2012.

NOVOTNY, V. *et al.* Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant–herbivore food webs from a tropical forest. **Journal of Animal Ecology**, v. 79, n. 6, p. 1193-1203, 2010.

PEETERS, P. J. Correlations between leaf structural traits and the densities of herbivorous insect guilds. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 77, n. 1, p. 43-65, 2002.

PEREIRA, C. C. *et al.* Gallers as leaf rollers: ecosystem engineering in a tropical system and its effects on arthropod biodiversity. **Ecological Entomology**, v. 46, n. 2, p. 470-481, 2021.

PEREZ-HARGUINDEGUY, N. *et al.* New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Aust. Bot.** 61, 167–234, 2013.

PILICHOWSKI, . *et al.* Plant-mediated interaction: a first record of thrips feeding on *Hartigiola annulipes* (Diptera: Cecidomyiidae) galls. **Polish Journal of Ecology**, v. 67, n. 2, p. 168-173, 2019.

PRICE, P. W. *et al.* Insect Ecology: Behavior, Populations and Communities. Cambridge: University Press, 2011.

PRICE, P. W. Resource-driven terrestrial interaction webs. **Ecological Research**, v.17, p.241-247, 2002

RAMAN, A. Gall-inducing insects and plants: the induction conundrum. **Current Science**, v. 120, n. 1, p. 66, 2021.

SANTOS, A. C. C. *et al.* Variation in the co-occurrence of pathogen and herbivores between ontogenetic stages of *Miconia albicans*. **Trees**, v. 35, n. 3, p. 1001-1011, 2021.

SANTOS, M. G. *et al.* Ant fauna associated with *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota (Polypodiaceae) fern galls. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 63, p. 101-103, 2019.

SCHOWALTER, T. Insect ecology: An ecosystem approach. 4.ed. Cambridge: Academic Press, 2016.

SHORTHOUSE, J. D.; WOOL, D; RAMAN, A. Gall-inducing insects–Nature's most sophisticated herbivores. **Basic and Applied Ecology**, v. 6, n. 5, p. 407-411, 2005.

SIMBERLOFF, D; DAYAN, T. The guild concept and the structure of ecological communities. **Annual review of ecology and systematics**, p. 115-143, 1991.

STRONG, D. R.; LAWTON, J. H.; SOUTHWOOD, S. R. Insects on plants. Community patterns and mechanisms. **Community patterns and mechanisms**, 1984.

SUGIURA, S; YAMAZAKI, K. Gall-attacking behavior in phytophagous insects, with emphasis on Coleoptera and Lepidoptera. **Terrestrial Arthropod Reviews**, v. 2, n. 1, p. 41-61, 2009.

TACK, A.J.M; DICKE, M. Plant pathogens structure arthropod communities across multiple spatial and temporal scales. **Functional Ecology**, v. 27, n. 3, p. 633-645, 2013.

TOWNSEND, C.R.; BEGON, M.; HARPER, J.L. Fundamentos em ecologia. **Artmed Editora**, 2009.

VIEIRA, C.; ROMERO, G.Q. Ecosystem engineers on plants: indirect facilitation of arthropod communities by leaf-rollers at different scales. **Ecology**, v. 94, n. 7, p. 1510-1518, 2013.

WETZEL, W. C. *et al.* Ecosystem engineering by a gall-forming wasp indirectly suppresses diversity and density of herbivores on oak trees. **Ecology**, v. 97, p. 427-438, 2016.

CAPÍTULO 1: Ocorrência temporal e co-ocorrência de herbivoria foliar por mastigadores, minadores e galhadores: os traços foliares importam?

RESUMO

SANTOS, Luziene Seixas dos, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, dezembro de 2022.
Ocorrência e co-ocorrência de herbivoria foliar por mastigadores, minadores e galhadores: os traços foliares importam? Orientadora: Tatiana Garabini Cornelissen.
Coorientador: Guilherme Ramos Demetrio Ferreira.

Uma série de fatores pode determinar a estrutura das assembleias de insetos herbívoros em uma planta hospedeira. Neste capítulo, tivemos como objetivo descrever a ocorrência e verificar a existência de co-ocorrência entre insetos herbívoros em folhas de *Andira nitida*, além de verificar se os traços funcionais foliares influenciam esses padrões. Testamos as hipóteses de que existe uma sequência temporal de colonização e um padrão de segregação entre os tipos e guildas de herbívoros, e que os traços funcionais explicam a herbivoria foliar. Prevemos que os galhadores sejam os primeiros a colonizar as folhas e que guildas de herbívoros subsequentes evitem seu estabelecimento em folhas previamente galhadas, configurando co-ocorrência negativa. Prevemos também que a abundância de galhadores e minadores e a porcentagem de danos por mastigadores são afetadas pelos valores de Área foliar, Área foliar específica e Teor de matéria seca dos indivíduos. Para documentar a dinâmica temporal e padrões de ocorrência de herbívoros foliares em *A. nitida*, acompanhamos e inspecionamos folhas em intervalos semanais ao longo de cinco meses. Também realizamos aferição da Área foliar, Área foliar específica e Teor de matéria seca das folhas. Nossos resultados indicam que as folhas apresentaram danos simultâneos por minadores, mastigadores e galhadores (seis morfotipos), sendo essas duas últimas guildas mais frequentes. A galha lenticular-extralaminar foi o morfotipo mais abundante (91,42% do total) e a porcentagem de área foliar consumida por mastigadores apresentou valor médio de 3% por folha. Encontramos uma sequência temporal no estabelecimento de herbívoros foliares, sendo galhadores (galha lenticular-extralaminar) os primeiros a se estabelecerem nas folhas, juntamente com mastigadores. Na sequência, outras galhas (fusiforme, periforme e globosa-pilosa) colonizam as plantas e as galhas globosa-abaxial, globosa-adaxial e minadores tendem a se tornar mais frequentes mais tardiamente. Observamos que o índice C-score diferiu dos valores gerados pelo modelo nulo para tipos, mas não foi diferente para guildas de herbívoros. Quando avaliada a co-ocorrência entre pares de tipos de herbívoros, um padrão de co-ocorrência aleatória foi predominante para a maioria dos pares analisados.

Identificamos apenas sete casos de co-ocorrência positiva e dois pares com menor probabilidade de co-ocorrência. Das três combinações de guildas possíveis, registramos menor probabilidade de co-ocorrência, entre minadores e galhadores e entre mastigadores e galhadores. Nossos resultados indicam que os traços das folhas da planta hospedeira têm impacto fraco na estruturação da assembleia de herbívoros, afetando apenas a abundância de galhadores. Esses resultados demonstram que o padrão de co-ocorrência de herbívoros foliares associados a *A. nitida* foi estruturado por processos biológicos para alguns pares de espécies, enquanto ocorre ao acaso para outros. Assim, interações não podem ser usadas para explicar a organização dos insetos herbívoros em *A. nitida*. Além disso, destacamos que para o nosso sistema de estudo os padrões de ocorrência dependem mais da história de vida dos herbívoros que dos aspectos associados a traços funcionais das plantas. Sugerimos que exista uma diferenciação no uso da folha, tanto de espaço quanto de tempo, o que leva à formação de diferentes pares de herbívoros co-ocorrentes.

Palavras-chave: Montagem de comunidades. Insetos herbívoros. Herbivoria foliar. Co-ocorrência. Traços funcionais. Dinâmica temoral.

ABSTRACT

SANTOS, Luziene Seixas dos, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, December, 2022.
Occurrence and co-occurrence of leaf herbivory by chewers, miners and gallers: do leaf traits matter? Adviser: Tatiana Garabini Cornelissen. Co-adviser: Guilherme Ramos Demetrio Ferreira.

A number of factors can determine the structure of herbivore insect assemblages on a host plant. In this chapter, we aimed to describe the occurrence and verify the existence of co-occurrence between herbivorous insects in leaves of *Andira nitida*, in addition to verifying whether functional leaf traits influence these patterns. We tested the hypotheses that there is a temporal sequence of colonization and a pattern of segregation among herbivore types and guilds, and that functional traits explain leaf herbivory. We predict that gallers will be the first to colonize the leaves and that subsequent herbivore guilds will avoid their establishment on previously galled leaves, configuring a negative co-occurrence. We also predict that the abundance of gallers and miners and the percentage of damage by chewers are affected by the values of Leaf Area, Specific Leaf Area and Dry Matter Content of individuals. To document the temporal dynamics and occurrence patterns of leaf herbivores in *A. nitida*, we tracked and inspected leaves at weekly intervals over five months. We also measure leaf area, specific leaf area and dry matter content of leaves. Our results indicate that the leaves showed simultaneous damage by miners, chewers and gallers (six morphotypes), the latter two being the most frequent guilds. The lenticular-extralamina gall was the most abundant morphotype (91.42% of the total) and the percentage of leaf area consumed by chewers showed an average value of 3% per leaf. We found a temporal sequence in the establishment of foliar herbivores, with gallers (lenticular-extralamina gall) being the first to establish themselves on leaves, along with chewers. Subsequently, other gall types (fusiform, pear-shaped and globose-hairy) colonize the plants and globose-abaxial, globose-adaxial and miner galls tend to become more frequent later on. We observed that the C-score index differed from the values generated by the null model for types, but it was not different for herbivore guilds. When evaluating the co-occurrence between pairs of herbivore types, a pattern of random co-occurrence was predominant for most of the analyzed pairs. We identified only seven cases of positive co-occurrence and two pairs with a lower probability of co-occurrence. Of the three possible combinations of guilds, we recorded a lower probability of co-occurrence, between miners and gallers and between chewers and gallers. Our results indicate that host plant leaf traits have a weak impact on herbivore assemblage structuring, affecting only galling abundance.

These results demonstrate that the pattern of co-occurrence of leaf herbivores associated with *A. nitida* was structured by biological processors for some pairs of species, while it occurs by chance for others. Thus, interactions cannot be used to explain the organization of herbivorous insects in *A. nitida*. In addition, we highlight that for our study system, the occurrence patterns depend more on the life history of the herbivores than on the aspects associated with the functional traits of the plants. We suggest that there is a differentiation in leaf use, both in space and time, which leads to the formation of different pairs of co-occurring herbivores.

Keywords: Community assembly . Herbivorous insects. Leaf herbivory. Co-occurrence. Functional traits. Temporal dynamics.

1 INTRODUÇÃO

Em uma comunidade biológica, as espécies podem estar ligadas direta ou indiretamente por meio das relações consumidor-recurso (VALDÉS & EHRLÉN, 2019). As plantas são os maiores produtores primários do planeta, sendo o grupo que fixa a maior parte de toda energia dos sistemas terrestres, e quase toda a fauna, incluindo os insetos herbívoros, depende dessa produção, entre elas os insetos herbívoros (PRICE, 2002; LEWINSOHN *et al.*, 2006; DEL-CLARO & TOREZAN-SILINGARDI, 2009).

Plantas e insetos coexistem por milhões de anos, tempo suficiente para o surgimento de uma série de relações com efeitos geralmente recíprocos entre esses grupos (LEWINSOHN *et al.*, 2006; BECERRA, 2007). O estudo dessas interações geram importantes predições sobre mecanismos que moldam a dinâmica e diversidade das comunidades ecológicas (PRICE, 2002; BURKEPILE & PARKER, 2017). Nesse sentido, nota-se que as interações entre insetos herbívoros e suas plantas hospedeiras podem variar no tempo e no espaço (KAPLAN & DENNO, 2007; VALDÉS & EHRLÉN, 2019), e as relações de herbivoria exercidas por diferentes herbívoros são de grande importância para compreensão de padrões que expliquem a diversidade biológica e distribuição dos insetos herbívoros em seus ambientes (VAN DER PUTTEN *et al.*, 2001).

No geral, insetos herbívoros podem consumir praticamente qualquer parte de uma planta, desde raízes, caules, folhas, flores, frutos ou sementes (STRAUSS & ZANGERL, 2002). Dessa forma, a organização de assembleias de insetos herbívoros em uma mesma planta pode então ser determinada por diversos fatores, dentre quais destacamos, história de vida das espécies e tipos de guildas de herbívoros, fatores ambientais, aqueles mediadas pelas características das plantas (FINCHER *et al.*, 2008; BARBER & MARQUIS, 2011; DESCOMBES *et al.*, 2016; MUIRURI *et al.*, 2019). Para além desses fatores, as interações entre espécies do mesmo nível trófico, como competição e facilitação, podem ser mecanismos centrais para a ocorrência e persistência de herbívoros em nível local (KRAFT *et al.*, 2015; PILICHOWSKI *et al.*, 2019; OLIVEIRA-JUNIO *et al.*, 2021; SANTOS *et al.*, 2021; LEITE *et al.*, 2022).

Esses processos podem ser agrupados em duas importantes teorias de montagem de comunidades ecológicas. A primeira é a de processos estocásticos (ou neutros), que prevê que a distribuição de espécies é determinada por fatores aleatórios ou dependente de padrões de limitação de dispersão e especiação (HUBBEL, 2001; BARBER & MARQUIS, 2011). Em contraste, a teoria de processos determinísticos, baseia-se em modelos de nicho de uma

espécie, enfatizando a importância da filtragem ambiental e das interações ecológicas (CHASE & LEIBOLD, 2003; BARBER & MARQUIS, 2011). Estudos recentes consideram que processos neutros e determinísticos podem atuar conjuntamente na montagem de comunidades biológicas (CHASE *et al.*, 2009; ELLWOOD *et al.*, 2009; SIEPIELSKI *et al.*, 2010; VELLEND *et al.*, 2014).

As condições bióticas são fatores responsáveis pelo modo como insetos herbívoros se estabelecem e persistem em suas hospedeiras, atuando como filtro ambiental que vão definir as regras de montagem de comunidades de herbívoros (KRAFT *et al.*, 2015; DESCOMBES *et al.*, 2016). Premissas das teorias de montagem de comunidades indicam que várias características da planta, como o local de ocorrência da planta hospedeira (RIBEIRO & FERNANDES, 2000), o conteúdo nutricional (PÉREZ-HARGUINDEGUY, 2003; MALDONADO-LÓPEZ *et al.*, 2014; RUIZ-GUERRA *et al.*, 2021), defesas físicas e químicas (CORNELISSEN & FERNANDES, 2001; BOEGE & ROBERT, 2005) e variações fenológicas (VAN *et al.*, 2007; EKHOLM *et al.*, 2022; COSTA *et al.*, 2022), afetam a quantidade e a qualidade dos recursos disponíveis que, por sua vez, podem afetar a colonização, persistência e distribuição de seus herbívoros associados.

Os traços funcionais foliares, especialmente as propriedades físicas e nutricionais, podem atuar como uma força determinística e são considerados características importantes na palatabilidade e susceptibilidades das folhas ao ataque de herbívoros em uma planta (PEETERS, 2002; PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2003; LORANGER *et al.*, 2012). Há evidências de que insetos herbívoros têm preferência por folhas macias e com maior qualidade nutricional (PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2003; CORNELISSEN *et al.*, 2003; LORANGER *et al.*, 2012). Mesmo assim, guildas diferentes de herbívoros podem responder de formas distintas aos efeitos dos traços funcionais foliares (PEETERS, 2002; MUIRURI *et al.*, 2018). Para galhadores, por exemplo, é esperado uma preferência por sítio de oviposição em tecidos jovens devido a maior quantidade de tecidos meristemáticos (WARING & PRICE 1990; FERREIRA *et al.*, 2021). A preferência dos herbívoros é determinada não apenas pelas características associadas à planta e pelo contexto ambiental, mas também pela história de vida dos organismos e por interações com outras espécies de herbívoros (DENNO *et al.*, 1995; SANTOS *et al.*, 2021). As diferentes guildas de herbívoros geralmente apresentam padrões de distribuição específicos e muitas vezes opostos (RIBEIRO & FERNANDES, 2000) e podem ocorrer simultaneamente em uma mesma planta hospedeira, interagindo, ou não, umas com as outras, estabelecendo relações de co-ocorrência (TACK & DICKE, 2013; SANTOS *et al.*, 2021; FARIAS *et al.*, 2021). O estudo de padrões de co-ocorrência pode

possibilitar a compreensão de diversos processos que resultam na estrutura e organização das assembleias de herbívoros (STONE & ROBERTS, 1990; CORNELISSEN *et al.*, 2013; FAGUNDES *et al.*, 2018). É esperado, por exemplo, que diferentes espécies e guildas de insetos herbívoros que co-ocorrem no espaço e no tempo experimentem interações de repulsão ou de facilitação (FAGUNDES *et al.*, 2018; RAMOS *et al.*, 2019).

Uma vez que a planta hospedeira *Andira nitida* (Fabaceae) suporta herbivoria por diferentes guildas, pode ser usada como modelo para testar hipóteses relacionadas a padrões de co-ocorrência de insetos em sistemas tropicais, além de proporcionar uma oportunidade de melhor entendimento da ecologia desse grupo. Este capítulo tem como objetivo entender como a assembleia de herbívoros foliares em *A. nitida* são formadas, verificando ocorrência e existência co-ocorrência entre os tipos e guildas de herbívoros. Além de verificar se os padrões de ocorrência encontrados são influenciados pelos traços funcionais foliares da espécie hospedeira. Assim, buscamos: i) descrever a herbivoria foliar por diferentes guildas de herbívoros em folhas de *A. nitida*; ii) avaliar a sequência temporal de colonização dos herbívoros foliares; iii) verificar se folhas previamente ocupadas por um herbívoro são evitadas ou preferidas por outros herbívoros por meio de análise de co-ocorrência; e iv) analisar se a herbivoria foliar é influenciada pelos traços funcionais foliares de *A. nitida*.

Testamos as hipóteses de que i) existe uma sequência temporal de colonização e ii) os herbívoros demonstram um padrão de segregação em folhas de *A. nitida*. Espera-se que os galhadores devido a preferência por tecidos jovens sejam os primeiros a colonizar as folhas, e que guildas de herbívoros subsequentes evitem seu estabelecimento em folhas previamente galhadas, preferindo folhas sem danos, devido a efeitos de inibição causados pelos herbívoros previamente estabelecidos; e iii) os traços funcionais das folhas estão relacionados à quantidade de herbivoria experienciada por uma folha. Assim, prevemos que indivíduos com características de traços funcionais semelhantes devem ter ocorrência semelhantes de herbívoros foliares.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em um fragmento de vegetação da Unidade de Conservação (UC) Área de Proteção Ambiental da Marituba do Peixe, situada na região do Baixo São Francisco, ao Sul do estado de Alagoas, entre as coordenadas geográficas 10°24'30" e

10°14'27" de latitude sul, e 36°31'16" e 36°17'16" de longitude oeste (ALAGOAS, 2006; OLIVEIRA, 2020).

A APA da Marituba do Peixe possui 18.556 hectares e inclui em seu território parte dos municípios de Feliz Deserto, Penedo e Piaçabuçu (ALAGOAS, 2006). A região possui clima classificado como subúmido e úmido, com maior incidência de chuva ocorrendo entre os meses de março e agosto, e período menos chuvoso de setembro a fevereiro. Nos períodos mais chuvosos caracterizam-se por aumento no volume de água e enchentes recorrentes, sendo por isso conhecida como “Pantanal Alagoano” (ALAGOAS, 2006; OLIVEIRA, 2017; OLIVEIRA, 2020) (Figura S1). A área de estudo apresenta elementos vegetacionais de Caatinga, Mata Atlântica e Restinga, sendo frequentemente segmentada em três formações nativas distintas: restinga, várzea e formações florestais. Possui alta riqueza de espécies de plantas, onde destacam-se representantes das famílias Myrtaceae, Fabaceae e Anacardiaceae (ALAGOAS, 2006). Este estudo foi realizado em um mesmo fragmento vegetacional localizado nas coordenadas 10°23'52.84" S e 36°26'47.25" O (Figura S1).

2.2 Sistema de estudo

O gênero *Andira* Lam. compreende espécies vegetais pertencentes à família Fabaceae, considerada uma das famílias de Angiospermas mais ricas do mundo (PENNINGTON, 2003). *Andira* possui 30 espécies lenhosas distribuídas pela América tropical e África. A maioria das espécies do gênero se concentra na América do Sul, com maior endemismo no Brasil (RAMOS *et al.*, 2022). O país abriga 29 espécies, sendo 17 endêmicas, distribuídas nos domínios da Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica e Caatinga. Desse total, o maior número é encontrado em Minas Gerais e Amazonas (PENNINGTON, 2003; CAMARGO, 2005; RAMOS *et al.*, 2022).

Andira nitida Mart. ex Benth, popularmente conhecida como “Argelim” ou “Argelim morcego” é endêmica e nativa do Brasil, encontrada em ambiente de restinga e em transição de campo natural, com ocorrência registrada nos estados de Alagoas, Bahia, Paraíba, Pernambuco, Rio Grande do Norte e Sergipe, na região Nordeste; e Espírito Santo, Rio de Janeiro, na região Sudeste (SILVA *et al.*, 2014; CONCEIÇÃO *et al.*, 2013; LIMA *et al.*, 2011; ARAÚJO *et al.*, 2008) (Figura S2). Possui porte médio arbóreo, atingindo em média 8m de altura, com copa arredondada e tronco reto. Apresenta folhas brilhantes e compostas imparipinadas, variando de 5 a 9 folíolos opostos (MATTOS, 1979; MARTINS & BIONDIN, 1990; PENNINGTON, 2003). Caracterizada por ser uma planta decídua com período de

brotamento foliar ocorrendo entre os meses de setembro e outubro (observações de campo). Até o momento, seis morfotipos de galhas são encontrados em folhas de *A. nitida*, todos induzidos por espécies ainda não identificadas de Diptera (Cecidomyiidae) (observação pessoal; BREGONCI *et al.*, 2010; SILVA & URSO-GUIMARÃES, 2021) (Tabela 1). Na área de estudo há registro de herbivoria foliar por mastigadores, galhadores e minadores ocorrendo nos mesmos indivíduos, e por vezes nas mesmas folhas da referida espécie (Figura S2).

Tabela 1- Caracterização dos morfotipos de galhas encontrados em folhas de *Andira nitida* na APA da Marituba do Peixe, AL.

Morfotipo	Descrição do formato	Localização	Ocorrência
Lenticular-extralaminar	Achatamento dorsoventral e glabras	Qualquer extensão da lâmina foliar	Isolada
Globosa-adaxial	Projeções verticais e glabras. Face adaxial.	Qualquer extensão da lâmina foliar	Isolada
Globosa-abaxial	Projeções verticais e glabras. Face abaxial.	Qualquer extensão da lâmina foliar	Isolada Agrupada
Globosa-pilosa	Projeções verticais e presença de tricomas. Face adaxial	Geralmente no centro, próximo à nervura principal do folíolo	Isolada Agrupada
Fusifforme	Entumescimento vermiforme e glabras	Qualquer extensão da lâmina foliar	Isolada Agrupada
Clavada	Porção apical mais arredondada que a base	Sempre no centro, próximo à nervura principal do folíolo	Agrupada

2.3 Amostragem dos dados

2.3.1 Monitoramento das folhas

Para documentar a dinâmica temporal e padrões de ocorrência de herbívoros foliares em *A. nitida*, marcamos 30 indivíduos que se encontravam na mesma fenofase de emissão de folhas novas. Em cada indivíduo, selecionamos conforme disponibilidade 10 folhas novas totalmente expandidas e sem danos aparentes por mastigadores, galhadores e minadores (n=300 folhas). Estas foram devidamente marcadas no pecíolo foliar com uso de fita crepe adesiva, para melhor identificação e individualização das folhas (Figura S3).

As folhas marcadas foram inspecionadas visualmente uma vez por semana durante o período de cinco meses, contados a partir da data de marcação do indivíduo, totalizando 23

semanas (exceto nos casos em que as 10 folhas marcadas no indivíduo caíram antes de completar os 5 meses de acompanhamento). Para cada folha marcada definimos a condição da folha em relação à presença de herbívoros e/ou abscisão, considerando as seguintes categorias: i) folha intacta, quando a folha estava sem danos aparentes por herbívoros mastigadores, galhadores e minadores; ii) folha galhada, quando houve sinais de tumores isolados ou em grupo por qualquer morfotipo; iii) folha mastigada, quando o tecido da folha estava removido na borda ou lâmina foliar devido à ação de insetos mastigadores; iv) folha minada, quando verificado a presença de túneis, manchas ou vesículas no limbo foliar e vi) folha abscisada, quando a folha caiu da planta. Ressaltamos que com esse procedimento de amostragem contínua, por meio de acompanhamento temporal de herbivoria nas mesmas folhas e com idades parecidas, minimizamos diferenças de herbivoria em decorrência do tempo de exposição das folhas à ação dos herbívoros.

Quando encontrados sinais de galhas, ainda em campo ocorreu o registro do número total de galhas de cada folha (abundância), considerando-se os morfotipos (riqueza) e a posição encontrada nas folhas (faces adaxial e abaxial). Para os insetos minadores também registramos o número total de minas em cada folha (abundância). Quanto à herbivoria por mastigadores, durante a inspeção semanal, todas as folhas foram fotografadas individualmente, utilizando-se uma folha de papel com marcações de dois centímetros como fundo, sobre a qual as folhas de *A. nitida* foram cuidadosamente apoiadas com a face adaxial voltada para cima, para então serem fotografadas perpendicularmente (Figura S3).

Esse procedimento se repetiu semanalmente entre 12 de setembro de 2021 a 12 de março de 2022, totalizando 23 semanas de acompanhamento. As fotografias semanais foram utilizadas para determinação da proporção de área foliar consumida por insetos mastigadores (nível de herbivoria) entre o intervalo de cada semana de monitoramento e a herbivoria acumulada durante todo o experimento, através da utilização do software ImageJ® (Versão 1.53k).

Considerando-se que após expansão completa da folha a planta tende a cessar o crescimento do limbo foliar, a mensuração da área total das folhas (cm²) ocorreu apenas nas fotografias de folhas tiradas na semana de marcação de cada indivíduo (tempo inicial de acompanhamento). Para isso, as fotografias das folhas foram individualmente importadas para o *software* ImageJ (Versão 1.53k), calibradas, e em seguida traçamos a borda dos folíolos seguindo o contorno original. Os valores de área de cada folíolo foram somados para obtenção da área total da folha (PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2013).

A mensuração da área foliar consumida de cada folha ocorreu todas as vezes que observamos remoção de tecido foliar devido ação de insetos mastigadores (danos em formas de buracos no limbo e/ou remoção de tecido na margem do limbo foliar). Para isso, as fotografias de folhas foram importadas em pares (ex: 1.2 da semana 1 e 1.2 da semana 2) e analisadas no ImageJ®, para medição da área foliar consumida em cada folha, sendo a fotografia da semana anterior utilizada como referência para observação de surgimento e/ou evolução do dano foliar já existente, na semana de interesse.

Quando encontrado sinal de mastigação, para obtenção da área consumida por herbívoros mastigadores na semana de análise, ocorreu a medição do contorno de área foliar consumida, por folíolo. Feito isso, a porcentagem de área foliar consumida em cada folha foi estimada a partir da soma das áreas removidas de todos os folíolos (cm^2), dividida pela área total da folha (cm^2), multiplicado por 100. Esse procedimento foi realizado em todas as fotos das folhas marcadas nos 30 indivíduos, até que todas as fotos das 23 semanas (ou até a senescência da folha) fossem comparadas par a par entre as semanas de acompanhamento.

2.3.2 Traços funcionais foliares

Os traços funcionais foliares de *A. nitida* foram medidos em até 10 folhas por indivíduo, conforme disponibilidade, em cada um dos 30 indivíduos em que a herbivoria foi acompanhada. Para tal avaliação, usamos folhas maduras (correspondente ao último brotamento), totalmente expandidas e sem sinais de ataque de herbívoros.

As folhas foram utilizadas para aferição da área foliar (do inglês LA: leaf area, em cm^2), área foliar específica (do inglês SLA: specific leaf area, em cm^2/g) e teor de matéria seca (do inglês LDMC: leaf dry matter content, em g). É importante mencionar que embora muitos outros traços funcionais da planta sejam frequentemente associadas à susceptibilidade das plantas ao ataque de herbívoros, a escolha destes deve-se à facilidade de mensuração e por serem comumente apontados como descritores da qualidade nutricional envolvidos na resistência física e dureza da folha contra danos físicos e herbívoros (PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2013; KOZLOV *et al.*, 2015; PIERCE *et al.*, 2017). Após a coletas as folhas foram embrulhadas em papel úmido, acondicionadas em sacos plásticos devidamente identificados, conduzidas ao Laboratório de Ecologia Vegetal (LEVE) na Universidade Federal de Alagoas (UFAL), e armazenadas em geladeira até o momento do processamento. Em laboratório, as folhas frescas foram pesadas em balança de precisão para determinação da massa fresca (g). Na pesagem, consideramos apenas os folíolos da folha,

sendo removido o pecíolo. Em seguida todas as folhas foram digitalizadas juntamente com uma escala métrica de 2cm, em um scanner de mesa, para posterior mensuração da área foliar (cm²), desconsiderando o pecíolo, através da utilização do programa ImageJ® (Versão 1.53k). As amostras foram embaladas em sacos de papel e secas em estufa por 72 horas a 60°C. Após secagem, as folhas foram novamente pesadas, nesse momento para a determinação da massa seca (g) (Figura S3).

Os valores da massa seca das folhas e da área foliar foram utilizados para calcular a SLA, através da razão entre área foliar total e massa seca foliar. Os resultados da massa seca e da massa úmida foram utilizados para determinar o LDMC, calculado a partir da razão entre a massa seca e a massa fresca da folha. Todos os procedimentos de coleta, armazenamento das folhas e mensuração dos traços foram realizados de acordo com o protocolo proposto por Pérez-Harguindeguy *et al.*, (2013).

2.4 Análises dos dados

Primeiramente foram executadas análises descritivas de dados através do programa Excel (Microsoft Office 2010), seguido de testes inferenciais por meio do software RStudio (linguagem R versões 4.2.0 e 3.3.0) (R Core Team, 2022).

Para os propósitos deste trabalho, guilda refere-se a integrantes de uma dada assembleia biológica que exploram os recursos de maneira semelhante (SIMBERLOFF & DAYAN, 1991), por exemplo, insetos de vida livre (mastigadores), minadores e galhadores que se alimentam de folhas. Devido desconhecimento sobre identidade taxonômica dos herbívoros foliares suportados por *A. nitida*, quando cabível consideramos morfotipos de galhas, e herbivoria por mastigadores e minadores com tipos de danos.

2.4.1 Sequência temporal de colonização

Para testar se houve associação da ocorrência dos herbívoros à sequência temporal de colonização das folhas de *A. nitida*, realizamos um teste Qui-quadrado (χ^2), comparando as variáveis de interesse em duas tabelas de contingência.

Na primeira tabela de contingência as linhas foram representadas pela variável semana de acompanhamento (Semana 01 a 23) e as colunas pelos diferentes tipos de herbívoros (morfotipos de galhas, mastigadores e minadores). As células da tabela indicam os valores da absolutos de folhas atacadas e/ou colonizadas por cada tipo de herbívoro. Na segunda tabela

de contingência, as linhas foram representadas pelas 23 semanas de acompanhamento em que as folhas foram acompanhadas e as colunas pelas guildas de herbívoros: mastigador, minador e galhador. As células indicam os valores absolutos de folhas infectadas por cada guilda de herbívoro.

2.4.2 Padrões de co-ocorrência de herbívoros foliares

Para responder se folhas previamente danificadas por um herbívoro foliar são evitadas ou preferidas por outros, construímos duas matrizes de presença (1) e ausência (0) para realização das análises de co-ocorrência, utilizando modelos nulos. Uma matriz foi construída para realização de uma análise em escala de guilda, na qual as colunas representam as folhas (300 folhas) e as linhas representam três guildas de herbívoros (galhador, mastigador e minador). Uma segunda matriz foi construída para realização de uma análise a nível de dano, considerando os morfotipos de galhas como danos diferentes de herbívoros, em que cada linha da matriz representava um tipo de dano e cada coluna uma folha. Consideramos como presente o tipo ou guilda de herbívoro que ocorreu ao menos uma vez na folha durante as semanas de acompanhamento, e como ausente o tipo ou guilda que não ocorreu na folha em nenhuma semana de acompanhamento.

O pacote *EcoSimR* versão 0.1.0 (GOTELLI & ELLISON, 2013; GOTELLI *et al.*, 2015) foi usado para quantificar o grau de co-ocorrência dos insetos nas folhas (segregado, aleatório ou agregado) para todos os pares de tipos de herbívoros possíveis por meio do índice *Checkerboard Score* (VEECH, 2013). O *Checkerboard Score* (C-score) é um índice numérico que mede a aleatoriedade ou não da distribuição de pares de espécies em uma matriz de co-ocorrência (STONE & ROBERTS, 1990). Diferente de outros índices de co-ocorrência, ao calcular a segregação dos pares de espécie o *C-score* não exige segregação completa dos pares de espécies analisados e é considerado um dos melhores índices para determinar os padrões de co-ocorrência de espécies (GOTELLI, 2000; GOTELLI & ROHDE, 2002).

A hipótese nula deste índice é de que a co-ocorrência entre as espécies é gerada ao acaso, indicando que a presença de uma dada espécie não interfere na ocorrência de outras e como hipótese alternativa que pares de espécies são estruturadas por interações bióticas (GOTELLI, 2000). Para determinar se o *C-score* médio observado é significativamente diferente do que pode ser esperado de um modelo nulo, comparamos os valores observados com as médias esperadas obtidas de 1.000 simulações de modelos nulos, usando o algoritmo SIM9 (*fixed-fixed algorithm*), que preservou os totais de ocorrências das linhas e colunas da

matriz original nas matrizes simuladas (GOTELLI, 2000; GOTELLI *et al.*, 2015). A escolha da métrica e algoritmo mencionado deve-se à menor propensão a erros dos tipos I e II (GOTELLI, 2000).

Altos valores de *C-score*, indicam menor co-ocorrência, em média, entre todos os pares de espécies de matriz, ou seja, uma maior probabilidade de que a distribuição de uma espécie tenha sido diretamente afetada pela presença de outras espécies, rejeitando-se a hipótese nula (TONDOH, 2006). Assim, em comunidades estruturadas por competição, por exemplo, o índice *C-score* observado deve ser significativamente maior que o índice médio de todas as simulações. Em contraste, um *C-score* significativamente menor que o esperado ao acaso indica uma matriz mais agregada (TIHO & JOSENS, 2007; HOUMAN *et al.*, 2009).

Adicionalmente, construímos um modelo probabilístico de co-ocorrência de espécies, para calcular as frequências observadas e esperadas de co-ocorrência entre cada par de espécies (VEECH, 2013). A análise foi realizada por meio do pacote *cooccur* (GRIFFITH *et al.*, 2016) e fez uso das mesmas matrizes de presença e ausência usadas para o cálculo do *C-score*. O pacote, além de calcular as frequências observadas e esperadas de co-ocorrência entre cada par de espécies, também classifica as interações entre as espécies como positivas, negativas ou aleatórias. A frequência esperada é baseada na distribuição de cada espécie sendo aleatória e independente das outras espécies e são representadas pelas probabilidades p_{lt} e p_{gt} . Essas indicam a probabilidade de que duas espécies não ocorram com menor ou maior frequência do que o esperado, e podem ser interpretadas como valores de P (valor-p). Se $p_{lt} < 0,05$, então o par de espécies co-ocorre em uma frequência menor do que esperaríamos encontrar por acaso. Se $p_{gt} < 0,05$, o par co-ocorre a uma frequência maior do que esperaríamos encontrar por acaso (GRIFFITH *et al.*, 2016).

A partir desta análise foram geradas matrizes triangulares que mostram a relação entre os tipos e guildas de herbívoros, indicando as interações de co-ocorrência positiva, negativa ou aleatórias (ao acaso) que os tipos e guildas de herbívoros apresentam entre si. Redes de co-ocorrência também foram construídas usando os pacotes *visNetwork* e *igraph*. Cada variável é representada por um nó e o segmento de reta, conectando dois nós, representa a relação entre essas duas variáveis (ALMENDE *et al.*, 2019).

2.4.3 Herbivoria e traços funcionais foliares

Com os dados de herbivoria foliar e de média de traços funcionais foliares por indivíduo de *A. nitida*, construímos Modelos Lineares Generalizados (GLMs) para verificar se

e quais traços funcionais foliares afetam o padrão de ocorrência de herbívoros. A abundância acumulada dos diferentes morfotipos de galhas e de minadores, e os registros de presença/ausência de área foliar consumida por mastigadores foram consideradas como variáveis respostas e as médias de LA, LDMC e SLA de cada indivíduo como variáveis preditoras. Foram construídos modelos separados para cada variável resposta. Devido a sobredispersão utilizamos a distribuição quasipoisson e quasibinomial.

3 RESULTADOS

3.1 Herbivoria foliar em *A. nitida*

De um total de 300 folhas acompanhadas e inspecionadas durante o período de cinco meses 291 foram utilizadas nas análises, sendo que 286 (98%) apresentaram danos por herbívoros e apenas cinco folhas permaneceram intactas até a senescência foliar. As folhas apresentaram danos por mastigadores, minadores e galhadores e todos os seis morfotipos de galhas foram amostrados em nossa área de estudo. Contabilizamos 283 (97,25% do total) folhas com danos por galhadores, 262 por mastigadores (90,03% do total) e 72 por minadores (24,74% do total).

No total foram encontradas 19.310 galhas. A galha lenticular-extralaminar foi o morfotipo mais abundante com 17.655 galhas (91,42% do total), seguida pela fusiforme (500 galhas, 2,59% do total), globosa-adaxial (472 galhas, 2,44%), globosa-abaxial (375 galhas, 1,94%), globosa-pilosa (244 galhas, 1,26%) e clavada (64 galhas, 0,33%). Os valores de área foliar variaram de 3,93 cm² a 316,45 cm², com valor médio de 61,65 cm² ($\pm 46,08$ DP). A porcentagem de área foliar consumida por herbívoros mastigadores apresentou valor médio de 3%, variando de 0 a 88%.

Além disso, 24,12% das folhas apresentaram danos simultâneos por todas as guildas de herbívoros, 66,43% por mastigadores e galhadores, 1,05% por minadores e galhadores e 0% por minadores e mastigadores (Figura 1). Apenas duas folhas apresentaram danos por todos os seis morfotipos de galhas (0,68%). Nenhuma folha foi danificada simultaneamente por todos os seis morfotipos de galhas, e por mastigadores e minadores.

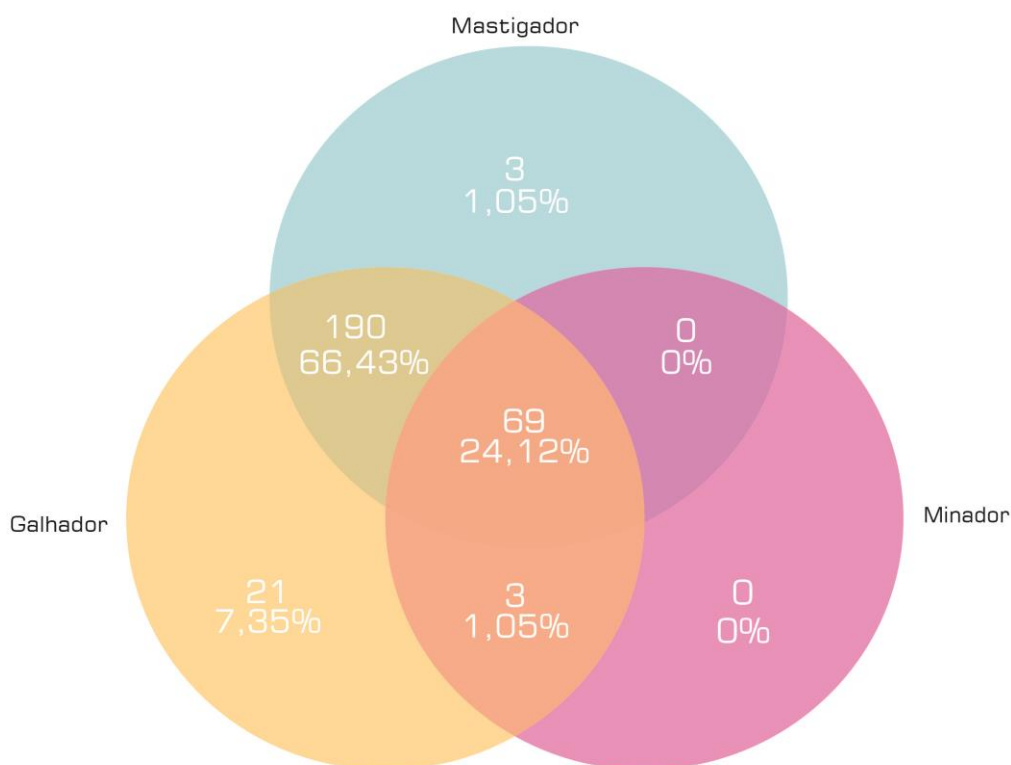


Figura 1 -Diagrama de Venn ilustrando a variação na frequência de folhas danificadas exclusiva e/ou simultaneamente por guildas (galhador, mastigador e minador) de herbívoros foliares em indivíduos de *Andira nitida* encontrados na APA da Marituba do Peixe, AL.

3.2 Sequência temporal de colonização de tipos e guildas de herbívoros em folhas de *A. nitida*

Verificamos que há associação entre a semana de acompanhamento e a frequência de folhas danificadas por cada tipo de herbívoros foliares ($\chi^2 = 320,54$; g.l. = 154; $p < 0.001$). Observamos variações nos valores e na natureza das contribuições de cada célula da matriz para a pontuação total do Qui-quadrado. Os valores de resíduos não são simetricamente representados entre as semanas, sugerindo variação na frequência de folhas danificadas por cada tipo de herbívoro no decorrer do tempo (em semanas).

Notamos uma tendência de forte associação positiva entre mastigadores e as primeiras semanas de observação, o que indica que mastigadores consomem as folhas nos primeiros momentos após a emissão. O mesmo aconteceu com galhas lenticular-extralaminar, que colonizam *A. nitida* no início da estação. Essas observações contrastam com as fortes associações negativas entre as galhas globosa-adaxial e globosa-abaxial, e as primeiras semanas. Também parece existir uma associação negativa entre minadores e as primeiras

semanas de observação das folhas. Provavelmente, galhas globosas (abaxial e adaxial) e minadores se estabelecem em folhas com mais tempo de vida, em comparação aos outros tipos de herbívoros (Figura 2A).

No caso de minadores, que são aparentemente mais tardios, os sinais de presença das minas se acumulam ao longo do tempo de vida das folhas, sendo mais frequentes na 11ª semana após a emissão foliar. Para mastigadores, também percebemos uma sincronia com as folhas, sendo raro eventos de aumento da remoção de tecido foliar à medida que as folhas envelheciam.

Também encontramos associação significativa entre a semana de acompanhamento e a frequência de folhas danificadas por cada guilda de herbívoros foliares ($\chi^2 = 97.373$, g.l. = 44, $p < 0.0001$). Observamos que a guilda de galhadores apresentou uma associação positiva com as primeiras semanas, se tornando menos frequente da décima semana em diante. A guilda de mastigadores também foi mais frequente nas primeiras semanas e minadores ainda menos frequente nas primeiras semanas (Figura 2B).

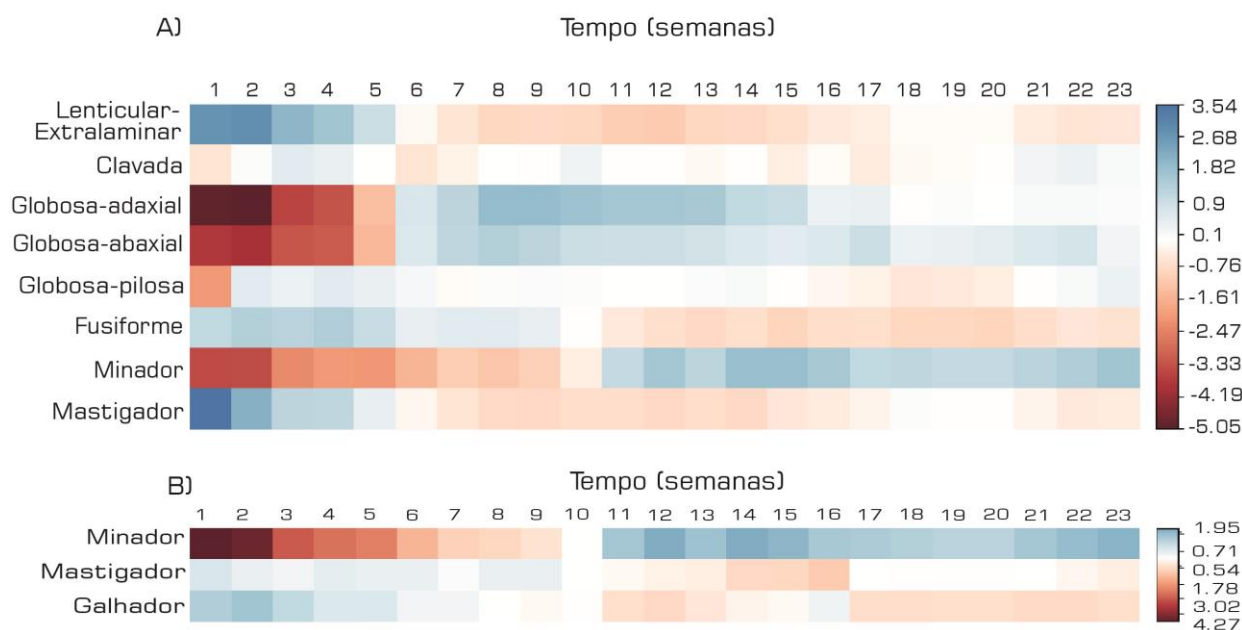


Figura 2 - Matriz de correlação de ocorrência de A) tipo de danos por herbívoros e B) guildas de herbívoros foliares em *Andira nitida* em função das semanas amostradas. Os resíduos de Pearson (padronizados) foram extraídos da função qui-quadrado e plotados. Em cada célula, as cores indicam resíduos positivos (azul) ou resíduos negativos (vermelho). A barra vertical da direita indica os valores dos resíduos de Pearson. Números superiores correspondem ao tempo de acompanhamento em semana (Semana 1 a Semana 23).

3.3 Folhas previamente ocupadas por um tipo e guilda de herbívoro foliar são evitadas ou preferidas por outros?

A análise de co-ocorrência entre os tipos de herbívoros foliares aqui considerados demonstrou que a ocorrência de herbívoros em folhas de *A. nitida* apresenta um padrão diferente do esperado ao acaso, evidenciando que a referida assembleia encontra-se estruturada por processos biológicos (Tabela 2). O valor do *C-score* foi significativamente maior que o valor do *C-score* esperado (Figura 3). Isso indica que pode existir uma relação de segregação entre as ocorrências de herbívoros em folhas de *A. nitida*, ou seja, a presença de um tipo de herbívoro diminui a probabilidade de ocorrência de outro tipo de herbívoro.

Entretanto, ao agrupar os herbívoros em guildas, encontramos um padrão aleatório de co-ocorrência (Tabela 2). Observamos que o índice *C-score* não diferiu dos valores gerados pelo modelo nulo, indicando que as guildas de herbívoros não são estruturadas por processos biológicos.

Tabela 2 - Resultados do índice *C-score* para análise de co-ocorrência dos tipos e guildas de herbívoros em folhas de indivíduos de *Andira nitida* amostrados na APA da Marituba do Peixe, AL. Valores em negrito são significativamente maiores que o esperado ao acaso ($p < 0.05$). (Obs.) valores do *C-Score* observados. (Esp.) valores do *C-Score* gerados ao acaso. (Var.) Variância do índice simulado.

Matriz	Obs.	Esp.	Var.	p (obs $\geq$ esp)	p (obs $\leq$ esp)
Tipos de herbívoros	1160.5	1127.5	287.43	0.016	0.975
Guildas de herbívoros	-275.0	-271.06	183.58	0.656	1

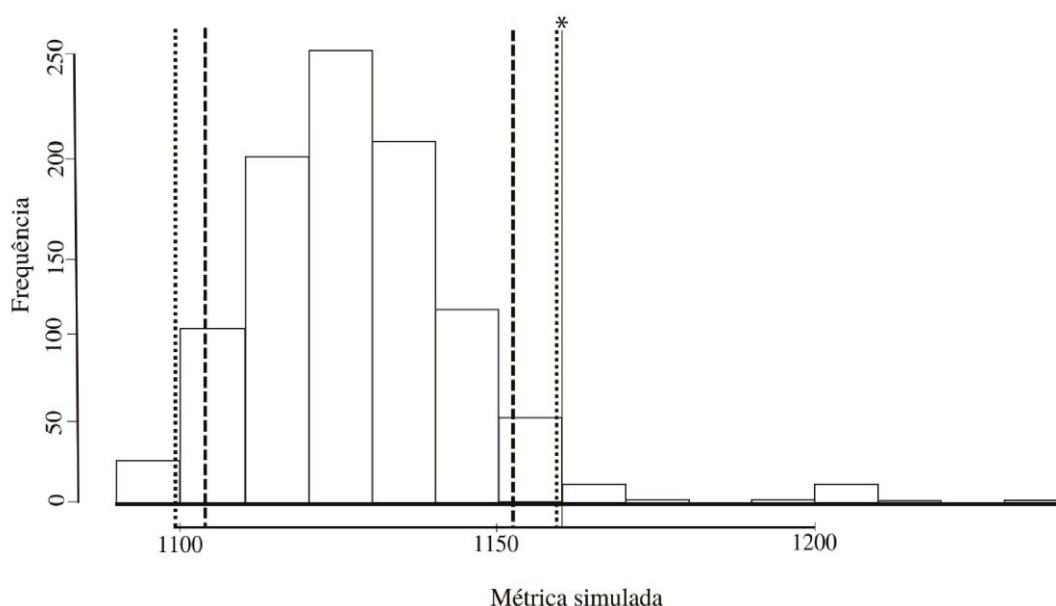


Figura 3 - Histograma dos valores simulados e obtidos para o *C-score* na análise de co-ocorrência dos tipos de herbívoros foliares em indivíduos de *Andira nitida* amostrados na APA da Marituba do Peixe, AL. O histograma mostra a frequência de *C-Score* simulados utilizando modelo *fixed-fixed* (SIM9). As

barras indicam as métricas simulada O par de linhas verticais de traço longo indicam os pontos de corte de 95% de uma cauda e as linhas de traço curto indicam os pontos de corte de 95% de duas caudas. O (*) indica o valor do índice de C-Score observado (1160.5). Portanto, os índices que estão fora do limite de 95% da distribuição de frequência das matrizes randomizadas indicam a existência de co-ocorrência.

Das 28 combinações possíveis de pareamento de tipos de herbívoros, a análise de co-ocorrência indicou que a maioria não diferem do esperado pelo acaso, pois para 19 pares (67,85%) o índice não conseguiu identificar um padrão de co-ocorrência, nem positiva e nem negativa (Figura 4).

Por outro lado, nove pares de herbívoros (32,15%) apresentaram co-ocorrência não aleatória entre si. Desses pares, sete apresentaram co-ocorrência positiva e dois co-ocorrência negativa (Figura 4; Figura 5). No geral, observamos que os herbívoros encontrados em *A. nitida* co-ocorrem com pelo menos um outro tipo de herbívoro, e no máximo com quatro outros. Galhas-pilosas têm menor probabilidade de co-ocorrência ao acaso com galhas lenticulares-extralaminares e com mastigadores, sendo essas as únicas co-ocorrências negativas registradas. Galhas lenticulares-extralaminares além de terem menor probabilidade de co-ocorrer com galhas globosa-pilosas, também têm maior probabilidade de co-ocorrer com as galhas globosas-adaxiais e com danos causados por insetos mastigadores. A galha globosa-adaxial é o morfotipo de galha que mais co-ocorre com outros tipos de herbívoros, registrando co-ocorrência positiva com galhas lenticulares-extralaminares e globosas-abaxiais, e com minadores e mastigadores. Por outro lado, herbívoros minadores e as galhas fusiformes e clavadas registraram apenas uma co-ocorrência positiva com outros tipos de herbívoros, sendo a primeira com a galha globosa-adaxial e as duas últimas com a globosa-abaxial (Figura 4).

Na escala de guildas, das três combinações possíveis, registramos duas interações negativas, entre minadores e galhadores e entre mastigadores e galhadores. Não foi encontrado nenhum padrão de interação entre minadores e mastigadores (Figura 4; Figura 5).

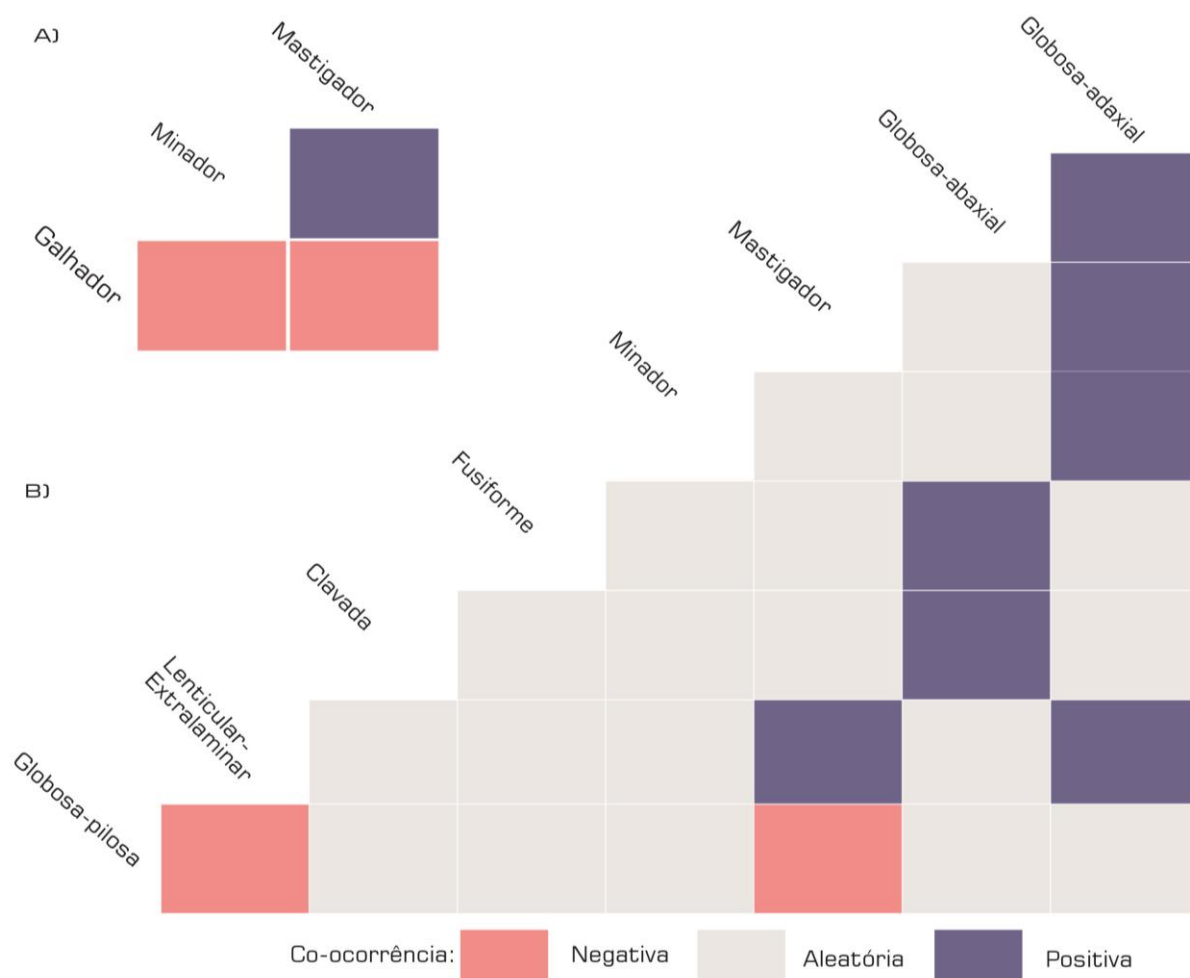


Figura 4 - Matriz de interação gerada a partir da análise de co-ocorrência entre A) guildas e entre B) tipos de herbívoros foliares em *Andira nitida*. A matriz mostra comparações de frequências observadas e esperadas da co-ocorrência com base no modelo probabilístico de espécies de Veech (2013). Padrões positivos (em roxo) sugerem uma alta probabilidade de co-ocorrência, enquanto os negativos (em vermelho) têm uma baixa probabilidade de co-ocorrência. Padrões aleatórios estão indicados em cinza. Consultar Tabela S1 para conferir resultados do modelo de probabilidade de co-ocorrência de pares de tipos de herbívoros foliares.

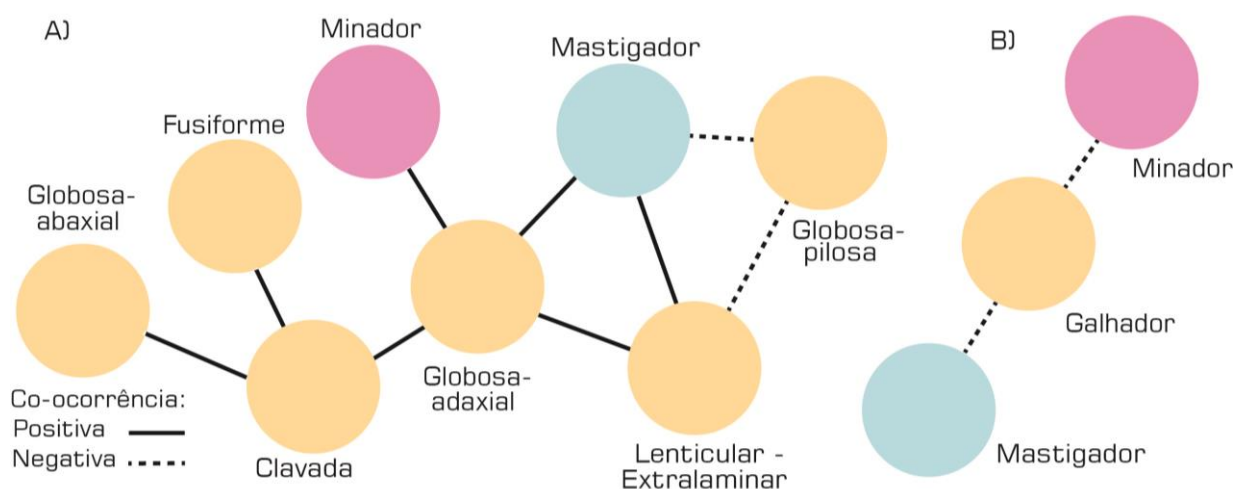


Figura 5- Rede de co-ocorrência entre A) tipos e B) guildas de herbívoros em folhas de *Andira nitida*. Tipos e guildas de herbívoros são representados por nós. Os segmentos de reta conectando dois nós representam a co-ocorrência entre as variáveis: segmento reto (co-ocorrência positiva) e segmento tracejado (co-ocorrência negativa).

3.4 Relação entre ocorrência de herbívoros e traços funcionais foliares

Identificamos um efeito negativo de SLA sobre a abundância de galhas fusiformes. Os traços que influenciaram a abundância de galhas lenticulares-extralaminares, por outro lado, foram diferentes, pois apenas LA e LDMC foram positivamente relacionadas com a abundância desse morfotipo de galhador. Assim, a galha lenticular-extralaminar tende a ser mais abundante em folhas com maior área e com maiores valores de LDMC, e folhas com maior SLA apresentam menor abundância de galhas fusiformes em comparação com folhas de menor SLA.

Nenhum dos traços funcionais analisados influenciaram a abundância dos demais morfotipos de galhas. Porém, quando analisada a abundância total de galhas, LA e LDMC foram positivamente relacionados com a abundância da guilda galhadores. Por outro lado, a ocorrência de danos por mastigadores e a abundância de danos por minadores não foram influenciados por traços foliares de *A. nitida* (Tabela 3).

Tabela 3- Resultados dos Modelos Lineares Generalizados (GLMs) para avaliar os efeitos da média dos valores de traços funcionais foliares (SLA, LA e LDMC) sobre abundância de galhas lenticular-extralaminar e fusiforme, e sobre a guilda de galhadores. Para todos os modelos foi utilizado distribuição Poisson, corrigida para sobredispersão quando necessário. Valores em negrito são significativamente maiores que o esperado ao acaso ($p < 0.05$). Variável explicativa: LA – Área foliar; LDMC- Teor de matéria seca; SLA-Área foliar específica.

Variável resposta	Variável explicativa	Estimate	Std. Error	T value	Pr(> t)
Lenticular-extralaminar	LA	0,014882	0,003331	4,468	0,000161 ***
	LDMC	5,058823	1,122002	4,509	0,000145 ***
Fusiforme	SLA	-0,02586	0,01206	-2,143	0,042 *
Guildas de galhadores	LA	0,013669	0,003103	4,404	0,000189 ***
	LDMC	4,671740	1,040867	4,488	0,000153 ***

4 DISCUSSÃO

Este estudo avaliou a ocorrência e a co-ocorrência de herbívoros foliares em *A. nitida*, abordando ainda a influência dos traços funcionais foliares nos padrões de herbivoria. Mostramos que *A. nitida* sofre danos simultâneos por seis morfotipos de galhadores, mastigadores e minadores de folhas, podendo ser assim apontada como super-hospedeira, representando um recurso chave para esses herbívoros (GRANDEZ-RIOS *et al.*, 2020). Galhadores foi a guilda mais frequente e abundante, acompanhada de danos por mastigadores. Mesmo assim, o percentual de área foliar perdida por mastigadores do presente estudo está abaixo das estimativas globais (KOZLOV *et al.*, 2015). Aceitamos parcialmente nossa

hipótese de que os de herbívoros têm um padrão de segregação em folhas de *A. nitida*, pois encontramos pares de tipos e guildas de herbívoros com co-ocorrência negativa, positiva e aleatória. Demonstramos, ainda, que os herbívoros foliares apresentam uma sequência temporal de estabelecimento nas folhas, e que determinados traços funcionais foliares são determinantes para a ocorrência de alguns tipos de herbívoros.

Sabe-se que as plantas interagem com várias espécies e guildas de insetos herbívoros que podem ocorrer simultaneamente, sequencialmente ou isoladamente (ERB *et al.*, 2011; ALI & AGRAWAL, 2014; BOBADILLA *et al.*, 2022). Notavelmente, plantas que fornecem recursos de modo temporário, como é o caso de *A. nitida*, que parece possuir uma fenologia assíncrona produzindo manchas de recursos todo ano durante um curto espaço de tempo, são geralmente atacadas por múltiplos herbívoros (FLOR *et al.*, 2022). Assim, a presença e também a abundância da planta hospedeira a torna um recurso chave em habitats marcados pelo estresse higratérmico e de disponibilidade de recursos ao longo da estação (FERNANDES & PRICE, 1988; YUKAWA, 2000; RAMOS *et al.*, 2019; FAGUNDES *et al.*, 2020).

Insetos indutores de galhas e minadores requerem tecidos indiferenciados para iniciar a indução de galhas e minas e frequentemente têm seu ciclo de vida sincronizado com o ciclo de suas hospedeiras (YUKAWA, 2000; MEDIANERO *et al.*, 2003; YUKAWA & AKIMOTO, 2006; DINIZ *et al.*, 2008). Nossos resultados suportam a hipótese que insetos indutores de galhas preferem tecido mais jovens, pois o acompanhamento temporal do estabelecimento dos herbívoros mostrou que essa guilda se estabelece na folha logo após sua emissão, apresentando uma dinâmica temporal de ocorrência. Consequentemente, momentos próximos ao brotamento foliar representam o tempo ideal para oviposição dos herbívoros endófagos e remoção do tecido foliar por herbívoros exófagos (ROHFRITSCHO & SHORTHOUSE, 1982; DINIZ *et al.*, 2008; ANGELO, 2008).

Estudos indicam que mesmo ocorrendo simultaneamente, herbívoros geralmente apresentam diferentes sequências de estabelecimento nas plantas e folhas (ERB *et al.*, 2011). Nosso estudo sugere a existência de variações na dinâmica temporal de estabelecimento e de desenvolvimento entre os diferentes herbívoros foliares. Considerando a frequência de folhas danificadas por cada herbívoro como *proxi* para a sequência temporal de estabelecimento de herbívoros foliares em *A. nitida*, nosso resultado indica que galhadores são os primeiros a se estabelecerem nas folhas (lenticular-extralaminar), juntamente com consumo foliar por mastigadores. Na sequência, outras galhas (fusiforme, periforme e globosa-pilosa) colonizam as plantas, e as galhas globosa-abaxial e globosa-adaxial juntamente com minadores tendem a

se tornar mais frequentes mais tardiamente. Acreditamos que nosso estudo é pioneiro no sentido de acompanhar ontogeneticamente as folhas de *A. nitida* e a sequência de ocorrência dos herbívoros, desde o seu aparecimento até a abscisão das folhas. Assim, foi possível identificar não somente os padrões de abundância desses insetos herbívoros, mas também a organização da comunidade ao longo do tempo. Entretanto, denotar a ausência de uma dada guilda ou tipo de danos em uma folha em determinadas semanas, principalmente nas iniciais, pode refletir não detecção em vez de total ausência de danos, principalmente para os herbívoros endófagos, cujo desenvolvimento pode ser mais demorado (SINCLAIR & HUGHES, 2010)

No que diz respeito a co-ocorrência, o valor de *C-score* foi significativamente maior que o esperado ao acaso para tipos de danos por herbívoros, podendo-se inferir que a assembleia herbívoros foliares se mostram estruturados por processos biológicos. Porém, quando avaliada a co-ocorrência entre pares de tipos de danos por herbívoros, um padrão de co-ocorrência aleatória foi predominante para a maioria dos pares de herbívoros analisados. Sugerimos, portanto, que esses resultados devem ser avaliados com cautela e torna-se difícil indicar que a estruturação da assembleia é feita por interações negativas como a competição ou positivas como a facilitação. Estudos anteriores com insetos endófagos em carvalhos, por exemplo, indicaram que apesar de algumas espécies se agruparem em indivíduos de plantas e até mesmo em ramos, a ocorrência destes também não é governada por competição e processos como a seleção de sítios de oviposição pelas fêmeas pode ser suficiente para causar os padrões não aleatórios de ocorrência de insetos (CORNELISSEN & STILING, 2008). Para galhadores em *Baccharis* (Asteraceae), por outro lado, encontrou-se que plantas hospedeiras que apresentam muitas espécies de galhas (11 espécies em *Baccharis pseudomyriocephala*; CORNELISSEN *et al.*, 2013) apresentam repulsão e plantas colonizadas por uma espécie tendem a ser evitadas por outras.

A co-ocorrência e distribuição de tipos e guildas de herbívoros foliares em *A. nitida* pode então ser atribuída a combinação de processos estocásticos e determinísticos. Esses processos têm efeitos opostos na formação da estrutura e dinâmica de comunidades biológicas, mas não são mutuamente exclusivos e podem ocorrer simultaneamente em uma mesma comunidade (ELLWOOD *et al.*, 2009; CHASE *et al.*, 2009; KEMBEL, 2009; VELLEND *et al.*, 2014; FERREMBERG *et al.*, 2016;). Sugerimos que a aleatoriedade registrada pode resultar do fato dessas espécies de herbívoros serem organizadas, em parte, por processos espaciais semelhantes de disponibilidade recursos (HUBBELL, 2001; LEIBOLD & CHASE, 2017). Do mesmo modo, os pares que se afastam dessa configuração

de neutralidade tendem a apresentar requisitos ecológicos parecidos, porém sugerimos que estes pares apresentam um limite de similaridade em pelo menos um de seus atributos, resultando em baixa sobreposição de nicho (GUTERRES *et al.*, 2020).

O principal mecanismo por trás dos padrões de ocorrência entre pares de tipos de herbívoros foi a estocasticidade. Mais de 65% dos pares possíveis de tipos de herbívoros apresentaram co-ocorrência aleatória. Este não é um resultado incomum, uma vez que outros estudos de co-ocorrências de pares espécies de insetos herbívoros, e em outros grupos animais, também relatam a prevalência de padrões de co-ocorrência aleatórios, nos quais uma espécie ocorre independentemente da ocorrência de outras (GOTELLI & MCCABE, 2002; FRANÇA & ARAÚJO, 2007; KEMBEL, 2009; FAGUNDES *et al.*, 2020; FARIAS *et al.*, 2021). Em nosso sistema, isso indica que para a maioria dos pares de tipos de herbívoros, os dois tipos de herbívoros pareados têm distribuições independentes entre si, sendo consistente com as perspectivas estocásticas de montagem de comunidade (HUBBELL, 2001).

Traços foliares são uma importante força estruturante em comunidades de insetos herbívoros, mediando a ocorrência, a distribuição dos insetos e também as interações de competição e facilitação (DENNO *et al.*, 1995; KAPLAN & DENNO, 2007). Os traços funcionais foliares, são reconhecidos como um dos principais determinantes de escolha do hospedeiro por muitos herbívoros em diversas espécies de plantas (STRONG *et al.*, 1984; CORNELISSEN & STILING, 2008; MONTAGNINI *et al.*, 2012; MUIRURI *et al.*, 2019). Para os insetos em *A. nitida*, entretanto, encontramos pequena influência de traços foliares na ocorrência dos herbívoros. O resultado do nosso estudo sugere que a qualidade e defesa da folha, dada pelos traços foliares avaliados, não limita nem atrai tais insetos, e a co-ocorrência frequente aleatória entre os pares de tipos herbívoros foliares reforça que parte da assembleia pode ser moldada por eventos aleatórios (HUBBELL, 2001; BARBER & MARQUIS, 2011). Cabe ressaltar que a maioria dos insetos estudados em *A. nitida* são insetos endófagos (galhadores e minadores) e, portanto, são limitados em sua dispersão e os padrões de ocorrência são fortemente determinados pela escolha dos sítios de oviposição pelas fêmeas, gerando muitas vezes padrões aleatórios (BARBER & MARQUIS, 2011; GARCIA-ROBLEDO & HORVITZ, 2012).

Apesar de que a dinâmica aleatória parece dominar os padrões de co-ocorrência aqui estudados, a assembleia de insetos de *A. nitida*, quando avaliada em escalas menores, como pares de espécies, também pode ser estruturada por processos determinísticos, dados pelos padrões de co-ocorrência positivos e negativos encontrados para alguns pares de herbívoros. Acreditamos que o processo de colonização das espécies na folha pode ser considerado

estocástico, mas o sucesso do estabelecimento dependerá de uma multiplicidade de fatores ecológicos, muitos dos quais são explicados pelos processos determinísticos (DIAMOND, 1975). Provavelmente, para nosso conjunto de dados, a maior probabilidade de co-ocorrência entre alguns pares de herbívoros pode ser devido a i) requisitos ecológicos similares (mesmo nível trófico), mas exploração dos recursos de modos e em tempos diferentes (THOMPSON & TOWNSEND, 2006; SATOH *et al.*, 2015; GUTERRES *et al.*, 2020). Da mesma forma, a menor probabilidade de co-ocorrência observada para alguns pares de herbívoros pode ser descrita como ii) reflexo do ciclo de vida das espécies, sendo pouco provável que sejam encontradas co-ocorrendo na mesma folha.

Quando herbívoros que compartilham uma planta hospedeira comum co-ocorrem no tempo e no espaço, prevê-se a existência de competição intraespecífica ou interespecífica. (KAPLAN & DENNO, 2007; CHASE & LEIBOLD, 2009). No entanto, é esperado que espécies que exploram recursos alimentares em comum, apresentem diferenças na escala de microhabitat, que reduzem a força e impacto das relações negativas (OLIVEIRA *et al.*, 2013; GUTERRES *et al.*, 2020). Portanto, espera-se que espécies de herbívoros que compartilham a mesma planta hospedeira só co-ocorram quando o nicho de uma espécie não é totalmente compartilhado com o nicho da outra espécie (HINBAR & WOOL, 1995; AYWARD & STONE, 2005; FAGUNDES *et al.*, 2018; SANTOS *et al.*, 2021). Porém, a nível de folha, parte dos resultados de nosso estudo não são consistentes com essas suposições, uma vez que alguns tipos de herbívoros com requisitos ecológicos e de espaços similares, apresentaram padrão de co-ocorrência positivo. Alternativas para explicar esse padrão podem ser a diversificação morfológica apresentada (no caso de galhadores e minadores), e pelo momento e tempo de ocorrência na folha (particionamento temporal). Esses processos, juntos ou isolados, podem diminuir a sobreposição de nicho entre os herbívoros com co-ocorrência positiva, favorecendo assim a ocorrência em uma mesma folha.

Uma vez que a estrutura da galha confere além de alimentação, abrigo e proteção aos indutores (STONE & SCHÖNROGGE, 2003; CSÓKA *et al.*, 2017), a co-ocorrência entre galhas pode ser explicada devido às diferenças no desenvolvimento e nas características morfológicas dos morfotipos, dada sobretudo pelas projeções das galhas em relação a folha. As galhas lenticular-extralaminar e as galhas globosas-adaxial, por exemplo, são morfológicamente diferentes, e são projetadas nas folhas em posições distintas (BRAGANÇA *et al.*, 2020; ISAIAS *et al.*, 2013; Figura S2). Isso pode resultar em redução de sobreposição espacial de nicho e permitir a co-ocorrência dessas espécies indutoras de galhas em folhas de uma mesma planta super-hospedeira (STONE & SCHÖNROGGE, 2003; BRAGANÇA *et al.*,

2020; SANTOS *et al.*, 2021). Os mesmos fatores podem explicar a co-ocorrência com insetos minadores. Ao se alimentarem do parênquima, formam túneis em formato de curvas sinuosas ao longo da folha, assim como encontrado em outros sistemas (DINIZ *et al.*, 2008). Assim, diferenças morfológicas apresentadas pelos morfotipos de galhas e por minadores resultam em uma comunidade com espécies morfológicamente menos semelhantes, não havendo total sobreposição espacial de nicho e, portanto, a concorrência é minimizada e a co-ocorrência positiva na folha torna-se possível.

Sugerimos como hipótese adicional para os padrões de co-ocorrências positivas encontrados, o tempo de estabelecimento e de permanência desses morfotipos na planta hospedeira, configurando um possível particionamento temporal de nicho (BRAGANÇA *et al.*, 2020). A partição temporal foi observada entre outros herbívoros (INBAR & WOOL, 1995; OLIVEIRA *et al.*, 2012; CARVALHO-SPOSITO *et al.*, 2022), inclusive entre duas espécies de galhadores encontrada uma super-hospedeira da família Fabaceae (DE CARVALHO-SPOSITO *et al.*, 2022). Tendo como base a dinâmica temporal de estabelecimento e desenvolvimento aqui relatada, é possível que esse mecanismo também esteja atuando em nosso sistema. Essa explicação pode estar associada a co-ocorrência positiva observada entre a galha globosa-adaxial e insetos mastigadores, que se estabelecem na folha em momentos distintos, e entre galha lenticular-extralaminar e mastigadores, que possuem semelhanças de escolha inicial de alimentação, porém não há contato direto entre essas espécies, havendo, conseqüentemente, uma partição temporal, diminuindo qualquer possível efeito da interação antagonista entre esses tipos de herbívoros (INBAR & WOOL, 1995; COSTA *et al.*, 2021).

É importante mencionar que após consumir o tecido foliar, mastigadores parecem não consumir a mesma folha, pois dificilmente foi percebido aumento na proporção de área consumida em uma mesma folha, o que poderia, por exemplo, provocar perda de área foliar já ocupada por galhas (SCHULTZ, 1992; PILICHOWSKI *et al.*, 2019; LEITE *et al.*, 2022). Alguns estudos demonstram, por exemplo, que galhas ao se estabelecerem no tecido vegetal foliar provocam mudanças químicas nos tecidos, e essas alterações podem inibir a chegada de insetos mastigadores (PASCUAL-ALVARADO *et al.*, 2008; CORNELISSEN & FERNANDES, 2001; SCHULTZ, 1992). Contrário às nossas previsões, mesmo que tenhamos mostrado ocorrência simultânea entre galhadores e mastigadores, e co-ocorrência positiva entre dois morfotipos de galhas (lenticular-extralaminar e globosa-adaxial) e danos por mastigadores, recomendamos investigações mais profundas nesse sistema sobre mudanças na química foliar e seus efeitos diretos e indiretos no desempenho por herbívoros subsequentes

(PASCUAL-ALVARADO *et al.*, 2008; ERB *et al.*, 2011; FARIAS *et al.*, 2021; BOBADILLA *et al.*, 2022).

Por décadas a segregação de espécies foi interpretada como evidência de competição (DIAMOND, 1975; LEIBOLD & MIKKELSON, 2002). Estudos anteriores mostraram que a competição entre insetos herbívoros, a exemplo de endófagos, é mais comum quando os locais para oviposição e desenvolvimento de insetos são um recurso limitante (CORNELISSEN *et al.*, 2013), o que não parece ser o caso de *A. nitida*. Indivíduos dessa espécie são comuns na área de estudo, e oferecem manchas de recurso foliar durante todo ano. Em nível mais amplo, devido à variação ambiental, *A. nitida* parece representar a principal fonte de recursos dessas espécies de herbívoros nesse ambiente. Inundações recentes mostraram, por exemplo, que a cheia impede a permanência de outras espécies de plantas na área de estudo, e isso pode interferir indiretamente na organização da assembleia de herbívoros encontrados na área (Figura S1). No entanto, esse fenômeno ainda merece atenção neste sistema.

Em conclusão, nosso estudo demonstrou que o padrão de co-ocorrência de tipos e guildas de herbívoros na assembleia de herbívoros foliares associados a *A. nitida* foram estruturados por processos biológicos para alguns pares de herbívoros, enquanto ocorrem ao acaso para outros. A frequência de detecção de aleatoriedade de co-ocorrências de tipos de herbívoros foi maior, em relação à co-ocorrência não aleatória. Quando a não aleatoriedade de co-ocorrências de tipos de herbívoros foi detectada, prevaleceram co-ocorrências positivas, mas não negativas, entre pares de tipos de herbívoros. Os resultados deste estudo demonstraram que os padrões de ocorrência dependem mais da história de vida dos herbívoros e da disponibilidade de recurso, do que dos aspectos associados a traços funcionais das plantas. Ainda é possível que as condições equivalentes de qualidade da planta permitam que as espécies tenham a mesma probabilidade de colonizar cada célula disponível dentro da matriz de co-ocorrência (cada folha) e as interações com outros membros determinará a trajetória da assembleia ao longo do tempo (CORNWELL *et al.*, 2006; HUBBELL, 2001). Por tudo isso, acreditamos que a deciduidade de *A. nitida* e o fato da espécie hospedeira ser um recurso chave na vegetação, aliado ao modo de vida dos insetos herbívoros, podem ser responsáveis pelos padrões encontrados em nosso estudo (FAGUNDES, *et al.*, 2020; GUTERRES *et al.*, 2020).

BIBLIOGRAFIA

ALAGOAS. Plano de Manejo da Área de Proteção Ambiental da Marituba do Peixe. **Secretaria do Meio Ambiente e dos Recursos Hídricos (SEMARH)**. Maceió, 2006.

ALI, J. G.; AGRAWAL, A. A. Asymmetry of plant-mediated interactions between specialist aphids and caterpillars on two milkweeds. **Functional Ecology**, v. 28, n. 6, p. 1404-1412. 2014.

ALMENDE, B. V.; THIEURMEL, B.; ROBERT, T. 2019. visNetwork: Network Visualization using 'vis.js' Library. **R package version 2.0.9**. <https://CRAN.R-project.org/package=visNetwork>.

ANGELO, A. C. Ciclo de vida de *Dasineura gigantea* Angelo e nMaia, 1999 (Diptera: Cecidomyiidae). **Floresta**, v.38: p. 23-32. 2008.

ARAUJO, D. S. D. de ; PEREIRA, O. J; PEIXOTO, A. L. Campos nativos at the Linhares Forest Reserve, Espírito Santo, Brazil. In: Thomas WW (eds.) The Atlantic Coastal Forest of Northeastern Brazil. Memoirs of The New York Botanical Garden. **The New York Botanical Garden Press, Bronx**. p. 371-394. 2008.

BECERRA, J. The impact of herbivore–plant coevolution on plant community structure. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 18, p. 7483-7488. 2007.

BREGONCI, J. M.; POLYCARPO, P. V.; MAIA, V. C. Insect galls of the Parque Estadual Paulo César Vinha (Guarapari, ES, Brazil). **Biota Neotrop**. v.10, n.1,p. 265-274. 2010.

BOEGE, K.; MARQUIS, R.J. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. **Trends in ecology e evolution**, v. 20, n. 8, p. 441-448, 2005.

BURKEPILE, D. E.; PARKER, J. D. Recent advances in plant-herbivore interactions. **F1000Research**, v. 6. 2017.

CAMARGO, R.A. A tribo Dalbergieae (Leguminosae-Faboideae) no estado de Santa Catarina, Brasil. 2005. 153 p. **Dissertação de Mestrado**, UFRGS, Porto Alegre, RS, 2005.

CHASE, J. M.; LEIBOLD, M. A. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. **University of Chicago Press**, 2009.

CONCEIÇÃO, J. C. F. T.; ARAÚJO, E. de L; PIMENTEL, R. M. de M. Biometria foliar em espécies da restinga. **XIII Jornada de Ensino, Pesquisa e Extensão - JEPEX 2013**. UFRPE: Recife, 2013.

CORNELISSEN, T. *et al.* Interspecific competition influences the organization of a diverse sessile insect community. **Acta Oecologica**, v. 52, p. 15-18. 2013.

CORNELISSEN, T. G. ; FERNANDES, G.W. Patterns of attack by herbivores on the tropical shrub *Bauhinia brevipes* (Leguminosae): Vigour or chance?. **European Journal of Entomology**, v. 98, n. 1, p. 37-40. 2001.

CORNELISSEN, T. G; STILING, P. Clumped distribution of oak leaf miners between and within plants. **Basic and Applied Ecology**, v. 9, n. 1, p. 67-77. 2008.

COSTA, E. C. *et al.* How galling herbivores share a single super-host plant during their phenological cycle: the case of *Mimosa gemmulata* Barneby (Fabaceae). **Tropical Ecology**, v. 63, n. 1, p. 61-74. 2022.

CORNWELL, W. K.; SCHWILK, D. W.; ACKERLY, D. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. **Ecology**, v. 87, n. 6, p. 1465-1471, 2006.

CSÓKA, G. ; STONE, G.; MELIKA, G. Non-native gall-inducing insects on forest trees: a global review. **Biological Invasions**, v. 19, n. 11, p. 3161-3181, 2017.

DE BOBADILLA, M. F. *et al.* Plasticity in induced resistance to sequential attack by multiple herbivores in *Brassica nigra*. **Oecologia**, v. 198, n. 1, p. 11-20. 2022.

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, p. 159-164. 2009.

DENNO, R.F.; MCCLURE, M.S.; OTT, J.R. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. **Annual Review of Entomology**, 40, 297–331, 1995.

DESCOMBES, P. *et al.* Community-level plant palatability increases with elevation as insect herbivore abundance declines. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 1, p. 142-151. 2017.

DINIZ, I. R.; SCHMIDT, K.; MORAIS, H. C. Insetos minadores em *Roupala montana*: comparação entre cerrado queimado e não queimado. **Heringeriana**, v. 2, p. 47-52. 2008.

DUCKE, A. As leguminosas de Pernambuco e Paraíba. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 51, p. 417-461. 1953.

EKHOLM, A. *et al.* Herbivory in a changing climate: Effects of plant genotype and experimentally induced variation in plant phenology on two summer-active lepidopteran herbivores and one fungal pathogen. **Ecology and evolution**, v. 12, n. 1, p.8495, 2022.

ERB, M. *et al.* Sequence of arrival determines plant-mediated interactions between herbivores. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 1, p. 7-15. 2011.

FAGUNDES, M. *et al.* Diversity of gall-inducing insect associated with a superhost plant species: Plant architecture, resource availability and interspecific interactions. **Biodiversitas Journal of Biological Diversity**, v. 21, n. 3. 2020.

FAGUNDES, M. *et al.* Plant phenological asynchrony and community structure of gall-inducing insects associated with a tropical tree species. **Ecology and Evolution**, v. 8, n. 22, p. 10687-10697. 2018.

FARNON ELLWOOD, M. D.; MANICA, A.; FOSTER, W. A. Stochastic and deterministic processes jointly structure tropical arthropod communities. **Ecology letters**, v. 12, n. 4, p. 277-284. 2009.

FERNANDES, G. W.; PRICE, P.W. Biogeographical gradients in galling species richness: tests of hypotheses. **Oecologia**, v.76, p. 161-167.1988.

FERRENBURG, S.; MARTINEZ, A. S.; FAIST, A. M. Aboveground and belowground arthropods experience different relative influences of stochastic versus deterministic community assembly processes following disturbance. **PeerJ**, v. 4, p.2545. 2016.

FERREIRA, B. G. *et al.* Complex meristematic activity induced by Eucecidoses minutanus on Schinus engleri turns shoots into galls. **American Journal of Botany**, v. 109, n. 2, p. 209-225, 2022.

FINCHER, R. M. *et al.* Inter-and intraspecific comparisons of antiherbivore defenses in three species of rainforest understory shrubs. **Journal of Chemical Ecology**, v. 34, n. 4, p. 558-574, 2008.

FLOR, I. C. *et al.* Insect galls on Asteraceae in Brazil: richness, geographic distribution, associated fauna, endemism and economic importance. **Biota Neotropica**, v. 22. 2022.

GOTELLI, N. J., HART, E. M., ELLISON A. M. EcoSimR: Null model analysis for ecological data. **R package version 1.0**. 2015.

GOTELLI, N. J.; ROHDE, K.. Co-occurrence of ectoparasites of marine fishes: a null model analysis. **Ecology Letters**, v. 5, n. 1, p. 86-94.2002.

GOTELLI, N.J; ELLISON, A.M. 2013. **EcoSimR 1.00**. Available at: <http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>. Acesso em: 15 jun. de 2022.

GOTELLI, N. J. Null model analysis of species co-occurrence patterns. **Ecology**, v. 81, n. 9, p. 2606-2621. 2000.

GRANDEZ-RIOS, J. M.; PIZANGO, C.G.H; ARAÚJO, W. S. Insights into Super-host Plant Species of Gallling Insects in the Neotropical Region. **The Open Biology Journal**, v. 8, n. 1. 2020.

GRIFFITH, D. M.; VEECH, Joseph A.; MARSH, Charles J. Cooccur: probabilistic species co-occurrence analysis in R. **Journal of Statistical Software**, v. 69, p. 1-17.2016.

HAYWARD, A.; STONE, G. N. Oak gall wasp communities: evolution and ecology. **Basic and Applied Ecology**, v. 6, n. 5, p. 435-443, 2005.

HUBBELL, S. P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32). In: *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32)*. **Princeton University Press**, 2011.

GUTERRES, A. P. *et al.*. Co-occurrence patterns and morphological similarity of semiaquatic insects (Hemiptera: Gerromorpha) in streams of Eastern Amazonia. **Ecological Entomology**, v.451, p. 155-166.2020.

LEIBOLD, M. A.; CHASE, J. M. Metacommunity ecolog.In: *Metacommunity Ecology*. **Princeton University Press**, 2017.

ISAIAS, R. M. dos S. *et al.* Illustrated and annotated checklist of Brazilian gall morphotypes. **Neotropical Entomology**, v. 42, n. 3, p. 230-239. 2013.

KAPLAN, I; DENNO, R. F. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. **Ecology letters**, v. 10, n. 10, p. 977-994, 2007.

KEMBEL, S. W. Disentangling niche and neutral influences on community assembly: assessing the performance of community phylogenetic structure tests. **Ecology letters**, v. 12, n. 9, p. 949-960, 2009.

KOZLOV, M. V. *et al.* Background losses of woody plant foliage to insects show variable relationships with plant functional traits across the globe. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 6, p. 1519-1528. 2015.

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.

KRAFT, N. J.B. *et al.* Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 592-599. 2015.

LEIBOLD, M. A.; CHASE, J. M.; ERNEST, S.K. M. Community assembly and the functioning of ecosystems: how metacommunity processes alter ecosystems attributes. **Ecology**, v. 98, n. 4, p. 909-919. 2017.

LEITE, G. L. D. *et al.* Free-feeding organisms and galling insects (Hymenoptera) interactions on *Caryocar brasiliense* (Malpighiales: Caryocaraceae) trees, a savanna plant from Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 84, 2022.

LEMOINE, N. P. *et al.* Variable effects of temperature on insect herbivory. **PeerJ**, v. 2, p. e376. 2014.

LEWINSOHN, T. M. *et al.* Structure in plant–animal interaction assemblages. **Oikos**, v. 113, n. 1, p. 174-184. 2006.

LIMA, J. S. *et al.* Ethnobotanical survey of wild food plants by rural communities surrounding the PARNASI, Sergipe, Brazil. Bioremediation, **Biodiversity and Bioavailability**, v. 5, n. 1, p. 44-52, 2011.

- LORANGER, J. *et al.* Predicting invertebrate herbivory from plant traits: evidence from 51 grassland species in experimental monocultures. **Ecology**, v.93, p. 2674-2682. 2012.
- MARTINS, S. S.; BIONDI, D. Observações preliminares do "Angelim"(Andira nitida Mart. ex Benth) para uso na arborização urbana. **Acta Botanica Brasilica**, v. 4, p. 137-144, 1990.
- MATTOS, N. F. O gênero Andira Lam.(Leguminosae Papilionoideae) no Brasil. **Acta Amazonica**, v. 9, p. 241-266, 1979.
- MEDIANERO, E; VALDERRAMA, A.; BARRIOS, H. Diversidad de insectos minadores de hojas y formadores de agallas en el dosel y sotobosque del bosque tropical. **Acta Zoolog. Mexic.**, v. 89, p.153-16, 2013.
- MUIRURI, E. W. *et al.* Forest diversity effects on insect herbivores: do leaf traits matter?. **New Phytologist**, v. 221, n. 4, p. 2250-2260. 2019.
- OLIVEIRA, A. N. A Fragilidade ambiental como suporte na identificação de conflitos ambientais na APA da Marituba do Peixe, Alagoas. Dissertação (Mestrado em Geografia), Universidade Federal de Alagoas, **Instituto de Geografia, Desenvolvimento e Meio Ambiente**, Maceió, 2017.
- OLIVEIRA, A. N.; AMORIM, C. M.; LEMOS, R. P. Alagoas: unidades de conservação: as riquezas das áreas protegidas no território alagoano. 2.ed. Maceió: **Instituto de Meio Ambiente do estado de Alagoas**, 2020.
- OLIVEIRA-JUNIOR, J. M. B., TEODOSIO, M. A.; JUEN, L. Patterns of co-occurrence and body size in dragonflies and damselflies (Insecta: Odonata) in preserved and altered Amazonian streams." **Austral Entomology**, v.60, p. 436-450.2021.
- PEETERS, P. J. Correlations between leaf structural traits and the densities of herbivorous insect guilds. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 77, n. 1, p. 43-65. 2002.
- PENNINGTON, R. T. Monograph of Andira (Leguminosae-Papilionoideae). **Systematic Botany Monographs**, p. 1-143. 2003.
- PEREZ-HARGUINDEGUY, N. *et al.* Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of botany**, v. 64, n. 8, p. 715-716. 2016.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. *et al.* Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. **Austral Ecology**, v. 28, n. 6, p. 642-650. 2003.
- PIERCE, S. *et al.* A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. **Functional ecology**, v. 31, n. 2, p. 444-457. 2017.
- PILICHOWSKI, S. *et al.* Plant-mediated interaction: a first record of thrips feeding on Hartigiola annulipes (Diptera: Cecidomyiidae) galls. **Polish Journal of Ecology**, v. 67, n. 2, p. 168-173, 2019.

RAMOS, G.; CARDOSO, D.B.O.S.; PENNINGTON, R.T. *Andira* in Flora e Funga do Brasil. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB22786>>. Acesso em: 27 abr. 2022.

RAMOS, L. F. *et al.* Variation in community structure of gall-inducing insects associated with a tropical plant supports the hypothesis of competition in stressful habitats. **Ecology and Evolution**, v. 9, n. 24, p. 13919-13930. 2019.

RIBEIRO, S. P.; FERNANDES, G.W. 2000. Interações entre insetos e plantas no Cerrado: teoria e hipóteses de trabalho. In: MARTINS, R. P, LEWINSOHN, T.M; BARBEITOS, M.S. Ecologia e comportamento de insetos. Rio de Janeiro: **Série Oecologia Brasiliensis**, 299-320.

ROHFRITSCH, Odette; SHORTHOUSE, Joseph David. Insect galls. In: Molecular biology of plant tumors. **Academic Press**, 1982. p. 131-152.

RUIZ-GUERRA, B. *et al.* Plant-functional traits drive insect herbivory in a tropical rainforest tree community. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 48, p. 125-587. 2021.

SATOH, T. *et al.* Resource partitioning based on body size contributes to the species diversity of wood-boring beetles and arboreal nesting ants. **Insect Conservation and Diversity**, v. 9, n. 1, p. 4-12. 2016.

SILVA, E. A. M; URSO-GUIMARÃES, M. V. New records and expansion of the geographic distribution of gall inducers of the family Cecidomyiidae (Diptera) associated to *Andira* Lam.(Fabaceae) species in Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 65, 2021.

SIMBERLOFF, D; DAYAN, T. The guild concept and the structure of ecological communities. **Annual review of ecology and systematics**, p. 115-143, 1991.

SILVA, J. A. *et al.* Análise florística e fitossociológica da comunidade arbustiva-arbórea de mata ciliar do riacho Tururu Janga, Paulista–PE. In VIII Simpósio de Pós-Graduação em Ciências Florestais. **UFRPE, Recife-PE**. 2014.

SINCLAIR, R. J.; HUGHES, Le. Leaf miners: the hidden herbivores. **Austral Ecology**, v. 35, n. 3, p. 300-313. 2010.

STONE, L.; ROBERTS, A. The checkerboard score and species distributions. **Oecologia**, v. 85, n. 1, p. 74-79.1990.

STRAUSS, S.Y.; ZANGERL, A.R. Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems. **Plant-animal interactions: an evolutionary approach**, v. 2002, p. 77-106, 2002.

TACK, A.J.M; DICKE, M. Plant pathogens structure arthropod communities across multiple spatial and temporal scales. **Functional Ecology**, v. 27, n. 3, p. 633-645, 2013.

TEAM, R CORE. R: A language and environment for statistical computing. **R Foundation for Statistical Computing**, Vienna. 2022.

TIHO, S.; JOSENS, G. Co-occurrence of earthworms in urban surroundings: a null model analysis of community structure. **European Journal of Soil Biology**, v. 43, n. 2, p. 84-90, 2007.

TONDOH, J. E. Seasonal changes in earthworm diversity and community structure in central Côte d'Ivoire. **European Journal of Soil Biology**, v. 42, p. S334-S340, 2006.

VALDÉS, A.; EHRLÉN, J. Resource overlap and dilution effects shape host plant use in a myrmecophilous butterfly. **Journal of Animal Ecology**, v. 88, n. 4, p. 649-658, 2019.

VAN ASCH, M; VISSER, M.E. Phenology of forest caterpillars and their host trees: the importance of synchrony. **Annu. Rev. Entomol.**, v. 52, p. 37-55, 2007.

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.

VEECH, J. A. A probabilistic model for analysing species co-occurrence. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 2, p. 252-260, 2013.

VELLEND, M. *et al.* Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. **Oikos**, v. 123, n. 12, p. 1420-1430, 2014.

YUKAWA, J.; AKIMOTO, K. Influence of synchronization between adult emergence and host plant phenology on the population density of *Pseudasphondylia neolitseae* (Diptera: Cecidomyiidae) inducing leaf galls on *Neolitsea sericea* (Lauraceae). **Population Ecology**, v. 48, n. 1, p. 13-21, 2006.

YUKAWA, J. Synchronization of gallers with host plant phenology. **Population ecology**, v. 42, n. 2, p. 105-113, 2000.

WARING, G. L.; PRICE, P. W. Plant water stress and gall formation (Cecidomyiidae: *Asphondylia* spp.) on creosote bush. **Ecological Entomology**, v. 15, n. 1, p. 87-95, 1990.

CAPÍTULO 2: Galhas caulinares abandonadas como abrigos: engenharia do ecossistema em uma super-hospedeira e seus efeitos na biodiversidade de artrópodes e na herbivoria foliar

RESUMO

SANTOS, Luziene Seixas dos, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, dezembro de 2022. **Galhas caulinares abandonadas como abrigos: engenharia do ecossistema em uma super-hospedeira e seus efeitos na biodiversidade de artrópodes e na herbivoria foliar.** Orientadora: Tatiana Garabini Cornelissen. Coorientador: Guilherme Ramos Demetrio Ferreira.

Engenheiros de ecossistemas são organismos que manipulam o estado físico de componentes dos ecossistemas e, assim, criam ou modificam habitats de maneiras que afetam direta ou indiretamente a disponibilidade de recursos para outros organismos. Galhas são estruturas altamente especializadas, resultado de modificações de tecidos de plantas hospedeiras causadas pelo ataque de insetos ou outros organismos. Quando abandonadas por seus indutores, podem fornecer refúgio para outros organismos, chamados de sucessores. Há evidências crescentes indicando que a engenharia de ecossistema pode ter efeitos indiretos na herbivoria foliar. Neste capítulo descrevemos a ocorrência de galhas caulinares em *Andira nitida* e avaliamos o papel das galhas caulinares abandonadas, nos padrões de riqueza e abundância de artrópodes. Também testamos se a herbivoria foliar é afetada pela presença de galhas caulinares e sua fauna associada de sucessores. Nossos resultados mostraram que as galhas caulinares abandonadas podem hospedar indivíduos de diferentes guildas e em diferentes estágios de vida sendo Formicidae o grupo mais abundante e frequente ocupando as galhas. Verificamos que a densidade de galhas abandonadas afeta positivamente o número de galhas ocupadas e a probabilidade de ocupação, e que quanto maior o número de galhas ocupadas, maior a riqueza e abundância de artrópodes nos ramos. O tamanho da galha caulinar abandonada é um fator determinante para probabilidade de ocupação, porém não encontramos relação entre tamanho da galha caulinar e riqueza e abundância de artrópodes. Adicionalmente, ao contrário do esperado, identificamos que a herbivoria foliar por mastigadores não é afetada pela presença de galhas caulinares nos ramos. Nossos resultados sugerem que a densidade de galhas caulinares abandonadas representa um recurso adicional para artrópodes, especialmente para formigas, e que outros atributos associados à galha podem ser mais determinantes para assembleia de artrópodes do que o tamanho. Além disso, sugerimos que a abundância de artrópodes encontrados ocupando as galhas caulinares abandonadas não representou um é fator determinante para herbivoria foliar em *A. nitida*.

Palavras-chave: Herbivoria. Galhadores. Engenharia de ecossistema. Fauna sucessora.

ABSTRACT

SANTOS, Luziene Seixas dos, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, december, 2022. **Stem galls abandoned as shelters: ecosystem engineering in a superhost and its effects on arthropod biodiversity and foliar herbivory.** Adviser: Tatiana Garabini Cornelissen. Co-adviser: Guilherme Ramos Demetrio Ferreira.

Ecosystem engineers are organisms that manipulate the physical state of components of ecosystems and thereby create or modify habitats in ways that directly or indirectly affect the availability of resources to other organisms. Galls are highly specialized structures, resulting from tissue modifications of host plants caused by the attack of insects or other organisms. When abandoned by their inducers, they can provide refuge for other organisms, called successors. There is growing evidence indicating that ecosystem engineering may have indirect effects on foliar herbivory. In this chapter we describe the occurrence of stem galls in *Andira nitida* and evaluate the role of abandoned stem galls in patterns of richness and abundance of arthropods. We also tested whether leaf herbivory is affected by the presence of stem galls and their associated fauna of successors. Our results showed that abandoned stem galls can host individuals from different guilds and at different life stages, with Formicidae being the most abundant and frequent group occupying the galls. We verified that the density of abandoned galls positively affects the number of occupied galls and the probability of occupation, and that the greater the number of occupied galls, the greater the richness and abundance of arthropods in the branches. The size of the abandoned shoot gall is a determining factor for the probability of occupation, but we did not find a relationship between the size of the shoot gall and the richness and abundance of arthropods. Additionally, contrary to expectations, we identified that leaf herbivory by chewers is not affected by the presence of stem galls on the branches. Our results suggest that the density of abandoned stem galls represents an additional resource for arthropods, especially for ants, and that other attributes associated with the gall may be more determinant for arthropod assemblage than size (volume and diameter). Furthermore, we suggest that the abundance of arthropods found occupying abandoned shoot galls did not represent a determining factor for foliar herbivory in *A. nitida*.

Keywords: Herbivory. Gallers. Ecosystem engineering. Successor fauna.

1 INTRODUÇÃO

A engenharia de ecossistemas refere-se à habilidade de certos organismos de causar modificações estruturais no ambiente, e traz como consequência mudanças na disponibilidade de recursos para outros organismos (JONES *et al.*, 1997; JONES *et al.*, 1994; ROMERO *et al.*, 2015). Por suas atividades, engenheiros de ecossistemas podem exercer fundamental papel na estrutura de comunidades de outros organismos, à medida que estruturam uma gama de nichos que podem ser ocupados posteriormente por outras espécies (JONES *et al.*, 1994; LILL *et al.*, 2003; REICHMAN & SEABLOOM, 2002).

A engenharia de ecossistemas normalmente envolve efeitos não-tróficos, tanto diretos quanto indiretos, positivos ou negativos sobre a diversidade e estrutura das comunidades biológicas em determinado ambiente, por meio de processos de facilitação ou inibição (JONES *et al.*, 1997; ROMERO *et al.*, 2015). Estudos recentes mostram que a engenharia de ecossistemas promovida por enroladores de folhas (e.x., lagartas enroladoras de folhas e galhadores) resulta em formação de abrigos que aumentam a complexidade estrutural da planta (HENRIQUES *et al.*, 2018; PEREIRA *et al.*, 2021; MARQUIS *et al.*, 2022). Tais abrigos são facilmente colonizados por outras espécies de artrópodes, indicando umefeito positivo na diversidade de insetos associados à planta hospedeira (FUKUI, 2001; LILL *et al.*, 2003; WANG *et al.*, 2012; PEREIRA *et al.*, 2021).

Diversos grupos de organismos atuam como engenheiros de ecossistemas (LILL *et al.*, 2003; FRITZ *et al.*, 2004; ROMERO *et al.*, 2015; COGGAN *et al.*, 2018), entre eles os galhadores (SANVER & HAWKINS, 2000; MARUYAMA *et al.*, 2012; WETZEL *et al.*, 2016; PEREIRA *et al.*, 2021). Galhas são estruturas resultantes da associação interespecífica entre plantas e uma grande variedade de organismos indutores, incluindo insetos (MANI, 1964; HARRIS & PITZSCHKE, 2020; RAMAN, 2021). Estes têm a capacidade de manipulação das estruturas fisiológicas e anatômicas de suas hospedeiras devido a alterações nos processos de hipertrofia e/ou hiperplasia de células, tecidos ou órgãos de plantas (SHORTHOUSE *et al.*, 2005; CARNEIRO *et al.*, 2014; RAMAN, 2021). Pode ser induzida em qualquer órgão vegetal, sendo mais frequente em folhas e no caule (RIBEIRO *et al.*, 2019; MAIA & SIQUEIRA, 2020).

As galhas, quando abandonadas, podem servir de abrigo temporário ou permanente para larvas e/ou adultos de outras espécies de artrópodes, desempenhando um papel importante nas interações facilitadoras e contribuindo para a estruturação de comunidades biológicas (SANVER & HAWKINS, 2000; MARUYAMA *et al.*, 2012; CORNELISSEN *et*

al., 2016). Esses novos habitats criados pela permanência da galha na planta podem ser explorados por organismos sucessores, ou seja, organismos que utilizam a galha após a saída do indutor (LUZ & JUNIOR, 2019; GIANNETTI *et al.*, 2019). Os sucessores incluem uma variedade de grupos taxonômicos, a exemplo de formigas pertencentes a diferentes subfamílias (ALMEIDA *et al.*, 2014; SANTOS *et al.*, 2017), aranhas, besouros e ácaros, dentre outros, que podem usar a galha abandonada como refúgio e proteção contra predadores e condições ambientais desfavoráveis, ou ainda como local para alimentação (YAMAZAKI & SUGIURA, 2008; NOVAIS *et al.*, 2020).

A possibilidade de colonização de galhas abandonadas por outros organismos pode ter efeito na riqueza e abundância de artrópodes em diferentes escalas (CRAWFORD *et al.*, 2007; YAMAZAKI & SUGIURA, 2008). Dependendo da identidade taxonômica dos sucessores, abrigos possibilitados por galhas podem ter efeitos positivos ou negativos na herbivoria foliar (HENRIQUES *et al.*, 2019). Conforme demonstrado por Giannetti *et al.*, (2019), a presença de formigas, mediadas pelos abrigos de galhas induzida pela vespa *Andricus quercustozae*, protege a planta hospedeira contra inimigos (predadores e patógenos), pois o número de folhas atacadas por mastigadores e fungos diminuiu com a presença de formigas nas galhas. De fato, o papel dos sucessores de galhas, especialmente de formigas, na defesa das plantas contra a herbivoria tem sido confirmado em diversos estudos (NAKAMURA & OHGUSHI, 2003; CRUTSINGER & SANDERS, 2005; GIANNETTI *et al.*, 2019). Além disso, os efeitos da engenharia de ecossistemas podem variar de acordo com uma série de fatores, incluindo a complexidade da estrutura, a abundância e/ou densidade da estrutura modificada, assim como sua persistência no ambiente (JONES *et al.*, 1997; COGGAN *et al.*, 2018; HENRIQUES *et al.*, 2019; PRIEST *et al.*, 2021).

Neste estudo objetivou-se avaliar o papel da engenharia de ecossistemas mediada por galhas caulinares na planta hospedeira *Andira nitida* (Fabaceae). Observações de campo identificaram que quando abandonadas essas galhas caulinares permanecem na planta, podendo assim ser colonizadas por outros organismos (Figura S2). Portanto, i) descrevemos a ocorrência de galhas caulinares em *A. nitida* e ii) avaliamos o papel das galhas abandonadas como facilitadoras na criação de novos habitats para artrópodes e seus iii) efeitos na herbivoria foliar.

Para isso testamos as seguintes hipóteses: i) galhas caulinares abandonadas em ramos de *A. nitida* atuam como engenheiras do ecossistema, fornecendo novos habitats que podem ser secundariamente ocupados por outros artrópodes. Prevemos que galhas caulinares abandonadas em *A. nitida* são ocupadas por diferentes grupos de artrópodes; ii) o tamanho e a

densidade de galhas caulinares abandonadas são fatores determinantes para a escolha de ocupação por artrópodes. Galhas com maior volume e maior diâmetro médio terão maior ocupação, e maior riqueza e abundância de artrópodes em relação às galhas de menor volume e menor diâmetro médio. Adicionalmente, a ocupação, e a riqueza e abundância de artrópodes será maior em ramos com maior densidade de galhas caulinares em comparação com ramos com baixa densidade de galhas caulinares; e iii) a presença de galhas caulinares e a fauna de sucessores de galhas ocupadas influenciam na herbivoria foliar. Prevemos que a facilitação da colonização de galhas atrairia artrópodes predadores e, conseqüentemente, levando a menores níveis de herbivoria nas plantas, que usam as galhas como abrigo e os herbívoros como recurso alimentar. Alternativamente, plantas com galhas caulinares abandonadas ocupadas predominante por herbívoros terão maior herbivoria foliar.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área e sistema de estudo

O estudo de campo foi realizado em um fragmento vegetacional na Área de Proteção Ambiental (APA) da Marituba do Peixe, localizada ao sul do estado de Alagoas (Figura S1). Utilizamos a planta hospedeira *Andira nitida* Mart. ex Benth (Fabaceae), e a assembleia de herbívoros exógenos e endófagos associados (Figura S2). Para mais detalhes sobre a área e sobre o sistema de estudo, ver capítulo I dessa dissertação.

2.2 Amostragem e procedimentos laboratoriais

2.2.1 Frequência de ocorrência de galhas caulinares e seu papel como engenheiras de ecossistema na estruturação da assembleia de artrópodes:

Em campo, selecionamos 30 indivíduos de *A. nitida* e desses foram inspecionados 15 ramos de cada indivíduo (n= 450 ramos). Através de busca ativa, realizamos a coleta de todas as galhas caulinares (senescentes e vivas) encontradas em todos os ramos vistoriados.

Em laboratório, com uso de paquímetro digital (margem de erro: 0,01 mm) mediu-se o maior e menor diâmetro de todas as galhas (senescentes ou vivas), para posterior cálculo de volume, a partir da fórmula do volume da esfera ($V = 4/3\pi r^3 \text{ cm}^3$). A escolha da fórmula de

volume de esfera deve-se ao formato globular das galhas caulinares de *A. nitida* (ALMEIDA *et al.*, 2014; SANTOS *et al.*, 2017; SANTOS *et al.*, 2021).

As galhas caulinares foram seccionadas e com auxílio de Microscópio Estereoscópio Binocular foram vistórias para verificação da condição da galha (senescentes ou vivas). As galhas senescentes, a partir de agora denominadas abandonadas, foram internamente vistórias para verificação de ocupação. Quando encontrados ocupantes, estes foram coletados e conservados em álcool etílico 70%, e em seguida identificados até o menor nível taxonômico possível. Também foi determinada a abundância, riqueza, frequência de colonização (porcentagem de galhas colonizadas por cada grupo) e classificação dos indivíduos quanto à casta (ex. operárias e rainhas), e quanto a fase de desenvolvimento (ovos, pupa, larva e adulto), quando aplicável.

2.2.2 Efeitos da presença de galhas caulinares e da fauna sucessora sobre a herbivoria foliar em A. nitida

Em 02 de novembro de 2021 marcamos outros 30 indivíduos de *A. nitida* que apresentavam folhas novas e estes foram divididos em dois grupos: controle G1 (n=15) plantas com ramos com galhas caulinares; e tratamento G2 (n=15) plantas com ramos sem galhas caulinares.

Em indivíduos do G1 foi marcado um par de ramos: 1 ramo com presença de galhas caulinares (ramo 1) e 1 ramo sem galhas caulinares (ramo 2). Em indivíduos do G2 foi marcado apenas 1 ramo (ramo 1), nesse caso sem galhas caulinares. Além disso, em cada um dos ramos marcados foram selecionadas 10 folhas novas e intactas. Estas foram devidamente numeradas no pecíolo foliar com uso de fita crepe adesiva (Ex.: G1.1.1 a G1.1.10; G1.2.1 a G1.2.10; G2.1.1 a G2.1.10 (grupo.ramo.folha)).

As folhas e ramos do G1 (n=300) e do G2 (n= 150) foram inspecionadas semanalmente, entre 07 de novembro de 2021 e 29 de janeiro de 2022, totalizando três meses de acompanhamento (13 semanas, ou até a senescência da folha). Para cada folha marcada, foram anotados em ficha de campo a condição da folha em relação à herbivoria por mastigadores, galhadores e minadores, e quanto a abscisão, considerando os seguintes critérios: (i) folha intacta, sem danos aparentes; (ii) folha galhada, por qualquer morfotipo; (iii) folha mastigada, com devido à ação de insetos mastigadores; (iv) folha minada, com minadores no limbo foliar; e (vi) folha abscisada, quando a folha tinha caído.

Adicionalmente, também ocorreu registro semanal de abundância de galhas caulinares nos ramos marcados.

A quantificação de galhas e minadores, o registro de presença e ausência de herbivoria por mastigadores, o procedimento de registro fotográfico semanal das folhas, e a mensuração de área foliar e área consumida seguiram o mesmo protocolo mencionado no capítulo I.

No último dia de acompanhamento (29 de janeiro de 2022), ocorreu a coleta ativa das galhas caulinares encontradas nos ramos marcados nos 15 indivíduos do G1. As galhas coletadas foram depositadas em sacos plásticos, devidamente identificados quanto indivíduo e ramo, e direcionadas ao Laboratório de Ecologia Vegetal (LEVE) da UFAL, onde foram imediatamente acondicionadas em refrigerador. Em laboratório, as galhas caulinares tiveram seu diâmetro medido com auxílio de um paquímetro digital para posterior cálculo de volume, a partir da fórmula de volume de esfera ($V = 4/3\pi r^3$). As galhas caulinares foram então seccionadas e vistoriadas para verificação da condição da galha. Quando encontrados ocupantes, estes foram coletados e conservados em álcool etílico 70% e em seguida, identificados. Para organismos que formam colônias, consideramos cada espécime como um indivíduo.

2.3 Análise dos dados

A frequência de ocorrência de galhas caulinares em indivíduos de *A. nitida* foi dada pelo número de ramos com ocorrência de galhas caulinares, dividido pelo número total de ramos inspecionados ($n=15$) em cada indivíduo amostrado. Já a frequência de ocupação de galhas caulinares abandonadas por fauna sucessora foi dada pelo número total de galhas ocupadas, dividido pelo número total de galhas disponíveis para serem ocupadas em cada ramo e indivíduo. Para identificar a fauna sucessora, os indivíduos encontrados foram classificados quanto ao táxon, número de indivíduos e frequência de colonização.

Para avaliar os efeitos da densidade de galhas e do tamanho de galhas na ocupação, construímos um modelo linear generalizado (GLM), com distribuição Poisson, corrigida para quasipoisson, sendo o número total de galhas caulinares (vivas e abandonadas), o número de galhas abandonadas e a média de volume de galhas abandonadas as variáveis preditoras e o número de galhas ocupadas no ramo a variável resposta.

Para avaliar os efeitos da densidade e do tamanho das galhas, em nível de ramos, na riqueza e abundância de artrópodes, também criamos GLM com distribuição Poisson, corrigida para quasipoisson, usando o número de táxons (riqueza) e de indivíduos

(abundância) dos ramos como variáveis respostas, e o número de galhas abandonadas, o número de galhas ocupadas e a média de volume de galhas abandonadas como variáveis preditoras.

Também construímos GLMs com distribuição quasipoisson para testar o efeito do tamanho das galhas abandonadas na riqueza e abundância de artrópodes. Os modelos foram construídos usando valores de volume e diâmetro médio de galhas ocupadas como variáveis preditoras, e o número de táxons e de indivíduos na galha como variáveis respostas.

Posteriormente, com o interesse de verificar a probabilidade da galha estar ocupada em relação a densidade de galhas no ramo e em relação ao tamanho de galhas abandonadas, inicialmente construímos GLM, com com distribuição Binomial, corrigida para quasibinomial, usando a média de volume de galhas nos ramos e o número de galhas abandonadas como variáveis preditoras, e a condição da galha quanto a ocupação (ocupada (1) e (0) não ocupada) como variável resposta. A nível de galha, construímos GLM tendo o volume e diâmetro médio da galha abandonada como variáveis preditoras, e a condição da galha quanto a ocupação como variável resposta.

Por fim, para verificar se a herbivoria foliar difere entre os três tratamentos (ramos com galhas caulinares e ramos sem galhas caulinares de plantas do G1 e ramos sem galhas caulinares do G2) construímos GLMs com distribuição Poisson, corrigida para quasipoisson. Inicialmente verificamos se o tamanho da folha, dado por valores de área foliar (cm²) difere entre os tratamentos. Em seguida utilizamos os tratamentos como variável preditora, e a proporção de área consumida por mastigadores como variáveis respostas.

Todos os modelos foram construídos no software RStudio, linguagem R versão 4.2.0 (R Core Team 2022) e submetidos à inspeção de resíduos e dos pressupostos de cada modelo. O coeficiente de correlação de Pearson entre as variáveis dos modelos foi testada através do pacote “*hmisc*”. O modelos criados foram testados contra modelos nulos, e então simplificados até o modelo mínimo adequado.

3 RESULTADOS

3.1 Galhas caulinares em ramos de *A. nitida*

Registramos um total de 1.068 galhas caulinares, sendo 105 vivas (9,83%) e 963 abandonadas (90,16%). A frequência de ocorrência de galhas caulinares (número de ramos

com galhas/número de ramos inspecionados) a nível de indivíduo variou de 20% (3/15 dos ramos) a 100% (15/15 dos ramos). Em sete indivíduos houve 100% de frequência de ocorrência, ou seja, todos os ramos possuíam ao menos uma galha caulinar. Identificamos em média 32 galhas ($\pm 17,23$ DP) caulinares abandonadas por indivíduo, variando de 0 à 73 galhas em toda a população amostrada.

Encontramos evidências de que galhas caulinares abandonadas em indivíduos de *A. nitida* são ocupadas por organismos sucessores. Do total de galhas caulinares abandonadas (n=963), 149 estavam ocupadas (15,47%), com em média 5,3 galhas ($\pm 3,29$) ocupadas por indivíduo. A frequência de ocupação a nível de indivíduo variou de 0 a 66% e em apenas dois indivíduos não registramos galhas abandonadas ocupadas. A nível de ramos tivemos em média 0,4 ($\pm 0,72$) galhas ocupadas por ramo e a frequência de ocupação variou de 0 a 100%.

Encontramos 636 espécimes de artrópodes distribuídos em 14 morfoespécies (Tabela 1) nas galhas de *A. nitida*. Hymenoptera foi o grupo mais comum ocupando as galhas caulinares abandonadas (38,91%). O grupo foi representado em sua maioria por Formicidae (483 indivíduos), incluindo representantes do gênero *Cephalotes*. O segundo grupo mais comum foi Arachnida, com 30 indivíduos amostrados (14,75%). Aranhas estavam presentes em 17 galhas abandonadas (11,40%) e Pseudoscorpionida em apenas cinco (3,35%). Acari foi o terceiro grupo com maior abundância (3,93%), seguido de Blattodea (3,79%). Os demais grupos foram encontrados com menor número de indivíduos, por exemplo, Chilopoda com 10 indivíduos (3,37% da abundância total), Coleoptera (1,25%) e Lepidoptera (0,94%). Outras ordens, como Psocodea, Orthoptera, Diptera, Thysanoptera, Polyxenida e Collembola representaram juntas 2,67% de todos os espécimes amostrados.

Tabela 1 - Artrópodes associados a galhas caulinares abandonadas em ramos *Andira nitida* amostrados na APA da Marituba do Peixe, AL. (-) denota família não identificada; (Abund.) abundância e (Freq.) frequência de colonização. (*) Micro-Hymenoptera parasitóide

Subfilo	Classe	Ordem	Família	Abund.	Freq.
Chelicerata	Euchelicerata	Acari	-	25	21(14.09%)
		Araneae	-	23	17(11.40%)
		Pseudoscorpiones	-	7	5(3.35%)
Hexapoda	Insecta	Coleoptera	Elateridae	4	2(1.34%)
		Coleoptera	-	4	4(2.68%)
		Blattodea	-	24	11(7.38%)
		Diptera	-	3	2(1.34%)
		Hymenoptera	Formicidae	483	50(33.55%)
		Hymenoptera*	-	24	8(5.36%)
		Lepidoptera	-	6	6(4.02%)
		Orthoptera	-	4	4(2.68%)

		Psocodea	-	5	5(3.35%)
		Thysanoptera	-	2	2(1.34%)
		Collembola	-	1	1(0.67%)
Myriapoda	-	Chilopoda	-	10	3(2.01%)
		Diplopoda	-	2	2(1.34%)
Outros	-	-	-	9	6(4.1%)
Total				636	149 (100%)

Em algumas galhas abandonadas (0,94%) encontramos apenas evidências de ocupação, incluindo seda e partes de indivíduos, impossibilitando a identificação. Para alguns grupos, encontramos indivíduos em diferentes estágios de vida, a exemplo de ootecas e ninfas de baratas; pupários e larvas de Diptera; imaturos e adultos de aranhas; e ovos, pupas, larvas e adultos de formigas. Além disso, também registramos representantes de todas as castas de formigas, com presença simultânea de rainha, machos e operárias.

O número de galhas ocupadas por sucessores foi positivamente relacionado com o aumento da densidade de galhas abandonadas nos ramos ($t=7.580$; $p<0.001$) (Figura 1A). De maneira similar, a riqueza ($t= 15.309$; $p<0.001$) e abundância ($t= 2.046$; $p= 0.0431$) de artrópodes foi diretamente proporcional à densidade de galhas ocupadas nos ramos (Figura 1B e 1C). Contrário ao esperado, não encontramos relação entre densidade de galhas abandonadas e abundância ($t= -1.158$, $p=0.2494$) e riqueza ($t = -0.038$, $p=0.969$) de artrópodes a nível de ramos. Mas a probabilidade de ocupação de galhas caulinares abandonadas variou em função da densidade de galhas abandonadas nos ramos ($z= 4.121$; $p<0.01$) (Figura 1D).

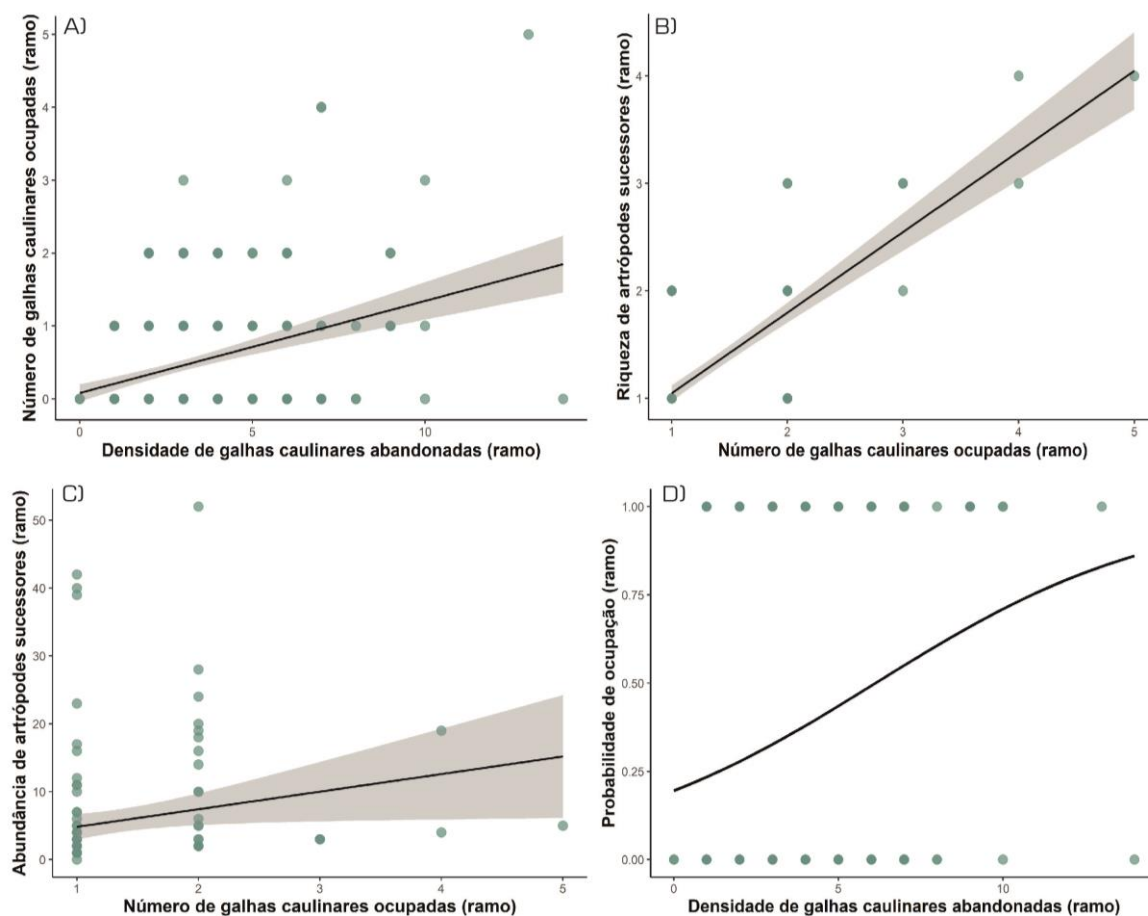


Figura 1 - Relação entre A) densidade de galhas abandonadas e número de galhas ocupadas e entre número de galhas ocupadas e B) riqueza e C) abundância de artrópodes nos ramos. D) Representa a probabilidade de encontrarmos galhas ocupadas em relação a densidade de galhas abandonadas.

O diâmetro médio de galhas abandonadas variou de 0,19 mm a 648,47 mm ($11,15 \pm 20,83$ DP). Já o de galhas abandonadas ocupadas variou de 0,28 mm a 25,21 mm ($11,57 \pm 3,96$). O volume de galhas abandonadas ocupadas variou de 0,011 cm³ a 8,38 cm³ ($1,11 \pm 1,22$). Observamos que a média de volume de galhas abandonadas dos ramos não afetam a ocupação ($t=0.926$; $p=0.355$), nem a riqueza ($t= -0.216$; $p=0.830$) e abundância ($t= 0.026$; $p=0.9789$) de artrópodes a nível de ramos. Da mesma maneira, a riqueza e abundância de artrópodes a nível de galha não variaram em função do volume e do diâmetro médio das galhas abandonadas (Tabela 2). Porém, a probabilidade da galha caulinar estar ocupada foi maior em galhas que apresentam maior volume em comparação com galhas de menor volume ($t=4.352$; $p<0.001$) (Figura 2A), e maior em ramos que apresentam maior média de volume de galhas abandonadas ($z= 2.337$; $p= 0.0195$) (Figura 2B).

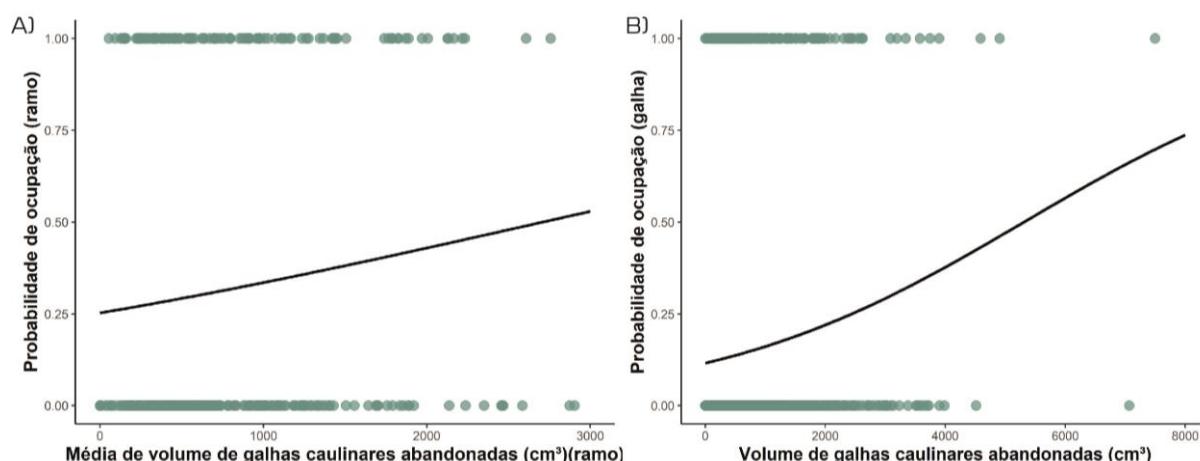


Figura 2 - Probabilidade da galha caulinar abandonada estar ocupada em relação ao tamanho das galhas caulinares abandonadas em indivíduos de *Andira nitida*. A) Galhas caulinares com maior volume tiveram maior chance de ocupação em comparação com as galhas menores; e B) ramos com galhas de maior volume tiveram maior chance de ocupação em comparação com ramos com galhas menores.

Tabela 2- Resultados de testes de modelos lineares generalizados (GLMs). Riqueza e abundância de artrópodes a nível de galha em função do volume e do diâmetro médio de galhas caulinares ocupadas.

Variável Resposta	Variáveis preditoras	Estimate	Std. error	T value	Pr(>t)
Riqueza	Volume	-1.286e-05	3.688e-05	-0.349	0.728
	Diâmetro médio	7.085e-03	1.148e-02	0.617	0.538
Abundância	Volume	0.0001018	0.0002413	0.422	0.674
	Diâmetro médio	0.0130917	0.0868709	0.151	0.880

3.2 Galhas caulinares e herbivoria foliar

De um total de 45 ramos, todos apresentaram folhas galhadas, 44 possuíam folhas com danos por mastigadores (97,77%) e 40 com danos por insetos minadores (88,88%). A herbivoria foliar variou entre 0 e 17% de proporção de área foliar perdida por mastigadores. De um total de 450 folhas, 338 folhas apresentaram danos por galhadores (75,11%), 226 por mastigadores (50,22%) e 161 por minadores (35,77%).

Registramos 71 galhas caulinares em ramos de indivíduos do G1 ($5,46 \pm 5,52$ DP), das quais 39 estavam vivas ($3 \pm 3,25$) e 32 abandonadas ($2,56 \pm 2,61$). Apenas 10 galhas estavam ocupadas ($0,76 \pm 0,69$), com um total de 18 indivíduos de artrópodes ($1,38 \pm 1,82$). Formicidae (8 indivíduos) e Araneae (2 indivíduos) foram os grupos mais comuns encontrados ocupando as galhas caulinares abandonadas, representando juntos 55,55% de todos os espécimes amostrados.

Não houve diferença entre os tratamentos para a área foliar total ($F=2.1653$; $F>0.05$) e herbivoria foliar ($F=1.3036$; $P>0.05$). Os valores de herbivoria por mastigadores não diferiram em ramos com e sem galhas de plantas com galhas caulinares, e em ramos sem galhas de plantas sem galhas caulinares.

4 DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstram que galhas caulinares são frequentes em ramos de *A. nitida* e que a disponibilidade de abrigos nos ramos provocados pela senescência dessas estruturas pode ser um importante fator organizador para a assembleia de artrópodes associados a esta hospedeira. Dessa forma, sugerimos que as galhas caulinares de *A. nitida* atuam como engenheiras de ecossistemas, corroborando outros estudos que demonstram como estruturas muitas vezes sutis influenciam a organização das comunidades de artrópodes em plantas (veja CRAWFORD *et al.*, 2007; YAMAZAKI & SUGIURA, 2008; ALMEIDA *et al.*, 2014; SANTOS *et al.*, 2021; PEREIRA *et al.*, 2022). Mostramos que as galhas abandonadas podem hospedar indivíduos de diferentes táxons, em diferentes estágios de vida e com diferentes castas, e que a densidade de galhas abandonadas afeta positivamente o número de galhas ocupadas e a probabilidade de ocupação, sendo Formicidae o grupo mais abundante e frequente nas galhas abandonadas. Nossos resultados também evidenciaram que quanto maior o número de galhas ocupadas maior a riqueza e abundância de artrópodes nos ramos, e que o tamanho da galha caulinar, influenciou apenas a probabilidade de ocupação. Adicionalmente, nossos resultados mostraram que a herbivoria foliar não é afetada pela presença de galhas nos ramos.

A planta hospedeira *A. nitida* é colonizada e consumida por diferentes guildas de insetos, como mostrado no capítulo I dessa dissertação, e nosso estudo é primeiro registro de galhas caulinares nessa espécie de planta, suportando a ideia de que *A. nitida* pode ser considerada uma super-hospedeira (GRANDEZ-RIOS *et al.*, 2020; SILVA & URSO-GUIMARÃES, 2021). As galhas caulinares foram observadas em todos os indivíduos inspecionados, possuindo formato esférico irregular e ocorrendo isoladamente em qualquer extensão do ramo, desde partes mais próximas ao caule principal até as regiões apicais próximas ao brotamento foliar. Quando abandonadas pelo indutor, as galhas caulinares de *A. nitida* permanecem na planta até a queda do ramo (observação pessoal) podendo assim serem ocupadas por outros organismos, atuando como engenheiras de ecossistemas e influenciando a organização das assembleias de artrópodes.

Do total de galhas amostradas disponíveis para serem ocupadas, 15,47% estavam colonizadas por sucessores. Os valores de frequência de ocupação aqui registrados podem resultar da elevada densidade de galhas encontradas em *A. nitida* que promove um aumento substancial na heterogeneidade de habitat, tendo influência na estrutura da assembleia de artrópodes associadas à hospedeira (ROMERO *et al.*, 2015; COGGAN *et al.*, 2018). Adicionalmente, as restingas são ambientes tipicamente caracterizado, por exemplo, pela alta incidência de luz tornando o ambiente hostil para sobrevivência de artrópodes, e nesse cenário galhas caulinares abandonadas pode ser considerado um recurso háve para as comunidades de artrópodes sucessores, especialmente para formigas, devido à disponibilidade de locais adicionais para nidificação (HENRIQUES *et al.*, 2018; ROEDER *et al.*, 2021; PEREIRA *et al.*, 2022). A porcentagem de galhas abandonadas ocupadas por formigas em nosso estudo também foi superior ao encontrado em outros sistemas (33,55% das galhas ocupadas), a exemplo do registro de 9,5% de ocupação de galhas caulinares por formigas em *Eremanthus erythropappus* (Asteraceae) (SANTOS *et al.*, 2021) e de apenas 14% de ocupação por oito espécies de formigas em galhas de caule amostrados em *Myrmelachista gallicola* (ALMEIDA *et al.*, 2014).

Cabe ressaltar ainda que diversos estudos mostraram que galhas caulinares representam um importante recurso de nidificação para formigas e, portanto, sugerem que essas estruturas são componentes-chave na manutenção da diversidade desse grupo (ALMEIDA *et al.*, 2014; GIANNETTI *et al.*, 2019; NOVAIS *et al.*, 2020). Uma vez que também é possível encontrar ninhos de formigas em ramos *A. nitida* (observação pessoal), acreditamos que as espécies encontradas possam aproveitar as galhas como locais adicionais para nidificação e/ou local de conexão entre sítios de nidificação *nitida* (DEBOUT *et al.*, 2007; LANAN, 2011; ALMEIDA *et al.*, 2014; NOVAIS *et al.*, 2017; NOVAIS *et al.*, 2020).. Assim, reiteramos que a presença de galhas caulinares abandonadas de *A. nitida* fornece um ambiente favorável para os táxons de sucessores encontrados e que as elevadas taxas de ocorrências de galhas nos ramos são determinantes para os valores de ocupação encontrados, sobretudo de formigas (FUKUI, 2001; YAMAZAKI & SUGIURA, 2008).

Encontramos formigas, ácaros, baratas e aranhas como habitantes mais comuns nas galhas abandonadas, assim como mostrado em estudos de abrigos mediados por galhas caulinares (veja FERNANDES *et al.*, 1989; ARAÚJO *et al.*, 1994; ALMEIDA *et al.*, 2014), e enroladores de folhas (veja HENRIQUES *et al.*, 2018; NOVAIS *et al.*, 2020; PEREIRA *et al.*, 2021). Esses artrópodes são ecologicamente importante devido aos importantes papéis que desempenham no funcionamento dos ecossistema, como a defesa de plantas contra herbivoria

desempenhada por espécies de formigas (GIANNETI *et al.*, 2019). Adicionalmente, representantes desses grupos já foram registrados no recente estudo sobre a assembleia de artrópodes na copa de *A. nitida* (SANTOS, 2021), que encontrou 10 ordens de insetos visitantes/inquilinos associados a essa espécie de planta, dentre os quais compartilhamos sete (Blattodea, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Orthoptera e Psocodea). Apesar das diferenças de métodos, aqui registramos novos grupos de artrópodes associado a *A. nitida* (Acari, Arachnida, Chilopoda, Collembola, Diplopoda) incluindo duas ordens de insetos (Diptera e Thysanoptera). Sendo assim, indicamos que a galha caulinar abandonada, por ser um recurso abundante, pode estar promovendo abrigo adicional para esses organismos (FERNANDES *et al.*, 1989; ALMEIDA *et al.*, 2014; SANTOS *et al.*, 2021).

Sugerimos que as galhas abandonadas ofertam recursos importantes em *A. nitida*, dependendo do grupo de artrópodes considerado. A própria galha pode representar local de abrigo para esses grupos, fornecendo condições favoráveis que permitam maiores taxas de sobrevivência (CRAWFORD *et al.*, 2007). Como algumas galhas amostradas apresentavam partes de artrópodes e teias, é possível que determinados táxons, a exemplo de aranhas e formigas, utilizem a galha não apenas como abrigo, mas também como local para captura de presas e forrageamento (CRAWFORD *et al.*, 2007). Também é provável que outros táxons utilizem a galha como refúgio de outros artrópodes, facilitando, por exemplo, a fuga de predadores (FUKUI, 2001; YAMAZAKI & SUGIURA, 2008; MARUYAMA *et al.*, 2012). Também encontramos táxons com indivíduos em diferentes estágios de vida, especialmente em Blattodea e Hymenoptera, indicando que galhas abandonadas são refúgios importantes também para oviposição e reprodução. A própria galha por ser constituída por tecidos nutritivos pode estar servindo de recurso alimentar para artrópodes, a exemplo de sugadores de seiva (PILICHOWSKI *et al.*, 2019).

Outros estudos mostraram que os sucessores diferem na escolha de galhas de acordo com o tamanho dessas estruturas, havendo geralmente preferência por galhas maiores (exemplos em YAMAZAKI & SUGIURA, 2008; SANTOS *et al.*, 2017; ALMEIDA *et al.*, 2014; FUNAMOTO *et al.*, 2017; SANTOS *et al.*, 2021). Além disso, Yamazaki e Sugiura (2008), por exemplo, observaram que o diâmetro da galha caulinar induzida pela bactéria *Pantoea agglomerans* foi importante determinante da riqueza e abundância de artrópodes e de guildas tróficas encontradas em *Wisteria floribunda* (Fabaceae). Em relação ao tamanho da galha, nossos resultados corroboram parcialmente nossas hipóteses, pois galhas com maior volume tiveram apenas maior probabilidade de serem ocupadas em comparação com galhas caulinares com menor valor de volume. Porém, ao contrário do esperado, não encontramos

esse mesmo padrão para riqueza e abundância de artrópodes. A ausência de relação entre tamanho e ocupação por diferentes espécies de artrópodes indica que a assembleia de sucessores responde à disponibilidade de habitat, nesse caso a galha abandonada, desconsiderando outros traços associados ao tamanho da galha.

A maior probabilidade de ocupação de galhas de maior tamanho pode estar relacionada ao tamanho corporal dos sucessores, pois galhas maiores possuem maior espaço na câmara galiar interna, podendo assim oferecer maior espaço para ocupação e maior chance de sobrevivência dos ocupantes (FERNANDES *et al.*, 1989; GIANNETTI *et al.*, 2019). Mesmo assim, sugerimos que o tempo de disponibilização da galha nos ramos pode ser mais determinante para ocupação, pois provavelmente as estruturas mais envelhecidas/antigas, por estarem disponíveis há mais tempo, podem ter mais chance de serem ocupadas (SANTOS *et al.*, 2017). Isso pode ser observado devido a presença de machos de formigas nas galhas abandonadas indicando que as colônias estavam em um estágio reprodutivo, indicando que a ocupação se deu há um certo tempo. Também é possível que as diferenças de abundância e riqueza sejam determinadas pela variação do tamanho da abertura que permite a entrada nas galhas abandonadas (observação pessoal), garantindo que artrópodes de diferentes táxons tenham acesso à câmara interna e possam co-ocorrer (PRIEST *et al.*, 2021; NOVAIS *et al.*, 2017; SATOH *et al.*, 2015). Além disso, sugerimos que a abundância e riqueza de artrópodes sejam mais influenciadas pela localização das galhas nos ramos do que pelo tamanho (ARAÚJO *et al.*, 1995; CRAIG *et al.*, 1991). Assim, tais fatores associados à galha caulinar merecem ser investigados nesse sistema em futuros estudos.

O aumento da riqueza e abundância de artrópodes em decorrência da engenharia de ecossistema promovida por galhadores, ou por outros organismos, têm sido frequentemente relatados em outros estudos (LILL, 2003; HENRIQUES *et al.*, 2019; PEREIRA *et al.*, 2020; NOVAIS *et al.*, 2020). Porém, ao contrário do esperado, nossos resultados mostram que a quantidade de galhas abandonadas disponíveis para serem ocupadas nos ramos não afeta a riqueza e abundância de artrópodes, sugerindo que a disponibilidade de habitat, e não qualquer aspecto associado ao número de galhas, molda a estrutura da assembleia de artrópodes sucessores (CRAWFORD *et al.*, 2007). Sugerimos ainda que aspectos associados à qualidade do recurso fornecido pela galha e pelos ramos modificados pela presença de galhas caulianres podem ser usados pelos artrópodes, que selecionam ramos e galhas com condições favoráveis, inclusive no que diz respeito a recursos específicos exigidos pelas espécies de sucessores (ROMERO *et al.*, 2015). Estudos experimentais e identificação taxonômica dos sucessores podem ajudar a compreender quais os possíveis benefícios aos

sucessores de galhas abandonadas e demonstrar como a disponibilidade de abrigos pode ser um importante fator organizador para os artrópodes associados, especialmente a nível de espécie.

Em nosso conjunto de dados a herbivoria foliar não diferiu entre os tratamentos, indicando que a proporção de área consumida por mastigadores, não é influenciada pela presença de galhas caulinares nos ramos, e provavelmente por seus sucessores. Sugerimos que a identidade taxonômica dos artrópodes e a da guilda funcional dos sucessores é essencial para determinar os níveis de herbivoria na planta hospedeira. Esperávamos, por exemplo, que a presença de galhas abandonadas atrairia artrópodes predadores e, conseqüentemente, por efeito indireto, haveria uma redução nas taxas de herbivoria, como têm sido relatado em muitos outros estudos (NAKAMURA & OHGUSHI, 2003; CRUTSINGER & SANDERS, 2005; WETZEL *et al.*, 2016). Porém, embora sucessores sejam comuns nas galhas caulinares abandonadas em *A. nitida*, a exemplo de formigas e aranhas, não confirmamos essa predição em nosso trabalho, ou seja, galhas e, provavelmente seus sucessores não desempenham um papel na dinâmica da assembleia de herbívoros e na herbivoria foliar nesta planta (CRAWFORD *et al.*, 2007). Sugerimos que, para os indivíduos utilizados neste experimento, é possível que a baixa densidade de galhas caulinares abandonadas e a persistência temporal da galha abandonada nos ramos dos indivíduos estudados pode não ter sido suficiente para facilitar a ocupação por sucessores (CRAWFORD *et al.*, 2007; WETZEL *et al.*, 2016; HARVEY *et al.*, 2016). Assim, a abundância dos predadores encontrados provavelmente não é capaz de reduzir expressivamente suas potenciais presas e, desse modo, não gerou efeito aparente na redução da herbivoria foliar experienciada pela planta hospedeira (VIEIRA, 2010; CINTRA, 2015). Também é possível que embora as galhas sejam apontadas como sumidouros metabólicos, podendo modificar a química e fisiologia de suas hospedeiras (NYMAN & JULKUNEN-TIITTO, 2000; CRAWFORD *et al.*, 2007; MARINI-FILHO & FERNANDES, 2012), as folhas dos ramos livres de galhas caulinares e dos ramos com galhas caulinares parecem possuir qualidade nutricional semelhante.

Neste estudo evidenciamos que galhas caulinares abandonadas em *A. nitida* favorecem a ocorrência de diversos artrópodes, e podem ser consideradas engenheiras dos ecossistemas. A fauna de artrópodes associada às galhas caulinares abandonadas incluiu Acari, Arachnida, Coleoptera, Blattodea, Collembola, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Orthoptera, Psocoptera, Thysanoptera, Chilopoda e Diplopoda. De maneira geral, a densidade de galhas caulinares são importantes para os padrões encontrados, e as características da galha caulinar, como diâmetro e volume, são importantes fatores para probabilidade de ocupação, mas a

herbivoria foliar não é afetada pela presença de galha caulinar. Análises químicas de tecidos caulinares galhados e não galhados certamente auxiliarão a entender essas relações em estudos futuros.

BIBLIOGRAFIA

- ALMEIDA, M.F. B.; SANTOS, L.R.; CARNEIRO, M.A. Senescent stem-galls in trees of *Eremanthus erythropappus* as a resource for arboreal ants. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 58, p. 265-272, 2014.
- ARAÚJO, L. M.; LARA, A. C. F.; FERNANDES, G. W. Utilization of *Apion* sp.(Coleoptera Apionidae) galls by an ant community in southeastern Brazil. **Tropical Zoology**, v. 8, n. 2, p. 319-324, 1995.
- CARNEIRO, R.G.S; OLIVEIRA, D. C.; ISAIAS, R. A anatomia do desenvolvimento e a imunocitoquímica revelam a neo-ontogênese dos tecidos foliares de *Psidium myrtoide*s (Myrtaceae) em direção às galhas globóides de *Nothotrioza myrtoidis* (Triozidae). **Plant Cell Reports**, v. 33, n. 12, 2093-2106, 2014.
- CINTRA, F.C.F. Insetos engenheiros de ecossistemas em plantas e seus efeitos indiretos na comunidade de artrópodes. 2015. Dissertação (mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, **Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Belo Horizonte**, 2015.
- COGGAN, N. V.; HAYWARD, M. W.; GIBB, H. A global database and “state of the field” review of research into ecosystem engineering by land animals. **Journal of Animal Ecology**, v. 87, n. 4, p. 974-994, 2018.
- CORNELISSEN, T.; CINTRA, F.; SANTOS, J. C. Shelter-building insects and their role as ecosystem engineers. **Neotropical entomology**, v. 45, n. 1, p. 1-12, 2016.
- CRAIG, T. P. *et al.* Development of the insect community centered on a leaf-bud gall formed by a weevil (Coleoptera: Curculionidae) on *Xylopia aromatica* (Annonaceae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 35, n. 2, p. 311-318, 1991.
- CRAWFORD, K. M.; CRUTSINGER, G. M.; SANDERS, N. J. Host-plant genotypic diversity mediates the distribution of an ecosystem engineer. *Ecology*, v. 88, n. 8, p. 2114-2120, 2007.
- CRUTSINGER, G. M.; SANDERS, N.. Aphid-tending ants affect secondary users in leaf shelters and rates of herbivory on *Salix hookeriana* in a coastal dune habitat. **The American midland naturalist**, v. 154, n. 2, p. 296-304, 2005.
- DEBOUT, G. *et al.* Polydomy in ants: what we know, what we think we know, and what remains to be done. **Biological Journal of the Linnean Society**, v.90, p.319-348, 2007.
- FERNANDES, G. W. *et al.* Ants associated with a coleopterous leaf-bud gall on *Xylopia aromatica* (Annonaceae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v. 91, n. 1, p. 81-87, 1989.
- FRITZ, K. M.; GANGLOFF, M. M.; FEMINELLA, J. W. Habitat modification by the stream macrophyte *Justicia americana* and its effects on biota. **Oecologia**, v. 140, n. 3, p. 388-397, 2004.
- FUKUI, A. Indirect interactions mediated by leaf shelters in animal–plant communities. **Population Ecology**, v. 43, n. 1, p. 31-40, 2001.

FUNAMOTO, D.; SUGIURA, S.. Arthropods associated with fungal galls: do large galls support more abundant and diverse inhabitants?. **The Science of Nature**, v. 104, n. 1, p. 1-6, 2017.

GIANNETTI, D. *et al.* Gall-colonizing ants and their role as plant defenders: from 'bad job' to 'useful service'. **Insects**, v. 10, n. 11, p. 392, 2019.

GRANDEZ-RIOS, J. M.; PIZANGO, C.G.H; DE ARAÚJO, W. S. Insights into Super-host Plant Species of Gallling Insects in the Neotropical Region. **The Open Biology Journal**, v. 8, n. 1, 2020.

HARRIS, M. O.; PITZSCHKE, A.. Plants make galls to accommodate foreigners: some are friends, most are foes. **New Phytologist**, v. 225, n. 5, p. 1852-1872, 2020.

HARVEY, J; A. *et al.* Short-term seasonal habitat facilitation mediated by an insect herbivore. **Basic and Applied Ecology**, v. 17, n. 5, p. 447-454, 2016.

HENRIQUES, N.R. *et al.* Indirect effects of ecosystem engineering by insects in a tropical liana. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 13, n. 3, p. 499-504, 2019.

JONES, C. G.; LAWTON, J. H.; SHACHAK, M. Organisms as ecosystem engineers. Ecosystem management. **Oikos**, v. 69, n. 3, p. 373-386, 1994.

JONES, C.G.; LAWTON, John H.; SHACHAK, Moshe. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. **Ecology**, v. 78, n. 7, p. 1946-1957, 1997.

LANAN, M.. Spatiotemporal resource distribution and foraging strategies of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological news/Osterreichische Gesellschaft fur Entomofaunistik**, v. 20, p. 53, 2014.

LILL, J.T.; MARQUIS, R.J. Ecosystem engineering by caterpillars increases insect herbivore diversity on white oak. **Ecology**, v. 84, n. 3, p. 682-690, 2003.

MANI, M.S. The ecology of plant galls. 1964. Junk. The Hague, The Netherlands.

MARINI-FILHO, O. J.; FERNANDES, G. W. Stem galls drain nutrients and decrease shoot performance in *Diplusodon orbicularis* (Lythraceae). **Arthropod-plant interactions**, v. 6, n. 1, p. 121-128, 2012.

MARUYAMA, P. K. *et al.* Gall-inducing nematodes as ecosystem engineers for arthropods associated with its host plant in the Cerrado of Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 47, n. 2, p. 131-138, 2012.

NAKAMURA, M.; OHGUSHI, T.. Positive and negative effects of leaf shelters on herbivorous insects: linking multiple herbivore species on a willow. **Oecologia**, v. 136, n. 3, p. 445-449, 2003.

NOVAIS, S. *et al.* Ecosystem engineering by leaf-rolling mites enhances arthropod diversity. **The Science of Nature**, v. 107, n. 5, p. 1-6, 2020.

NYMAN, T.; JULKUNEN-TIITTO, R.. Manipulation of the phenolic chemistry of willows by gall-inducing sawflies. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, n. 24, p. 13184-13187, 2000.

OLIVEIRA, D. C. *et al.* Potencialidades morfogênicas de *Copaifera langsdorffii* Desf.(Fabaceae): super-hospedeira de herbívoros galhadores. **Revista de Biologia Neotropical/Journal of Neotropical Biology**, v. 5, n. 1, p. 31-39, 2008.

PEREIRA, C. C. *et al.* Gallers as leaf rollers: ecosystem engineering in a tropical system and its effects on arthropod biodiversity. **Ecological Entomology**, v. 46, n. 2, p. 470-481, 2021.

PILICHOWSKI, S. *et al.* Plant-mediated interaction: a first record of thrips feeding on *Hartigiola annulipes* (Diptera: Cecidomyiidae) galls. **Polish Journal of Ecology**, v. 67, n. 2, p. 168-173, 2019.

PRIEST, G. V. *et al.* Ecosystem engineering in the arboreal realm: heterogeneity of wood-boring beetle cavities and their use by cavity-nesting ants. **Oecologia**, v. 196, n. 2, p. 427-439, 2021.

RAMAN, A. Gall-inducing insects and plants: the induction conundrum. **Current Science**, v. 120, n. 1, p. 66, 2021.

REICHMAN, O. J.; SEABLOOM, E. W. Ecosystem engineering: a trivialized concept? Response from Reichman and Seabloom. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 17, p. 308, 2002.

ROMERO, G. Q. *et al.* Ecosystem engineering effects on species diversity across ecosystems: a meta-analysis. **Biological Reviews**, v. 90, n. 3, p. 877-890, 2015.

ROEDER, K. A.; ROEDER, D. V.; BUJAN, J. Ant thermal tolerance: a review of methods, hypotheses, and sources of variation. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 114, n. 4, p. 459-469, 2021.

SANTOS, E.da S. Entomofauna associada a *Andira nitida*: um primeiro olhar sobre o efeito do tempo e do tamanho da planta nas assembleias. TCC - Trabalho de Conclusão de Curso, Ciências Biológicas (U. E. Penedo), **UFAL, Campus Arapiraca, Unidade Educacional PENEDO**, 2022

SANTOS, J. C.; MARUYAMA, P.; FERNANDES, G. W. Vacant rooms? The secondary use of stem-galls by ants in *Eremanthus erythropappus* (Asteraceae). **Journal of Environmental Analysis and Progress**, v. 6, n. 2, p. 108-112, 2021.

SANTOS, L. R; FEITOSA, R; CARNEIRO, M. A. The role of senescent stem-galls over arboreal ant communities structure in *Eremanthus erythropappus* (DC.) MacLeish (Asteraceae) trees. **Sociobiology**, v. 64, n. 1, p. 7-13, 2017.

SANTOS, M. G. *et al.* Ant fauna associated with *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota (Polypodiaceae) fern galls. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 63, p. 101-103, 2019.

SANTOS, L. R; The role of senescent stem-galls over arboreal ant communities structure in *Eremanthus erythropappus* (DC.) MacLeish (Asteraceae) trees. **Sociobiology**, v. 64, n. 1, p. 7-13, 2017.

SANVER, D.; HAWKINS, B.A. Galls as habitats: the inquiline communities of insect galls. **Basic and Applied Ecology**, v. 1, n. 1, p. 3-11, 2000.

SHORTHOUSE, J. D.; WOOL, D.; RAMAN, Anantanarayanan. Gall-inducing insects—Nature's most sophisticated herbivores. **Basic and Applied Ecology**, v. 6, n. 5, p. 407-411, 2005.

SILVA, E. A. M.; URSO-GUIMARÃES, M.V. New records and expansion of the geographic distribution of gall inducers of the family Cecidomyiidae (Diptera) associated to *Andira* Lam.(Fabaceae) species in Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 65, 2021.

TEAM, R CORE. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, **Vienna**. 2022.

VIEIRA, C. Engenheiros dos ecossistemas em plantas: modificações arquiteturais de folhas por lagartas de Lepidoptera influenciam a estrutura de comunidades de artrópodes. 2010. 85 f. Dissertação (mestrado) - **Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas**, 2010.

WANG, H. G; MARQUIS, R. J.; BAER, C. S. Both host plant and ecosystem engineer identity influence leaf-tie impacts on the arthropod community of *Quercus*. **Ecology**, v. 93, n. 10, p. 2186-2197, 2012.

WETZEL, W. C. *et al.* Ecosystem engineering by a gall-forming wasp indirectly suppresses diversity and density of herbivores on oak trees. **Ecology**, v. 97, n. 2, p. 427-438, 2016.

YAMAZAKI, K.; SUGIURA, S. Arthropods associated with bacterium galls on wisteria. *Applied entomology and zoology*, v. 43, n. 2, p. 191-196, 2008. PEREIRA, Cássio Cardoso *et al.* Subtle structures with not-so-subtle functions: A data set of arthropod constructs and their host plants. **Ecology**, v. 103, n. 4, p. e3639, 2022.

CONCLUSÃO GERAL

Nesse trabalho estudamos a assembleia de artrópodes associados a espécie hospedeira *Andira nitida*, destacando a ocorrência e co-ocorrência de herbívoros, e abordando a influência dos traços funcionais foliares e da engenharia de ecossistema nos padrões encontrados. Descrevemos a sequência temporal no estabelecimento e desenvolvimento de herbívoros foliares, e a ocorrência e co-ocorrência entre tipos e guildas de herbívoros foliares. Além disso, verificamos a frequência de ocorrência de galhas caulinares, seu papel no fornecimentos de abrigos para artrópodes sucessores e na ocorrência de herbivoria foliar por mastigadores.

Observamos que a herbivoria por mastigadores, minadores e galhadores (por seis morfótipos) é um fenômeno frequente em folhas de indivíduos de *A. nitida*. Essas guildas são comuns e ocorrem simultaneamente nas folhas. Porém, assim como esperado, há sequência temporal no estabelecimento e desenvolvimento de herbívoros em folhas de *A. nitida*, sendo o pico de ocorrência em momentos próximos ao brotamento foliar, indicando uma preferência por folhas jovens. A galha lenticular-extralaminar e mastigadores são os primeiros herbívoros a se estabelecerem nas folhas, seguidos de galhas fusiforme, clavada e globosa -pilosa, e por último, por galhas globosa-adaxial, globosa-abaxial e por minadores. Verificamos uma tendência de co-ocorrência aleatória, mas também identificamos co-ocorrência positiva e negativa entre pares de herbívoros. Diferente do esperado, os traços funcionais foi pouco determinante para ocorrência de herbívoros foliares.

Em nosso segundo capítulo, também evidenciamos elevada frequência de ocorrência de galhas caulinares nos ramos de indivíduos de *A. nitida*, encontrando evidências de que galhas caulinares abandonadas são ocupadas por organismos sucessores. Hymenoptera foi o grupo mais comum, seguido de Acari e Araneae. A densidade de galhas caulinares abandonadas foi determinante para o número de galhas ocupadas, mesmo não afetando a riqueza e abundância dos artrópodes. O tamanho da galha aumentou a probabilidade de ocupação das galhas em nível de ramo e de galha, mas não afetou a riqueza e abundância de artrópodes. Não identificamos diferença entre os tratamentos para herbivoria foliar por mastigadores.

Diante dos resultados apresentados, identificamos baixa influência dos traços funcionais e nenhuma influência das galhas caulinares abandonadas na herbivoria foliar em *A. nitida*. Observamos que existe uma diferenciação no uso da folha, tanto de espaço quanto de tempo, o que leva à formação de diferentes pares de espécies co-ocorrentes. A utilização

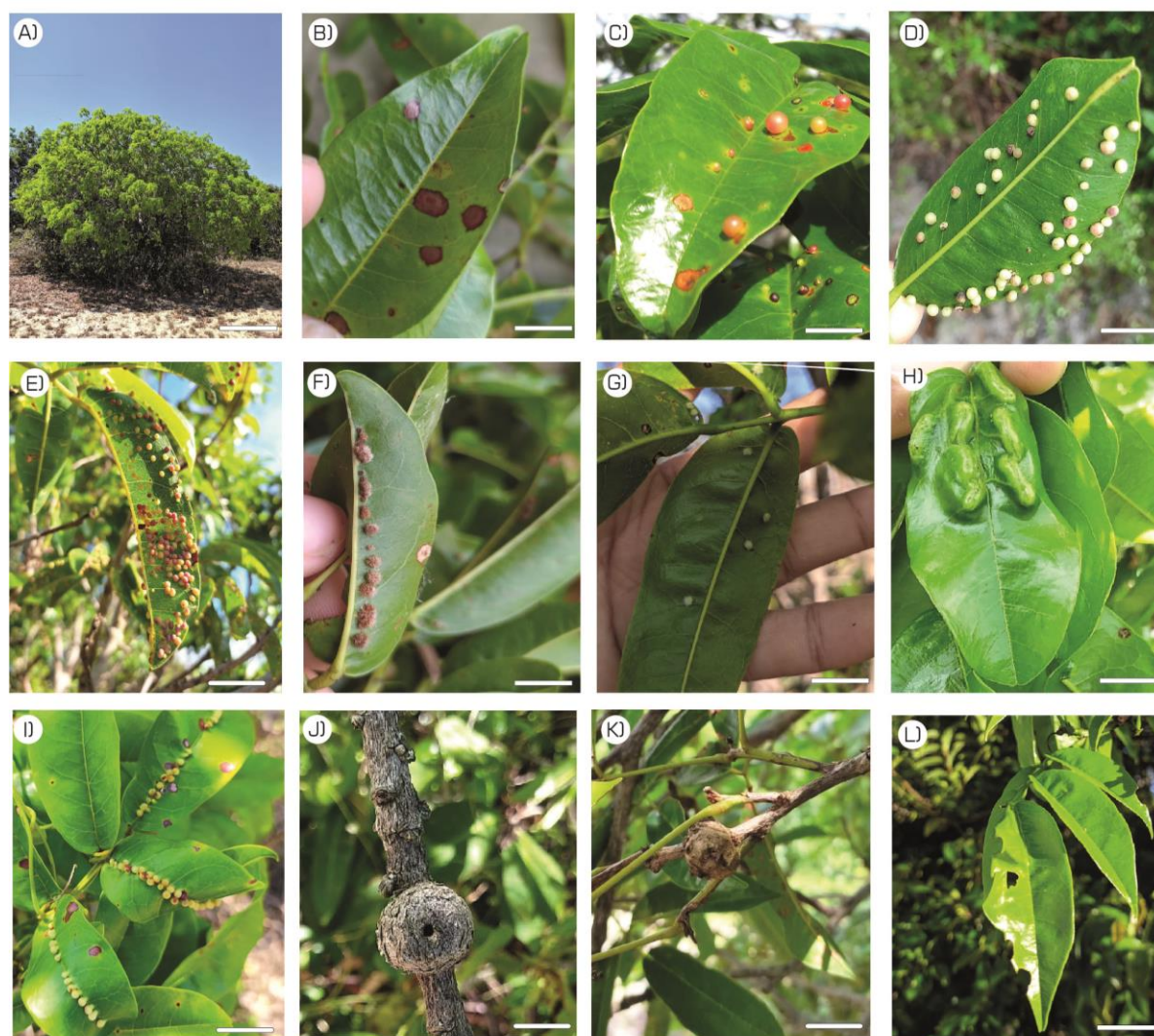
diferenciada de recursos, é considerada essencial para a co-ocorrência dessas espécies e, portanto, para promover a diversidade nesse sistema. Apesar dos padrões de co-ocorrência negativos e positivos encontrados, não há evidências de que a presença de galhas facilite ou beneficie o estabelecimento de outros herbívoros, ou vice-versa. Em relação às galhas caulinares, nossos resultados apontaram que a densidade de galhas nos ramos possibilita o fornecimento de abrigos para representantes da assembleia de artrópodes associadas a *A. nitida*. Dessa forma, pode-se afirmar que o modo de vida das espécies de herbívoros estudados, juntamente com os fatores de disponibilidade de recursos definem os padrões encontrados.

Em última análise, outros mecanismos potenciais não podem ser ignorados, incluindo fenologia da planta e interação indiretas, que podem contribuir para os padrões de ocorrência e co-ocorrência encontrados neste trabalho. Assim, o estudo futuros sobre a dinâmica temporal/sazonal de co-ocorrência, tanto de presença/ausência, quanto de abundância, nessa assembleia; além de informações sobre identidade taxonômica dos herbívoros; e avaliação precisa da distribuição espacial dos herbívoros na lâmina foliar, incluindo os folíolos, podem revelar novos *insights* sobre os processos ecológicos que conduzem a ocorrência e co-ocorrência dessas insetos herbívoros em folha de *A. nitida*. Além disso, abordagens experimentais são necessárias para confirmar o papel das galhas caulinares, abandonadas e vivas, na assembleia de artrópodes estudada.

MATÉRIAL SUPLEMENTAR



Figura S1- Área de estudo. A-B) Destaque para o fragmento vegetacional onde os procedimentos de campo foram realizados. C) Enchentes recentes ocorridas na APA da Marituba do Peixe, AL.



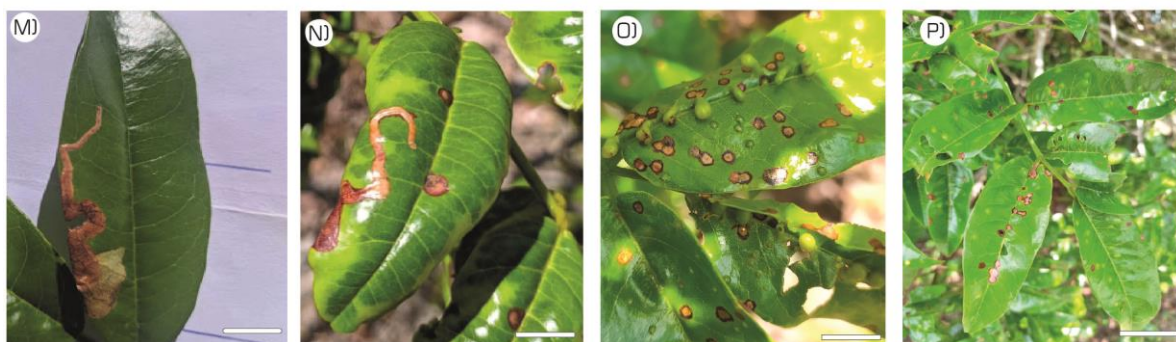


Figura S2 - Sistema de estudo incluindo herbivoria por galhadores, mastigadores e minadores em indivíduos de *Andira nitida* encontrados na APA da Marituba do Peixe, AL. (Escala = 1 cm). A) Indivíduo de *A. nitida* com folhas novas. B) Galha lenticular-extralaminar. C) Galha globosa-adaxial. D-E) Galha globosa-abaxial. F-G) Galha globosa-pilosa. H) Galha fusiforme. I) Galha clavada. J-K) Galha globosa-caulinar. L) Danos por mastigadores. M-N) Danos por minadores. O) Folha com danos simultâneos por galhas lenticular-extralaminar e clavada, e danos por mastigadores. P) Folha com danos simultâneos por galha lenticular-extralaminar e danos por mastigadores.

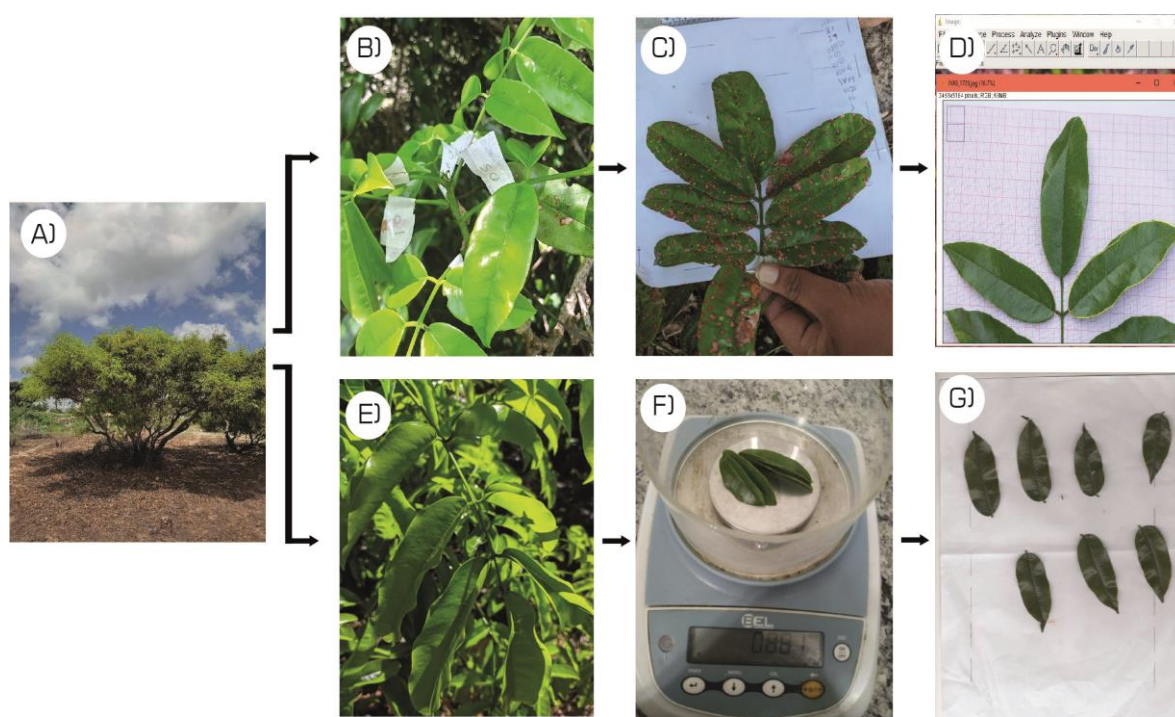


Figura S3- Representação simplificada dos procedimentos de campo e de laboratório adotados para monitoramento das folhas (A-D) e aferição dos traços funcionais foliares (A, F-G). A) Seleção 30 indivíduos de *Andira nitida* apresentando a mesma fenofase. Monitoramento das folhas: B) Seleção e identificação de 10 folhas novas totalmente expandidas e sem danos aparentes; C) Inspeção visual semanal durante o período de cinco meses. D) Aferição da área foliar e da área foliar consumida utilizando o software *ImageJ*. Traços funcionais foliares: E) Coleta de até 10 folhas maduras e sem danos aparentes por herbívoros. F) Pesagem de folhas frescas (sem pecíolo) para determinação da massa fresca G) (o mesmo procedimento foi adotado para determinação da massa seca após secagem em estufa); e H) Digitalização das folhas para posterior mensuração da área foliar (cm²).

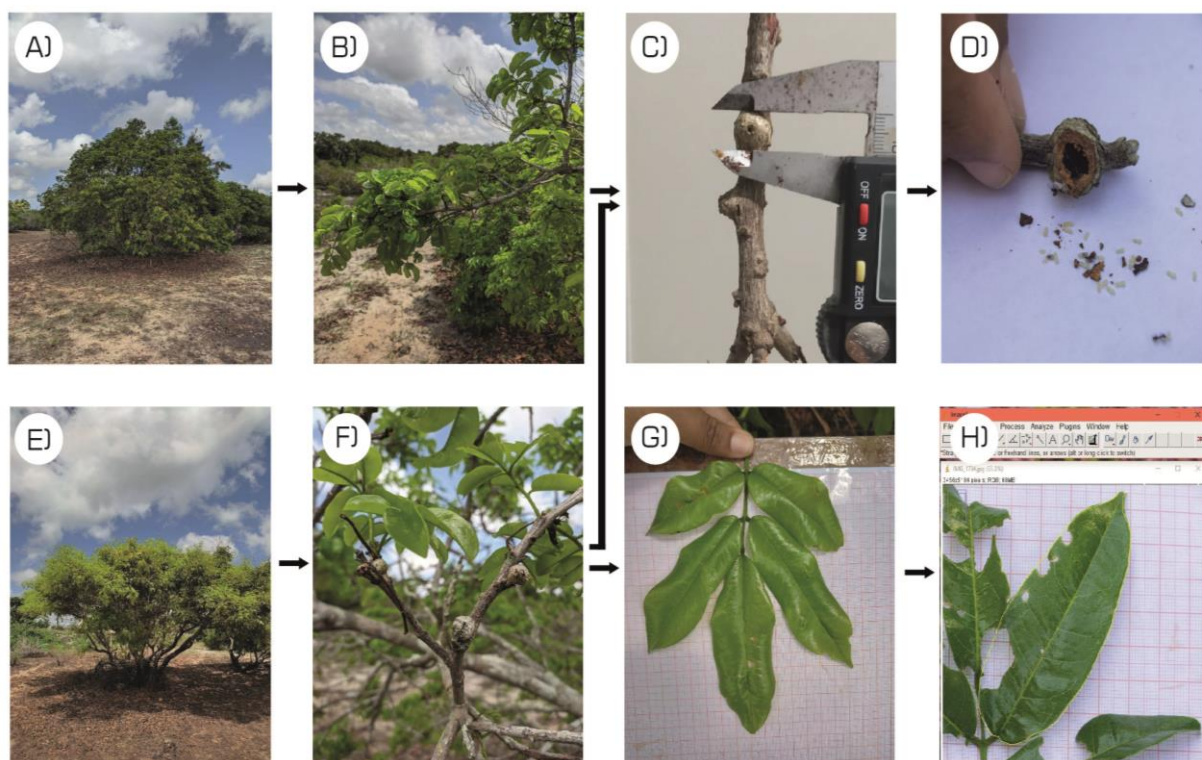


Figura S4- Representação simplificada dos procedimentos de campo e de laboratório adotados para determinação da frequência de ocorrência de galhas caulinares, seu papel como engenheira de ecossistema (A-D) e seus efeitos na hebrivoria foliar (E-H). Frequência de ocorrência e ocupação d e galhas caulinares: A) Seleção 30 indivíduos de *A. nitida*; B) Inspeção aleatoria de 15 ramos de cada indivíduo para coleta ativa de galhas caulinares; C) Medição de diâmetro da galha para posterior cálculo de volume; D) Secção das galhas caulinares abandonadas para identificação de ocupação e registro de abundancia e riqueza de sucessores. Galhas caulinares e herbivoria foliar: E) Seleção de 30 indivíduos de *A. nitida* e divisão em dois grupos (G1 e G2). F) Marcação de folhas 10 folhas novas em ramos do G1 e do G2. G) Inspeção visual das folhas semanalmente durante o período de três meses; H) Medição de área foliar e área foliar perdida por ação de mastigadores no software *ImageJ*. No final do experimento as galhas caulinares do Ramo 1 do G1 foram coletadas, medidas (C) e seccionadas (D).

Tabela S1- Resultados do modelo de probabilidade de co-ocorrência de pares de tipos de herbívoros foliares de *A. nitida*, amostrados na APA da Marituba do Peixe, AL. Obs: ‘Sp1’ e ‘Sp2’ representam os tipos de herbívoros do par em questão; Cooc. Obs, Cooc.prob e Cooc.exp representam o número de locais onde as espécies co-ocorrem, a probabilidade de co-ocorrência do par de herbívoros e o número de sítios esperados onde ambos co-ocorrem, respectivamente; P/t e Pgt indicam se houve uma co-ocorrência significativamente negativa ou positiva entre o par de herbívoros, respectivamente.

Sp1	Sp2	Co-oc.obs	Co-oc.prob	Co-oc.exp	P/t	Pgt
Lenticular extralaminar	Clavado	16	0.053	15.5	1.00000	0.59782
Lenticular-extralaminar	Globosa-adaxial	141	0.468	136.7	1.00000	0.00235
Lenticular-extralaminar	Globosa-abaxial	43	0.143	41.7	1.00000	0.23329
Lenticular-extralaminar	Globosa-pilosa	39	0.149	43.6	0.00058	0.99996
Lenticular-extralaminar	Fusiformes	93	0.315	92.1	0.8495	0.39441
Lenticular-extralaminar	Minador	71	0.236	68.8	1.00000	0.07825
Lenticular-extralaminar	Mastigador	261	0.876	255.9	1.00000	0.00003
Clavado	Globosa-adaxial	10	0.026	7.7	0.92382	0.18082
Clavado	Globosa-abaxial	8	0.008	2.4	0.99992	0.00062
Clavado	Globosa-pilosa	4	0.008	2.5	0.91895	0.22021
Clavado	Fusiforme	6	0.018	5.2	0.76533	0.42493
Clavado	Minador	4	0.013	3.9	0.65701	0.57424
Clavado	Mastigador	15	0.05	14.5	0.80951	0.53322
Globosa-adaxial	Globosa-abaxial	28	0.071	20.8	0.99491	0.01276
Globosa-adaxial	Globosa-pilosa	21	0.074	21.7	0.47089	0.6544
Globosa-adaxial	Fusiforme	43	0.157	45.9	0.27668	0.80037
Globosa-adaxial	Minador	47	0.117	34.3	0.99986	0.0004
Globosa-adaxial	Mastigador	133	0.437	127.5	0.99253	0.0218
Globosa-abaxial	Globosa-pilosa	10	0.023	6.6	0.95655	0.0978
Globosa-abaxial	Fusiforme	22	0.048	14	0.99828	0.00482
Globosa-abaxial	Minador	11	0.036	10.5	0.66319	0.48376
Globosa-abaxial	Mastigador	40	0.133	38.9	0.81625	0.38261
Globosa-pilosa	Fusiforme	14	0.05	14.6	0.48627	0.64877
Globosa-pilosa	Minador	10	0.037	10.9	0.44258	0.70118
Globosa-pilosa	Mastigador	36	0.139	40.7	0.01559	0.99561
Fusiforme	Minador	22	0.079	23.1	0.43415	0.67668
Fusiforme	Mastigador	85	0.294	85.9	0.42665	0.72645
Minador	Mastigador	67	0.22	64.2	0.94447	0.14097