

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre

Jeruza Campos Araújo Ribeiro

**SEGREGAÇÃO ESPACIAL E HERBIVORIA MEDIADA PELO SEXO EM C.
PACHYSTACHYA, UMA ESPÉCIE RECÉM-CHEGADA AO CAMPO RUPESTRE**

Belo Horizonte

2024

Jeruza Campos Araújo Ribeiro

**SEGREGAÇÃO ESPACIAL E HERBIVORIA MEDIADA PELO SEXO EM C.
PACHYSTACHYA, UMA ESPÉCIE RECÉM-CHEGADA AO CAMPO RUPESTRE**

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

Orientador: Dr. Geraldo Wilson Fernandes

Coorientador: Dr. Leticia Ramos

Belo Horizonte

2024

043

Ribeiro, Jeruza Campos Araújo.

Segregação espacial e herbivoria mediada pelo sexo em *C. pachystachya*, uma espécie recém-chegada ao campo rupestre [manuscrito] / Jeruza Campos Araújo Ribeiro. – 2024.

30 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Dr. Geraldo Wilson Fernandes. Coorientador: Dr. Leticia Ramos. Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

1. Ecologia. 2. Cecropia (Planta). 3. Herbivoria. 4. Defesa vegetal. 5. Dispersão Vegetal. I. Fernandes, Geraldo Wilson. II. Ramos, Leticia. III. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU: 502.7



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE



Ata da Defesa de Dissertação

Nº 459
Entrada: 2021/2

Jeruza Campos Araújo Ribeiro

No dia 24 de maio de 2024, às 09:30 horas, por vídeoconferência, teve lugar a defesa de dissertação de mestrado no Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, de autoria do(a) mestrando(a) Jeruza Campos Araújo Ribeiro, orientando(a) do Professor Geraldo Wilson Afonso Fernandes, intitulada: “**Segregação espacial e herbivoria mediada pelo sexo em *C. pachystachya*, uma espécie recém-chegada ao campo rupestre**”. Abrindo a sessão, o(a) Presidente da Comissão, Doutor(a) Geraldo Wilson Afonso Fernandes, após dar a conhecer aos presentes o teor das normas regulamentares do trabalho final, passou a palavra para o(a) candidato(a) para apresentação de seu trabalho. Estiveram presentes a Banca Examinadora composta pelos Doutores: Marcilio Fagundes (UNIMONTES), Milton Barbosa da Silva Junior (UFMG) e demais convidados. Seguiu-se a arguição pelos examinadores, com a respectiva defesa do(a) candidato(a). Após a arguição, apenas os senhores examinadores permaneceram no recinto para avaliação e deliberação acerca do resultado final, sendo a decisão da banca pela:

Aprovação da dissertação, com eventuais correções mínimas e entrega de versão final pelo orientador diretamente à Secretaria do Programa, no prazo máximo de 30 dias;

Reprovação da dissertação (marcar se é a primeira ou segunda reprovação): *primeira reprovação segunda reprovação

*Conforme o disposto no Artigo 80 da Resolução Complementar do CEPE/UFMG Nº 02/2017, de 04 de julho de 2017, caso seja a primeira reprovação, poderá ser concedido, a critério do Colegiado de Curso, um prazo para a realização de nova defesa de tese.

Nada mais havendo a tratar, o Presidente da Comissão encerrou a reunião e lavrou a presente ata, que será assinada por todos os membros participantes da Comissão Examinadora.

Belo Horizonte, 24 de maio de 2024.

Assinaturas dos Membros da Banca Examinadora



Documento assinado eletronicamente por **Marcilio Fagundes, Usuário Externo**, em 28/05/2024, às 16:30, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Milton Barbosa da Silva Junior, Usuário Externo**, em 28/05/2024, às 17:04, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Geraldo Wilson Afonso Fernandes, Professor do Magistério Superior**, em 07/06/2024, às 10:44, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **3269841** e o código CRC **6A1A17F7**.

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre

FOLHA DE APROVAÇÃO

Dissertação submetida à Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE, como requisito para obtenção do grau de Mestre em ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E MANEJO DA VIDA SILVESTRE

Prof. Dr. Geraldo Wilson Fernandes
UFMG

Prof. Dr. Marcilio Fagundes
UNIMONTES

Prof. Dr. Milton Barbosa da Silva Junior
UFMG

Belo Horizonte, 24 de maio de 2024.

AGRADECIMENTOS

A realização das nossas buscas pessoais é fruto de uma construção coletiva, que envolve muitas mãos e mentes. Agradeço primeiramente àqueles “autores” mais próximos, cuja colaboração diária permitiu a concretização deste sonho. Ao meu companheiro Bruno, e aos filhotes Lua e Tales por todo amor, apoio e suporte nessa jornada. Aos meus pais Tânia e Wallace, por me ensinarem que os limites são mentais, e que a persistência é irmã da conquista. Aos meus irmãos, Maíra, Lucas e Júlia, por todas as conversas e ajudas no processo. E agradeço a todos os amigos que estiveram ao meu lado na construção deste trabalho, em especial à Neide, que é grande amiga e mãezona, e durante toda minha trajetória acadêmica me deu todo seu apoio e carinho.

Ao meu orientador, professor Geraldo Wilson Fernandes, grande pesquisador, com quem tive a honra e oportunidade de aprender mais sobre o mundo natural. À minha coorientadora, Letícia Ramos, por me acompanhar num tema tão fascinante e complexo e pelo apoio em todas as etapas da pesquisa.

Aos colegas que me auxiliaram em campo e laboratório: à Letícia Ramos, Yumi Oki, Irene Gélvez-Zuñiga, Júlio Cesar Santiago, Daniel Ribeiro, Kleber Felipe, Cátia, Lucas, Fernanda, Cesar, Helena, Marcos, a participação de todos foi fundamental. E de modo mais geral, à toda equipe do Laboratório de Ecologia Evolutiva e Biodiversidade – LEEB. Por fim, ao Projeto PELD - Campo Rupestre da Serra do Cipó, financiado pela CNPq e Fapemig pelo suporte financeiro, tão necessário.

O cuidado flui naturalmente se o “eu” é ampliado e aprofundado de modo que a proteção da natureza livre seja sentida e concebida como a proteção de nós mesmos [...] (Naess *apud* Capra, 2002, p. 29).

RESUMO

Fatores estressantes do habitat e diferenças na alocação reprodutiva representam frequentemente mecanismos importantes que influenciam a distribuição diferencial entre gêneros em populações de espécies dióicas de plantas. O sexo das plantas pode afetar as taxas de herbivoria e a expressão dos mecanismos de defesa vegetal. Este estudo investiga a distribuição de indivíduos masculinos e femininos da espécie dióica *Cecropia pachystachya* em uma área de campo rupestre recém colonizado, bem como sua interação com a comunidade de insetos herbívoros. Foram analisadas diferenças intersexuais nas taxas de herbivoria foliar e na expressão de defesas físicas nas folhas. Foi observado um maior número de indivíduos femininos próximos ao ambiente mais úmido, enquanto a maior parte dos indivíduos masculinos foram encontrados em áreas mais secas, corroborando a hipótese da distribuição diferencial dos sexos. Além disso, plantas do sexo masculino apresentaram maior percentual de herbivoria foliar em comparação com plantas femininas. A densidade de tricomas e a espessura foliar também variaram com o sexo da planta. Plantas femininas apresentaram defesas físicas mais robustas do que plantas masculinas. Em síntese, este estudo reforça que as taxas de herbivoria foliar e a expressão de defesas físicas na espécie *C. pachystachya* no campo rupestre da Serra do Cipó são influenciadas pelo sexo da planta.

Palavras-chave: partição de nicho; defesas mecânicas; *Cecropia pachystachya*; Serra do Cipó.

ABSTRACT

Habitat stressors and differences in reproductive allocation often represent important mechanisms influencing differential distribution among genders in populations of dioecious plant species. Plant sex can affect herbivory rates and the expression of plant defense mechanisms. This study investigates the distribution of male and female individuals of the dioecious species *Cecropia pachystachya* in a recently colonized rocky field area, as well as their interaction with the herbivorous insect community. Intersexual differences in leaf herbivory rates and the expression of physical defenses on leaves were analyzed. A higher number of female individuals were found near the damper environment, while most male individuals were found in drier areas, corroborating the hypothesis of differential sex distribution. Additionally, male plants exhibited a higher percentage of leaf herbivory compared to female plants. Trichome density and leaf thickness also varied with plant sex. Female plants showed more robust physical defenses than male plants. In summary, this study reinforces that leaf herbivory rates and the expression of physical defenses in the species *C. pachystachya* in the rocky field of the Serra do Cipó are influenced by plant sex.

Keywords: niche partitioning; mechanical defenses; *Cecropia pachystachya*; Serra do Cipó.

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1 - Recrutamento da espécie *C. pachystachya* no ambiente xérico do Campo Rupestre, Reserva Natural Vellozia, Serra do Cipó-MG 13
- FIGURA 2 - a) Fotografia da face abaxial do limbo foliar de *C. pachystachya*; b) montagem de lâminas histológicas sobrepostas, contendo corte do limbo foliar; c) imagem digital da face abaxial do limbo foliar de *C. pachystachya* 15
- FIGURA 3 - Mapa de localização dos indivíduos femininos e masculinos de *C. pachystachya* na Reserva Vellozia. As linha representam as medidas de distância de cada indivíduo ao centro da área úmida, Serra do Cipó, Brasil. 17
- FIGURA 4 - a) Distância (m) do curso d'água dos indivíduos femininos e masculinos da espécie *C. pachystachya* (means \pm 1 SE) , as barras. b) Variação do percentual de herbivoria foliar entre plantas femininas e masculinas na espécie *C. pachystachya* (means \pm 1 SE). 18
- FIGURA 5- a) Variação da densidade de tricomas entre plantas femininas e masculinas na espécie *C. pachystachya* (means \pm 1 SE). b) Variação da espessura foliar entre indivíduos femininos e masculinos em *C. pachystachya* (means \pm 1 SE)..... 19

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	13
2.1 Sistema de estudo	13
2.2 Área de estudo	14
2.3 Coleta de dados	14
2.4 Análise de dados	16
3 RESULTADOS.....	16
4 DISCUSSÃO	20
REFERÊNCIAS	25

1 INTRODUÇÃO

Diversos fatores atuam sinergicamente ou aditivamente moldando a distribuição das plantas no ambiente, e conseqüentemente, impactam as interações das plantas com outros grupos de organismos, como os insetos (Fernandes *et al.*, 1992; Ramos *et al.*, 2019; Robinson *et al.*, 2023). Do mesmo modo, as características do habitat, como a disponibilidade hídrica e nutricional dos solos, a intensidade da radiação e temperatura, também atuam influenciando as taxas de consumo dos tecidos vegetais (Fernandes; Price 1992; Ramos *et al.*, 2022; Ribeiro *et al.*, 2021). Similarmente, inúmeras características intrínsecas da espécie também podem afetar as taxas de herbivoria, como por exemplo o desenvolvimento ontogenético da planta (Obeso, 2002; Ochoa-López *et al.*, 2015), os tipos de defesa vegetal (defesas físicas e químicas, constitutivas e induzidas) (Silva *et al.*, 2021; Vega-Frutisa *et al.*, 2012), biótipos resistentes ou tolerantes (Campbell *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2015) e até mesmo o sexo da planta hospedeira (Ashman 2002; Campbell *et al.*, 2014; Cornelissen; Stiling 2005; Johnson *et al.*, 2015; Vega-Frutisa *et al.*, 2012).

De outro modo, espécies de plantas dióicas podem exibir distribuição diferencial no hábitat, apresentando segregação espacial dos gêneros, influenciada pela umidade (Barrett; Hough 2013; Fernandes *et al.*, 2014; Liu; Korpelainen, 2021). Os indivíduos femininos tendem a predominar em ambientes mais úmidos e mais ricos em nutrientes, enquanto os indivíduos masculinos são mais comuns em ambientes áridos e menos férteis (Barrett; Hough 2013; Bierzychudek; Eckhart, 1988; Liu; Korpelainen, 2021). Nesse sentido, um investimento diferencial dos sexos na alocação de recursos para a reprodução (Obeso, 2002) pode refletir em diferentes respostas fisiológicas às características do habitat (Juvany; Munné-Bosch, 2015), resultando na segregação espacial dos sexos (Barrett; Hough, 2013; Bierzychudek; Eckhart 1988). De modo geral, as plantas femininas alocam mais recursos em eventos reprodutivos em comparação com plantas masculinas, necessitando de maior aporte de água e nutrientes para produção e maturação de frutos e sementes (Boecklen; Hoffman 1993; Charnov, 2020; Obeso, 2002). Esse maior investimento reprodutivo das plantas femininas pode resultar em uma pressão seletiva diferencial entre gêneros, ocasionando uma menor adaptabilidade das plantas femininas em habitats estressantes (Barrett; Hough, 2013; Bierzychudek; Eckhart 1988; Liu; Korpelainen, 2021).

Nessa linha, a hipótese da herbivoria com viés sexual sugere que alguns herbívoros podem apresentar preferências por plantas masculinas, às quais tendem a apresentar menos defesas do que as plantas femininas (Cornelissen; Stiling 2005; Vega-Frutisa *et al.*, 2012).

Maiores taxas de herbivoria em indivíduos masculinos têm sido reportadas para várias espécies de plantas dióicas, a exemplo: *Ephedra trifurca* (Boecklen; Hoffman, 1993), o arbusto *Salix lasiolepis* (Boecklen *et al.*, 1990), *Baccharis concinna* (Carneiro *et al.*, 2005), *Salix cinerea* (Alliende; Harper, 1989), e *Populus deltoides* (He *et al.*, 2022). As variações nas taxas de herbivoria entre gêneros estão geralmente relacionadas a uma maior expressão de características defensivas nas plantas femininas (Cornelissen; Stiling, 2005). O maior consumo de tecidos em indivíduos masculinos tem sido considerado como uma força de pressão seletiva que exerce forte influência na evolução da dioecia (Ashman, 2002).

As principais funções das plantas (sobrevivência, crescimento, defesa e reprodução) competem diretamente por uma gama limitada de recursos (Obeso, 2002). Desse modo, as funções das plantas estão interligadas por relações restritivas (Herms; Mattson, 1992), de forma que o aumento na alocação de recursos em uma função resulta na diminuição de recursos disponíveis para outra, implicando em um *trade-off* entre os principais traços da história de vida das plantas (Herms; Mattson, 1992; Juvany; Munné-Bosch, 2015; Obeso 2002). Assim, plantas dióicas em geral diferem em uma série de características morfológicas, fisiológicas e de história de vida (Barrett; Hough 2013; Juvany; Munné-Bosch 2015). Essas variações refletem padrões dimórficos na alocação de recursos para a reprodução (Barrett; Hough 2013; Cornelissen; Stiling 2005; Obeso, 2002).

As plantas podem apresentar diferentes mecanismos de resposta em função da pressão seletiva exercida por herbívoros, podendo ser classificadas como tolerantes (os danos causados não interferem no crescimento e desempenho) ou resistentes (existe a produção de defesas que visam evitar ou reduzir a herbivoria) (Campbell *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2015; Mauricio, 2000). A resistência, por sua vez, pode ser constitutiva (ocorre independentemente do dano herbívoro) ou induzida (é ativada mediante o dano herbívoro), e expressar-se diretamente como defesas químicas ou físicas (Agrawal; Fishbein, 2006), ou indiretamente através de associações mutualísticas (Vega-Frutisa *et al.*, 2012). De acordo com Agrawal e Fishbein (2006), há uma combinação de características defensivas nas plantas que atuam de forma sinérgica, formando as chamadas síndromes de defesa. Essas síndromes são moldadas pela interação das plantas com fatores seletivos bióticos (*top-down*), como a herbivoria, e abióticos (*bottom-up*), como características do habitat (Agrawal; Fishbein 2006).

Os atributos morfoanatômicos foliares desempenham múltiplas funções na planta, incluindo defesa contra herbívoros (Dourado *et al.*, 2016; Hanleya *et al.*, 2007; Woodman; Fernandes 1991). A espinescência, pubescência e esclerofilia consistem em caracteres morfológicos que atuam como importantes defesas mecânicas anti-herbivoria (Fernandes 1984;

Hanleya *et al.*, 2007; Lucas *et al.*, 2000; Mello; Silva-Filho 2002). Esses caracteres representam importantes preditores da suscetibilidade das plantas ao ataque por herbívoros (Carmona *et al.*, 2011). No entanto, estas mesmas características podem atuar como barreiras que impedem o ganho excessivo de calor e perda excessiva de água (Agrawal; Fishbein 2006; Hanleya *et al.*, 2007; Woodman; Fernandes 1991). Assim, a distribuição espacial no ambiente e o sexo das plantas podem atuar sinergicamente moldando as estratégias de defesa e consequentemente o ataque de insetos herbívoros.

Cecropia pachystachya é uma árvore dióica típica das florestas tropicais da América Central e da América do Sul (Del Val; Dirzo, 2003). Apresenta grande importância nas comunidades biológicas onde ocorre, visto que possui uma extensa rede de interações interespecíficas (Martins, 2013; Novais *et al.*, 2015). Uma das interações mais reportadas para o gênero *Cecropia* é o mutualismo com formigas do gênero *Azteca*, que em troca de alimento e abrigo resulta na proteção das plantas pela formiga contra o ataque de herbívoros e patógenos (Gomes *et al.*, 2021). Observações casuais indicam um enorme recrutamento da *C. pachystachya* no ecossistema de Campo Rupestre da Serra do Cipó (GWF, Pers. Obs.). As características ambientais dos habitats florestais originalmente ocupados pela espécie (Berg; Rosselli, 2005) são radicalmente distintas das fisionomias essencialmente abertas e rochosas do campo rupestre (Fernandes *et al.*, 2016a). Nesse contexto, a espécie *C. pachystachya* pode ser considerada invasora deste ambiente, inclusive com potenciais impactos negativos no funcionamento do ecossistema considerando seus diferentes atributos funcionais e fenológicos (GWF, Pers. Obs.).

A colonização do ambiente xérico do Campo Rupestre por *C. pachystachya* teve início com o asfaltamento da rodovia MG-010 que ocorreu entre 2003 e 2004 (GWF, Pers. Obs.). A pavimentação de rodovias no campo rupestre da Serra do Cipó tem promovido alterações substanciais nas características químicas do solo, e tem sido apontada como mecanismo facilitador do estabelecimento de muitas espécies invasoras (Barbosa *et al.*, 2010). A espécie *C. pachystachya* era encontrada previamente apenas na orla de matas ciliares e de capões, matas semidecíduas e nas clareiras situadas junto a vertentes ou cursos d'água da região (Martins, 2009). A ampliação da área de distribuição de *C. pachystachya* pode representar grave ameaça às comunidades de plantas que compõem o mosaico de habitats xéricos e méxicos do campo rupestre (Fernandes *et al.*, 2016a; Fernandes *et al.*, 2024a; Negreiros *et al.*, 2014; Silveira *et al.*, 2016). Com este cenário da recente ampliação da distribuição de *C. pachystachya* para as áreas xéricas, torna-se urgente a realização de estudos para entender o reflexo desta espécie no funcionamento do ecossistema e interações ecológicas locais. Assim, estudos que investigam o

padrão de distribuição da espécie, bem como as interações interespecíficas entre insetos e planta são fundamentais para formulação de estratégias de manejo para *C. pachystachya* no já ameaçado campo rupestre (Fernandes *et al.*, 2020).

Neste sentido, o objetivo geral deste estudo foi investigar a distribuição espacial e ocupação da espécie *C. pachystachya* em uma área de campo rupestre recém-colonizado, além de compreender a interação dessa espécie com a comunidade de insetos herbívoros neste novo ambiente. Especificamente, este trabalho investiga os padrões de distribuição dos indivíduos masculinos e femininos de *C. pachystachya* no habitat, diferenças nas taxas de herbivoria foliar entre os sexos, presença de defesas físicas anti-herbivoria nas folhas e variações nas taxas de herbivoria no gradiente edáfico. Para tanto, foram testadas três hipóteses:

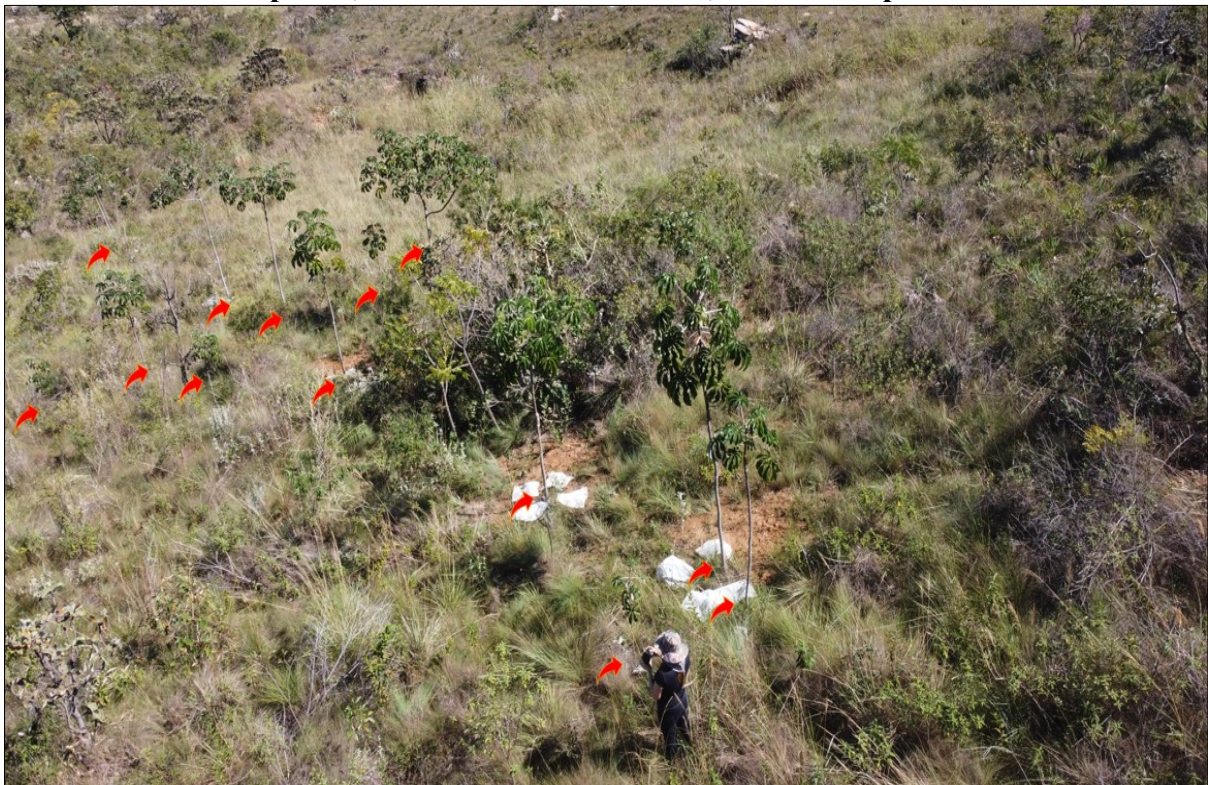
- a) Hipótese de distribuição diferencial dos sexos, segundo a qual espera-se encontrar maior presença de indivíduos femininos próximos aos ambientes úmidos;
- b) Hipótese da herbivoria com viés sexual, segundo a qual espera-se encontrar maiores taxas de herbivoria em indivíduos masculinos do que em indivíduos femininos, enquanto indivíduos femininos apresentam defesas estruturais (tricomas e espessura foliar) mais robustas e;
- c) Hipótese de estresse, segundo a qual espera-se encontrar uma correlação positiva entre as taxas de herbivoria e a distância da água.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Sistema de estudo

Cecropia pachystachya Trécul (Urticaceae) é uma espécie pioneira, comumente encontrada em estágios iniciais de sucessão, especialmente em áreas de regeneração secundária, onde clareiras se formam em ambientes florestais (Berg; Rosselli, 2005). Tipicamente, essas árvores têm porte pequeno a médio, variando de cinco a vinte metros de altura, com um diâmetro do tronco de 15 a 25 centímetros (Berg; Rosselli, 2005). Na América do Sul, a espécie ocorre naturalmente no nordeste da Argentina, leste do Paraguai e Brasil (Carvalho, 2006). No Brasil, *C. pachystachya* é amplamente distribuída e desempenha um papel ecológico importante, crescendo rapidamente e contribuindo para a fertilização do solo através da alta produção de biomassa foliar (Martins, 2013). *Cecropia pachystachya* é mirmecófita e dióica, com floração entre dezembro e fevereiro e frutificação entre maio e junho em Minas Gerais (Brandão; Gavilanes, 1990). A espécie *C. pachystachya* têm ampliado sua área de distribuição para o Campo Rupestre, gerando preocupação em torno do seu efeito potencialmente prejudicial neste ecossistema (Figura 1).

Figura 1 - Recrutamento da espécie *C. pachystachya* no ambiente xérico do Campo Rupestre, Reserva Natural Vellozia, Serra do Cipó-MG



Fonte: Resultados da pesquisa.

2.2 Área de estudo

O estudo foi desenvolvido na Reserva Natural Vellozia (19°17'46"S, 43°35'28"W), altitude em torno de 1200 m, localizada na Serra do Cipó, porção sul da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais, Brasil. O clima regional é mesotérmico (Cwb) na classificação Köppen e marcadamente sazonal. Apresenta duas estações bem definidas: com verões quentes e chuvosos (entre novembro e abril) e invernos secos e frios (entre maio e outubro), com precipitação média anual de 1500 mm (Madeira; Fernandes, 1999). A Reserva está localizada no ecossistema de campo rupestre, em áreas caracterizadas pela alta heterogeneidade de habitats e pela presença de afloramentos de rochas quartzíticas, que moldam a vegetação predominantemente herbácea/arbustiva e altamente heterogênea (Fernandes, 2016a). Os complexos vegetacionais do campo rupestre possuem grande valor para conservação, abrigando enorme biodiversidade e um elevado número de espécies endêmicas (Carvalho *et al.*, 2012; Fernandes *et al.*, 2020; Silveira *et al.*, 2016). Os solos da região são predominantemente de origem quartzítica, altamente inférteis e com elevados níveis de alumínio, favorecendo a ocorrência de espécies vegetais especializadas em condições de elevada escassez de recursos edáficos (Barbosa *et al.*, 2010; Carvalho *et al.*, 2012; Negreiros *et al.*, 2009).

2.3 Coleta de dados

Para testar a distribuição diferencial dos sexos, foram registradas as coordenadas geográficas de todos os indivíduos adultos de *C. pachystachya* presentes na Reserva Vellozia. Foram encontrados 48 indivíduos com maturidade reprodutiva, sendo 20 plantas do sexo masculino e 28 do sexo feminino. Todos os indivíduos foram mapeados; em seguida, foi medida a distância ao curso d'água mais próximo de cada indivíduo. O mapa e as distâncias individuais de cada planta ao centro da área úmida foram produzidos no software QGIS versão 3.28.12. O Sistema de Referências de Coordenadas (SRC) utilizado foi o SIRGAS 2000/UTM zone 23S, tendo como unidade o metro.

Foram avaliadas as marcas deixadas por insetos mastigadores de vida livre em folhas completamente expandidas. As principais ordens de insetos que compoem essa guilda alimentar são Orthoptera, Lepdopitera e Coleoptera (Novotny *et al.*, 2010). Para avaliar se existem diferenças entre os sexos nas taxas de herbivoria foliar, dez folhas completamente expandidas foram aleatoriamente retiradas de cada indivíduo estudado (n= 48), totalizando 480 folhas. Em seguida, o material foi herborizado e fotografado com câmera Canon T6I. Posteriormente, as

imagens foram calibradas em 1 cm e as medidas de área foliar e área consumida por herbívoros foram realizadas por meio do software ImageJ 1.6.0 (Rasband, 1997). A herbivoria foi determinada como a porcentagem de área removida, dada pela fórmula: $\text{Herbivoria} = (\text{área consumida} / \text{área total foliar}) * 100$.

Para avaliar a existência de diferenças intersexuais na expressão de defesas mecânicas, foram coletados dados de espessura foliar e densidade de tricomas. A espessura foliar foi medida com um micrômetro digital Mitutoyo (mm), realizando quatro medições em cada folha, sempre no lóbulo central, em cinco folhas escolhidas aleatoriamente por planta. Para medir a densidade de tricomas, empregou-se uma adaptação da metodologia proposta por Gomes *et al.* (2021). Foram realizados cortes do limbo foliar, que, posteriormente, foram acondicionados entre duas lâminas histológicas sobrepostas. Foi confeccionada uma lâmina por folha, de três folhas por planta, sempre no lóbulo central do limbo foliar (Figura 2). Posteriormente, as lâminas da epiderme foliar foram fotografadas e os tricomas foram contados com o auxílio do software ImageJ. A contagem de tricomas foi feita em cinco quadrículas de 10 mm² por folha, totalizando uma área de 50 mm² por folha, de três folhas por planta. Para estimar a densidade de tricomas, foi calculado o número médio de tricomas (utilizando as cinco áreas de 10 mm²); em seguida, calculada a média por planta (n = 3 folhas/ 48 indivíduos).

Figura 2 - a) Fotografia da face abaxial do limbo foliar de *C. pachystachya*; b) montagem de lâminas histológicas sobrepostas, contendo corte do limbo foliar; c) imagem digital da face abaxial do limbo foliar de *C. pachystachya*



Fonte: Resultados da pesquisa.

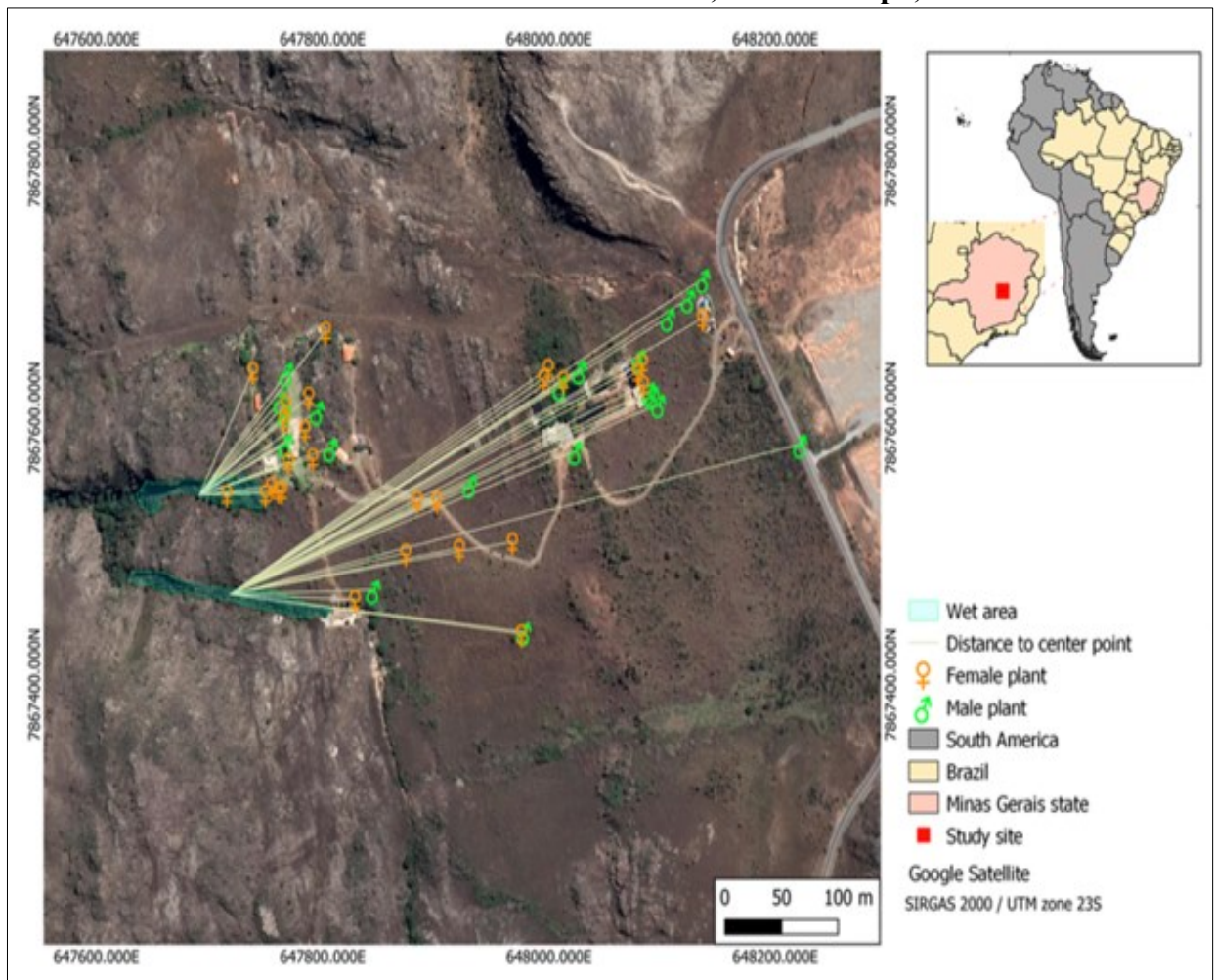
2.4 Análise de dados

Para avaliar a distribuição diferencial das plantas masculinas e femininas na paisagem foi utilizado o Modelo Linear Generalizado (GLM) com distribuição normal. O sexo das plantas foi utilizado como variável explicativa e a distância do curso d'água como variável resposta. Para avaliar se as taxas de herbivoria por insetos variou entre plantas masculinas e femininas, foram construídos Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM) com distribuição binomial negativa. Neste modelo, o sexo das plantas foi usado como variável explicativa e a proporção de área removida pelos herbívoros como variável resposta. Similarmente, para avaliar se a média de herbivoria por indivíduo varia pela distância do curso d'água e pelo sexo das plantas, foi construído um GLM com distribuição normal. Neste modelo, foi utilizada a interação da distância do curso d'água e o sexo das plantas como variáveis explicativas, enquanto a média de herbivoria foi considerada como variável resposta. Para responder se a espessura foliar (esclerofilia) varia entre indivíduos masculinos e femininos da planta, foi construído um GLMM com distribuição binomial negativa, onde o sexo foi utilizado como variável explicativa e a espessura foliar como variável resposta. Por fim, para avaliar se a densidade de tricomas varia entre indivíduos masculinos e femininos, foi construído um GLM com distribuição normal, onde o gênero das plantas foi a variável explicativa e a densidade de tricomas a variável resposta. Em todos os modelos, GLM e GLMM, os indivíduos foram considerados como fator de efeito aleatório. Os modelos foram testados com Análise de Variância (ANOVA) e considerados significativos quando $p < 0,05$. Todos os GLMM foram realizados utilizando o pacote 'lme4' no ambiente R (R Core Team, 2023).

3 RESULTADOS

A distância do curso d'água afetou significativamente a distribuição das plantas na paisagem ($F = 5,93$ $P = 0,018$). A distância média das plantas do curso d'água foi de 170m. Ainda, 51% dos indivíduos femininos estavam localizados a menos de 100m do curso d'água, enquanto 65% das plantas masculinas estavam distribuídas a uma distância maior que 100m (Figura 3 e Figura 4a).

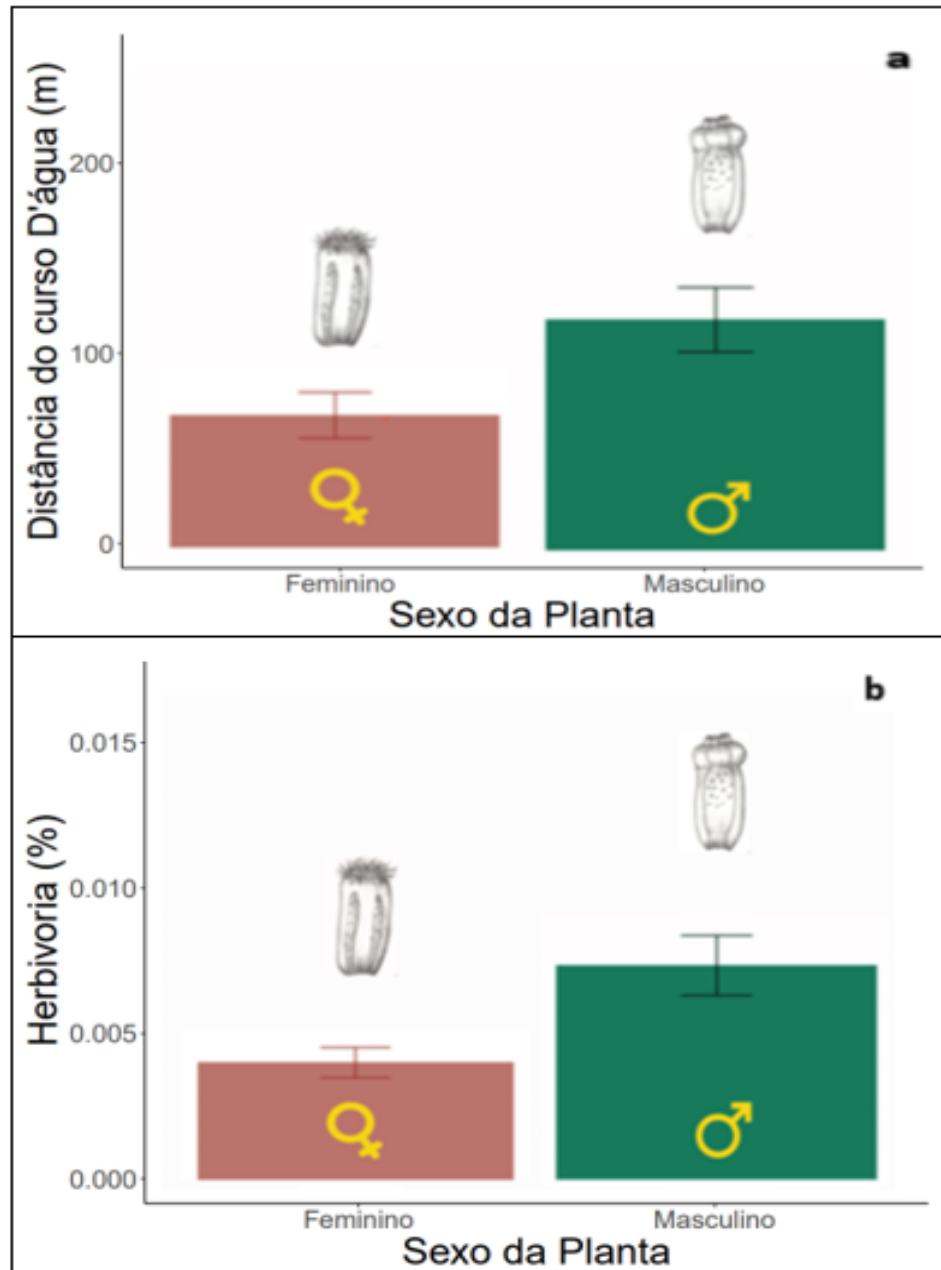
Figura 3 - Mapa de localização dos indivíduos femininos e masculinos de *C. pachystachya* na Reserva Vellozia. As linha representam as medidas de distância de cada indivíduo ao centro da área úmida, Serra do Cipó, Brasil



Fonte: Resultados da pesquisa.

A proporção da área foliar removida por insetos herbívoros variou entre os gêneros de *C. pachystachya* ($\chi^2 = 4,2436$, $N = 2$, $p = 0,0394$), com maior remoção de tecido foliar em indivíduos masculinos em comparação aos indivíduos femininos. A taxa média de herbivoria em plantas masculinas foi de 0.015%, enquanto em plantas femininas foi de 0.007% (Figura 4b). No entanto, não foi observada diferença estatística na proporção de área consumida entre indivíduos quando avaliados pela distância do curso d'água ($p > 0.05$), indicando que o sexo da planta foi o principal mediador do ataque de insetos herbívoros em *C. pachystachya*.

Figura 4 - a) Distância (m) do curso d'água dos indivíduos femininos e masculinos da espécie *C. pachystachya* (means \pm 1 SE), as barras. b) Variação do percentual de herbivoria foliar entre plantas femininas e masculinas na espécie *C. pachystachya* (means \pm 1 SE)



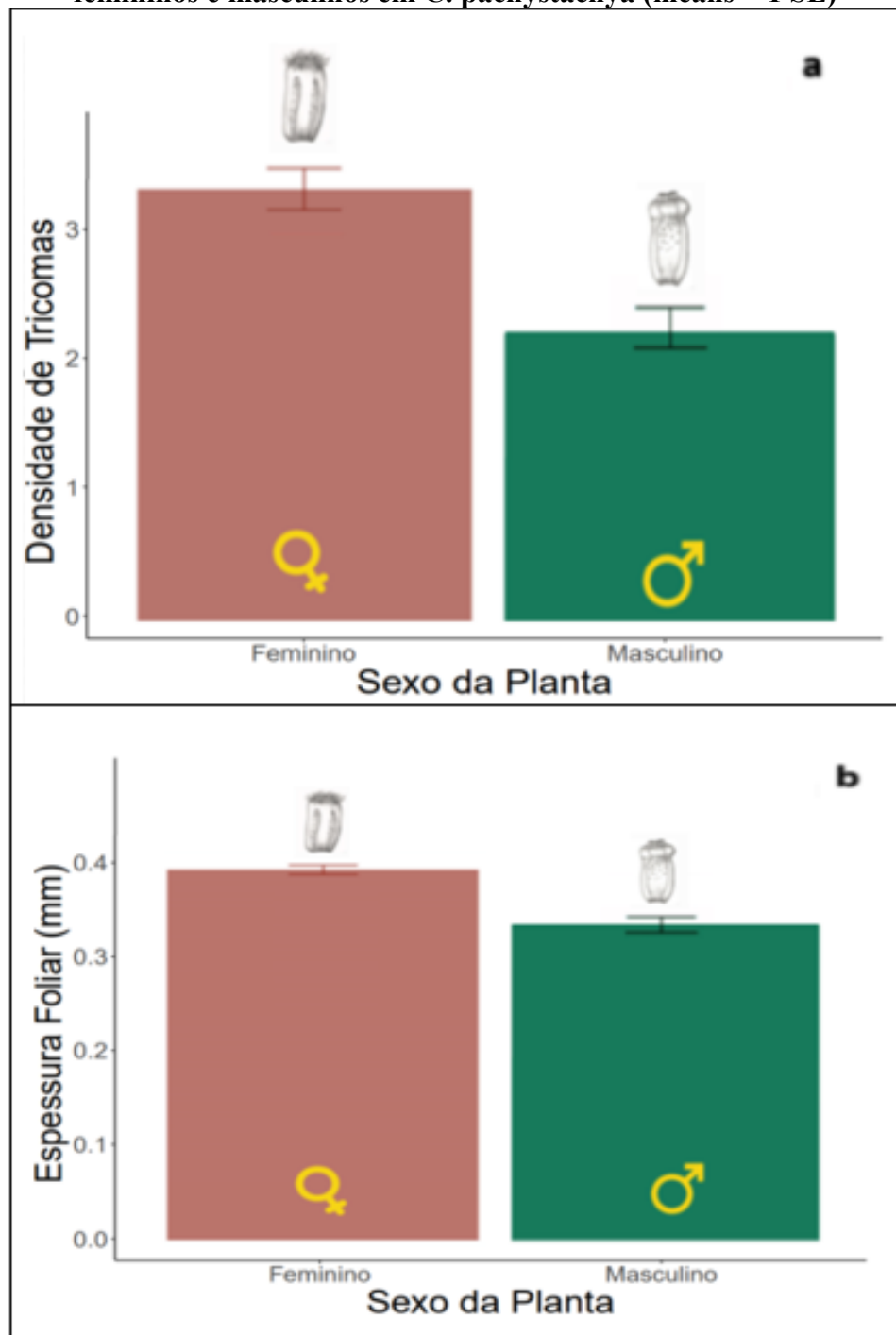
Fonte: Resultados da pesquisa.

O número de tricomas variou entre os gêneros de *C. pachystachya* ($F = 24.5$, $p < 0,001$), com indivíduos femininos apresentando maior densidade de tricomas (Figura 5a) comparados com indivíduos masculinos. A densidade média de tricomas foi superior em plantas femininas (3.32 ± 0.16) do que em plantas masculinas (2.27 ± 0.11).

Similarmente, a espessura foliar também variou ($F = 40.7$, $p < 0,001$), com as plantas femininas apresentando folhas mais espessas (mais esclerófilas) (0.45 ± 0.005) do que plantas

masculinas (0.40 ± 0.005) (Fig. 5b). Ou seja, plantas femininas apresentaram defesas físicas (tricomas, espessura foliar) superior a plantas masculinas.

Figura 5- a) Variação da densidade de tricomas entre plantas femininas e masculinas na espécie *C. pachystachya* (means \pm 1 SE). b) Variação da espessura foliar entre indivíduos femininos e masculinos em *C. pachystachya* (means \pm 1 SE)



Fonte: Resultados da pesquisa.

4 DISCUSSÃO

Neste estudo, foi avaliada a hipótese de segregação espacial dos sexos na espécie dióica *C. pachystachya* (Barrett; Hough, 2013; Bierzychudek; Eckhart, 1988). Foi examinada a distribuição espacial dos indivíduos femininos e masculinos ao longo de um gradiente de umidade em uma área recém-colonizada de campo rupestre. Foi observada uma clara variação na distribuição espacial mediada pelo sexo de *C. pachystachya* no gradiente de umidade. Houve uma maior concentração de indivíduos femininos mais próximos aos cursos d'água, enquanto os indivíduos masculinos foram mais abundantes no ambiente xérico.

Grande parte dos estudos que abordam a segregação espacial dos sexos em plantas dióicas tem demonstrado que plantas masculinas ocorrem com maior frequência em habitats áridos, enquanto plantas femininas em geral ocupam habitats com recursos mais abundantes (Barrett; Hough, 2013; Bierzychudek; Eckhart 1988; Juvany; Munné-Bosch, 2015). A distribuição diferencial dos sexos em microhabitats distintos tem sido frequentemente relacionada às diferenças sexuais na alocação de recursos para a reprodução. Assim, as plantas femininas necessitam de mais água e nutrientes para produção e maturação de sementes e frutos, justificando o fato de serem mais comuns em ambientes com maior disponibilidade de recursos (Charnov, 2020; Obeso, 2002).

Essa demanda variável de recursos para reprodução pode resultar em uma menor adaptabilidade das plantas femininas em habitats menos favoráveis, nos quais os indivíduos masculinos tendem a prevalecer (Hultine *et al.*, 2016; Mesgaram *et al.*, 2019). A segregação espacial pode ser reforçada pela especialização fisiológica e morfológica de cada sexo em diferentes micro-habitats (Juvany; Munné-Bosch, 2015), já que os indivíduos masculinos de espécies dióicas geralmente são menos sensíveis ao aumento da aridez do que as plantas femininas (Hultine *et al.*, 2016). Desse modo, a segregação espacial dos sexos em plantas dióicas é resultado da seleção natural, mediada pelas características do habitat e pelas particularidades da história de vida dos morfos sexuais (Barrett; Hough, 2013).

Cecropia pachystachya é uma espécie pioneira característica de habitats florestais (Berg; Rosselli, 2005), ou seja, ambientes com maior umidade dos solos e temperatura mais amena. A presença da espécie no ambiente nutricionalmente pobre e seco do campo rupestre (Negreiros *et al.*, 2009) pode representar um evento singular de expansão do nicho da espécie, o que pode colocar em risco o funcionamento do ecossistema rupestre e sua flora e fauna associados. Neste contexto, este estudo reporta pela primeira vez o padrão de distribuição da espécie em um habitat recém-colonizado de campo rupestre, fornecendo informações para que

mais estudos sobre as estratégias utilizadas pela espécie e impactos no novo habitat ocupado sejam realizados.

A predominância de plantas masculinas de *C. pachystachya* em habitats xéricos, e de plantas femininas em habitats mais úmidos ou com maior disponibilidade de recursos em um curto intervalo de tempo, pode ser resultante da rápida capacidade de adaptação da espécie a diferentes condições de recursos (Barrett; Hough, 2013; Juvany; Munné-Bosch 2015; Mesgaran *et al.*, 2019). Um estudo realizado com a espécie dióica *Populus deltoides* submetida a seca moderada e severa demonstrou respostas dimórficas de gênero à escassez hídrica, com plantas masculinas apresentando melhor desempenho quando submetidas ao estresse hídrico (He *et al.*, 2022). Outro estudo realizado com um arbusto dióico endêmico do semiárido da Austrália, *Maireana pyramidata* (Chenopodiaceae), demonstrou que a alocação reprodutiva em termos de biomassa alocada para flores e frutos foi nove vezes maior em plantas femininas. O maior investimento reprodutivo das plantas femininas na espécie *M. pyramidata* foi relacionado ao uso menos conservador da água durante o evento reprodutivo (Leigh; Nicotra, 2003).

Embora não se conheça as estratégias ecofisiológicas e plasticidades diferenciais dos indivíduos masculinos e femininos de *C. pachystachya*, a distribuição segregada das formas sexuais da espécie pode ser reflexo da elevada demanda de água e nutrientes das plantas femininas para reprodução (Barrett; Hough 2013; Charnov, 2020; Obeso, 2002). No estado de Minas Gerais, a espécie *C. pachystachya* apresenta floração entre dezembro e fevereiro e frutificação entre maio e junho (Brandão; Gavilanes, 1990). Assim, após a floração, as plantas femininas de *C. pachystachya* investem recursos na maturação dos embriões e frutos. No campo rupestre, o final da frutificação coincide com o período de estiagem que é marcado por severa escassez hídrica .

Neste contexto, a elevada demanda de recursos das plantas femininas para reprodução pode dificultar sua sobrevivência nos habitats xéricos do campo rupestre. Além disso, nossos dados corroboram a revisão de Liu e Korpelainen (2021), que indica que espécies de plantas dióicas apresentam especialização sexual em diferentes habitats, resultando em uma diferenciação de nicho. Os autores ressaltam que a segregação espacial em habitats heterogêneos pode ser explicada pela alocação diferencial de recursos entre gêneros, ou pela maior sensibilidade das plantas femininas à escassez hídrica (Liu; Korpelainen, 2021). Resultados semelhantes foram observados para a espécie *Amaioua guianensis* (Rubiaceae) em uma área de cerrado (Amorim; Oliveira, 2006), onde foi constatada segregação espacial dos morfos sexuais.

As variações na proporção da área foliar removida por herbívoros entre os gêneros na

espécie *C. pachystachya*, com as plantas masculinas apresentando um maior percentual de dano em comparação com as plantas femininas corroboram a hipótese da herbivoria mediada pelo sexo (Ashman 2002; Cornelissen; Stiling, 2005). Também foi demonstrado que os indivíduos femininos apresentam defesas mecânicas mais robustas quando comparadas com os indivíduos masculinos, exibindo maior densidade de tricomas e epiderme foliar mais espessa. Entretanto, a distância do curso d'água não afetou as taxas de consumo pelos herbívoros, mesmo quando os sexos foram considerados separadamente.

Um grande número de estudos tem investigado como os sistemas sexuais das plantas podem afetar a taxa de consumo pelos insetos herbívoros (Ashman 2002; Campbell *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2015; Vega-Frutisa *et al.*, 2012). Maiores taxas de herbivoria em indivíduos masculinos têm sido reportadas para várias espécies de plantas dióicas, a exemplo: *Ephedra trifurca* (Boecklen; Hoffman, 1993), o arbusto *Salix lasiolepis* (Boecklen *et al.*, 1990), *Baccharis concinna* (Carneiro *et al.*, 2005), *Salix cinerea* (Alliende; Harper, 1989), e *Populus deltoides* (He *et al.*, 2022). Diferentes sínteses sobre a herbivoria com viés sexual em plantas dióicas sugerem a existência de um padrão, onde há uma predileção dos insetos herbívoros por plantas masculinas, que em geral estão menos defendidas do que plantas femininas (Ashman 2002; Vega-Frutisa *et al.*, 2012).

Os danos causados pela herbivoria podem ser potencializados em face do elevado investimento as plantas femininas em múltiplos ciclos reprodutivos (Barrett; Hough, 2013). Isso pode resultar na diminuição da capacidade das plantas fêmeas de adquirir recursos para atender à alta demanda, devido à perda de tecido fotossintético (Obeso, 2002). Por conseguinte, é justificada uma alocação dimórfica de gênero em características defensivas (Ashman, 2002; Vega-Frutisa *et al.*, 2012). Os resultados encontrados em *C. pachystachya* estão de acordo com aqueles encontrados por Ashman (2002) e Cornelissen e Stiling (2005), nos quais o padrão mais comumente observado é o de que as plantas femininas tendem a investir mais em defesas e, conseqüentemente, são menos consumidas do que plantas masculinas coespecíficas.

Embora muitos estudos tenham avaliado e corroborado que plantas femininas também são mais defendidas por compostos químicos (Campbell *et al.*, 2014; Johnson *et al.*, 2015; He *et al.*, 2022), não abordamos este aspecto no presente estudo. Por outro lado, os atributos morfológicos foliares, apesar de representarem importantes preditores da suscetibilidade das plantas à herbivoria (Carmona *et al.*, 2010; Fernandes 1994; Hanleya *et al.*, 2007; Lucas *et al.*, 2000; Mello; Silva-Filho, 2002), tem recebido menor atenção. Neste estudo, foi registrado o maior investimento das plantas femininas em atributos morfológicos foliares que podem resultar em menores taxas de consumo para a espécie estudada.

Neste estudo foi observado taxas muito baixas de herbivoria, menos de 1% da área total. Em geral, as taxas médias de remoção de tecidos em espécies tropicais é entorno de 11% a 15% do tecido foliar (Coley; Barone 1996; Robinson *et al.*, 2023). Diante disso, é provável que o consumo dos herbívoros não seja o único fator que induza a expressão destas defesas, ou que no campo rupestre as relações entre herbívoro e planta possam ser diferentes. Os atributos morfológicos representam barreiras mecânicas antiherbivoria, mas também atuam como barreiras físicas que evitam o ganho excessivo de calor e a perda excessiva de água (Agrawal; Fishbein 2006; Hanleya *et al.*, 2007; Woodman; Fernandes 1991).

Muitos estudos realizados com espécies dióicas apontam para um uso menos conservador da água das plantas femininas durante eventos reprodutivos (He *et al.*, 2022;

Hultine *et al.*, 2016; Leigh; Nicotra 2003; Leigh; Nicotra, 2003). Dessa forma, plantas femininas apresentam maior sensibilidade ao estresse hídrico do que plantas masculinas (Juvany; Munné-Bosch, 2015; Liu; Korpelainen, 2021). Portanto, a maior densidade de tricomas e espessamento da epiderme foliar observadas neste estudo podem representar uma estratégia das plantas femininas para evitar a desidratação, que, de forma indireta, está se refletindo nas taxas de herbivoria.

As plantas apresentam plasticidade fenotípica tanto em resposta às características do habitat, quanto ao ataque herbívoro. A expressão de defesas mecânicas consiste em uma estratégia altamente funcional em ambos os casos (Hanley *et al.*, 2007). Desse modo, estudos complementares que avaliem comparativamente as taxas de herbivoria, ecofisiologia e eventos reprodutivos no ambiente original e no campo rupestre para a espécie *C.pachystachya* oferecem uma oportunidade única para entender as pressões seletivas e de adaptabilidade de espécies nativas potencialmente invasoras.

Outro fator de grande relevância a ser observado é que a ocorrência de *C. pachystachya* no campo rupestre estava anteriormente restrita a habitats específicos, como orlas de matas ciliares e de capões, matas semidecíduas e clareiras situadas junto a vertentes ou cursos d'água da região (Martins, 2009; GWF, dados não publicados). No entanto, o estabelecimento da espécie no ambiente xérico pode representar um estressor adicional para a funcionalidade do campo rupestre. *Cecropia pachystachya* é uma espécie pioneira (Berg; Rosselli, 2005) que cresce rapidamente e contribui para a fertilização do solo através da alta produção de biomassa foliar (Martins, 2013). Dessa forma, a presença de *C. pachystachya* no campo rupestre pode contribuir para fertilização dos solos naturalmente pobres desse ecossistema. Além disso, características da história de vida da espécie, como rápido crescimento, curta fase juvenil e eventos reprodutivos anuais com elevada produção de sementes, pode suplantam a capacidade

competitiva da flora local. Diante disso, é imprescindível esclarecer os mecanismos que facilitam o estabelecimento da espécie nos ambientes xéricos.

REFERÊNCIAS

- AGRAWAL, Anurag A.; FISHBEIN, Mark. Plant defense syndromes. **Ecology**, v. 87, n. 1, p. 132-149, 2006. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[132:PDS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[132:PDS]2.0.CO;2).
- ALIENDE, M. C.; HARPER, J. L. Demographic studies of a dioecious tree. I. Colonization, sex, and age structure in a population of *Salix cinerea*. **Journal of Ecology**, v. 77, n. 4, p. 1029-1047, 1989. DOI: <https://doi.org/10.2307/2260821>.
- AMORIM, Felipe Wanderley; OLIVEIRA, Paulo Eeugênio. Sexual structure and reproductive ecology of *Amaioua guianensis* Aubl. (Rubiaceae), a dioecious species from cerrado forest formations. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 29, n. 3, p. 353-362, 2006.
- ASHMAN, T. L. The role of herbivores in the evolution of separate sexes from hermaphroditism. **Ecology**, v. 83, n. 5, p. 1175-1184, 2002. DOI: <https://doi.org/10.2307/3071932>.
- BARBOSA, Newton P. *et al.* Distribution of non-native invasive species and soil properties in proximity to paved roads and unpaved roads in a quartzitic mountainous grassland of southeastern Brazil (rupestrian fields). **Biological Invasions**, v. 12, p. 3745-3755, 2010.
- BARRETT, Spencer C.; HOUGH, Josh Sexual dimorphism in flowering plants. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 1, p. 67-82, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ers308>.
- BERG, Cornelis C.; ROSSELLI, Pilar Franco; DAVIDSON, Diane W. Cecropia. **Flora Neotropica**, v. 94, n. 1, p. 1-230, 2005. DOI: <https://www.jstor.org/stable/4393938>
- BIERZYCHUDEK, Paulette; ECKHART, Vicente. Spatial segregation of the sexes of dioecious plants. **The American Naturalist**, v. 132, n. 1, p. 34-43, 1988.
- BOECKLEN, William J.; HOFFMAN, M. Timm. Sex-biased herbivory in *Ephedra trifurca*: the importance of sex-by-environment interactions. **Oecologia**, v. 96, n. 1, p. 49-55, 1993. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00318030>.
- BOECKLEN, William J.; PRICE, Peter W.; MOPPER, Susan. Sex and drugs and herbivores: sex-biased herbivory in arroyo willow (*Salix lasiolepis*). **Ecology**, v. 71, n. 2, p. 581-588, 1990. DOI: <https://doi.org/10.2307/1940311>.
- BRANDÃO, Mitzi; GAVILANES, Manuel Losada. Mais uma contribuição para o conhecimento da Cadeia do Espinhaço em Minas Gerais (Serra da Piedade) II. **Daphne**, v. 1, n. 1, p. 26-43, 1990.
- CAMPBELL, Stuart *et al.* Plant mating systems affect adaptive plasticity in response to herbivory. **The Plant Journal**, v. 78, p. 481-490, 2014. Disponível em: DOI: <https://doi.org/10.1111/tpj.12492>.
- CARMONA, Diego; LAJEUNESSE, Marc J.; JOHNSON, Marc T. Plant traits that predict resistance to herbivores. **Functional Ecology**, v. 25, n. 2, p. 358-367, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01794.x>. Acesso em: 22 abr. 2024.

CARNEIRO, Marco A. A.; FERNANDES, G. W.; SOUZA, O. F. F. Convergence in the variation of local and regional galling species richness. **Neotropical Entomology**, v. 34, n. 4, p. 547-553, 2005. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/ne/a/hRsYSgpYW6WjFKkPQGr7p3B/?lang=en>. Acesso em: 14 maio 2024.

CARVALHO, Fernanda de *et al.* W. The habitat mosaic in Brazilian high-altitude rocky fields is a hotspot for arbuscular mycorrhizal fungi. **Applied Soil Ecology**, v. 52, p. 9-19, Dec. 2012. DOI: 10.1016/j.apsoil.2011.10.001.

CARVALHO, Paulo Ernani Ramalho. **Brazilian tree species**. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica; Colombo: Embrapa Florestas, 2006.

CHARNOV, Eric L. **The theory of sex Allocation**. Princeton, NJ: Princeton University Press, 2020.

COLEY, Phyllis D.; BARONE, John A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, p. 305-335, 1996.

CORNELISSEN, T.; STILING, P.; LARSSON, S. Sex-biased herbivory: uma meta-análise dos efeitos do gênero nas interações planta-herbívoros. *Oikos*, v. 111, n. 3, p. 488-500, 2005. Disponível em: <https://www.jstor.org/stable/3548641>. Acesso em: 14 maio 2024.

DEL-VAL, Ek; DIRZO, Rodolfo. Does ontogeny trigger changes in the defensive strategies of the myrmecophyte *Cecropia peltata*? **Plant Ecology**, v. 169, p. 35-41, 2003.

DOURADO, Ana Clara Pereira; SÁ-NETO, Raymundo José de; GUALBERTO, Simone Andrade; CORRÊA, Michele Martins. Herbivory and leaf characteristics in six plant species from the Brazilian Northeastern Caatinga. **Brazilian Journal of Biosciences**, v. 14, n. 3, p. 145-151, 2016.

FERNANDES, Wilson G.; PRICE, Peter W. The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. **Oecologia**, v. 90, n. 1, p. 14-20, 1992.

FERNANDES, Wilson G. *et al.* Floristic composition and soil relationships in reference ecosystems of ferruginous rocky fields. **Journal of Mountain Science**, v. 21, n. 3, p. 361-375, 2024. DOI: [org/10.1007/s11629-023-8333-x](https://doi.org/10.1007/s11629-023-8333-x).

FERNANDES, Wilson G. *et al.* Baccharis: a neotropical model system for studying insect-plant interactions. In: FERNANDES, Wilson G.; SANTOS, J. (ed.). **Neotropical Insect Galls**. Dordrecht: Springer, 2014. DOI: [org/10.1007/978-94-017-8783-3_13](https://doi.org/10.1007/978-94-017-8783-3_13).

FERNANDES, Wilson G. *et al.* Challenges in the Restoration of Quartzitic and Ironstone Grasslands. In: FERNANDES, Wilson G. (ed.). **Ecology and conservation of Mountain Top Grasslands in Brazil**. Cham: Springer, 2016. p. 477-499. Disponível em: DOI: [org/10.1007/978-3-319-29808-5_19](https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_19).

FREITAS, Catarina Dias de *et al.* Distribution patterns of orchid bees in xeric and mesic habitats on a tropical mountaintop. **Insect Conservation and Diversity**, v. 16, n. 5, p. 658-673, 2023.

GALVÃO, M. V.; NIMER, E.. Clima e geografia do Brasil: grande Região Leste. **Revista Brasileira de Geografia**, v. 5, n. 19, p. 91-139, 1965.

GOMES, José Melo Teles *et al.* Multiple effects of mutualistic ants enhance the performance of a neotropical ant-plant: A long-term study with the Cecropia-Azteca system. **Basic and Applied Ecology**, v. 57, p. 78-90, 2021.
10.1016/j.baae.2021.09.004

HANLEY, Mick E. *et al.* Plant structural traits and their role in anti-herbivore defense. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 8, n. 4, p. 157-178, 2007.
DOI: 10.1016/j.ppees.2007.01.001.

HE, Fang *et al.* Drought stress drives sex-specific differences in plant resistance against herbivores between male and female poplars through changes in transcriptional and metabolic profiles. **Science of The Total Environment**, v. 845, p. 157-171, 2022. ISSN 0048-9697.
DOI: 10.1016/j.scitotenv.2022.157171.

HERMS, Daniel A.; MATTSON, William J. The dilemma of plants: to grow or defend. **The Quarterly Review of Biology**, v. 67, n. 3, p. 283-335, 1992.

HULTINE, Kevin R. *et al.* Does sexual dimorphism predispose dioecious riparian trees to sex ratio imbalances under climate change? **Ecology**, v. 187, n. 4, p. 921-931, 2018. DOI: 10.1007/s00442-018-4190-7.

JOHNSON, Marc T. J.; CAMPBELL, Stuart A.; BARRETT, Spencer. C. H. Evolutionary interactions between plant reproduction and defense against herbivores. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 46, n. 1, p. 191-213, 2015. Disponível em: DOI: org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054215.

JUVANY, Marta; MUNNÉ-BOSCH, Sergi. Sex-related differences in stress tolerance in dioecious plants: a critical assessment in a physiological context. **Journal of Experimental Botany**, v. 66, n. 20, p. 6083-6092, 2015. DOI: org/10.1093/jxb/erv343.

LEIGH, Andréa; NICOTRA, Adrienne B. Sexual dimorphism in reproductive allocation and water use efficiency in *Maireana pyramidata* (Chenopodiaceae), a dioecious, semi-arid shrub. **Australian Journal of Botany**, v. 51, n. 5, p. 509-514, 2003.

LIU, Miao; KORPELAINEN, Helena; LI, Chunyang. Sexual differences and sex ratios of dioecious plants under stressful environments. **Journal of Plant Ecology**, v. 14, n. 5, p. 920-933, 2021. DOI: org/10.1093/jpe/rtab038.

LUCAS, Peter W. *et al.* Mechanical defences to herbivory. **Annals of Botany**, v. 86, p. 913-920, 2000. Disponível em: DOI: /10.1006/anbo.2000.1261.

- MARTINS, F. R. Ecology of pioneer tree species in a seasonal semi-deciduous forest in southeastern Brazil: I. Abundance and dispersal syndromes. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 36, n. 4, p. 371-384, 2013.
- MAURICIO, Rodney. Natural selection and the joint evolution of tolerance and resistance as plant defenses. **Evolutionary Ecology**, v. 14, p. 491-507, 2000. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1010909829269>.
- MELLO, Marcia O.; SILVA-FILHO, Marcio. Plant-insect interactions: an evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 14, p. 71-82, 2002. DOI: [org/10.1590/S1677-04202002000200001](https://doi.org/10.1590/S1677-04202002000200001).
- MESGARAN, Mohsen. B.; MATZRAFI, Mestre; OHADI, Sara. Sex lability and dimorphism in diecious Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*). **Biorxiv**, v. 1, p. 769935, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1101/769935>.
- NEGREIROS, Daniel *et al.* CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical pastures of aggressive environments. **Plant Ecology**, v. 215, p. 379-388, 2014.
- NEGREIROS, Daniel *et al.* Seedling growth and biomass allocation of endemic and threatened shrubs in rocky fields. **Acta Oecologica**, v. 35, n. 2, p. 301-310, 2009.
- NOVAIS, Samuel *et al.* Vertical stratification and the effect of the size of petioles and dried leaves of *Cecropia pachystachya* on arthropod feeding guilds (Urticaceae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 75, p. 517-523, 2015.
- NOVOTNY, V. *et al.* Specific patterns of species richness guilds and host specialization in plant-herbivore food chains of a tropical forest. **Journal of Animal Ecology**, v. 79, n. 6, p. 1193-1203, 2010.
- OBESO, José Ramón. The costs of reproduction in plants. **New Phytologist**, v. 155, n. 3, p. 321-348, 2002.
- OCHOA-LÓPEZ, Sofia *et al.* Plant defence as a complex and changing phenotype throughout ontogeny. **Annals of Botany**, v. 116, n. 5, p. 797-806, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcv113>.
- RAMOS, L. *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. 24, n. 9, p. 13919-13930, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.5827>.
- RASBAND, W. S. **ImageJ**. Bethesda, MD: National Institutes of Health, 1997.
- RIBEIRO, I. *et al.* Physical and chemical defenses of *Cenostigma pyramidale* (Fabaceae): a pioneering species in successional caatinga areas. **Revista Caatinga**, v. 34, n. 2, p. 398-409, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1590/1983-21252021v34n216rc>.
- ROBINSON, M. L. *et al.* Plant size, latitude, and phylogeny explain within-population variability in herbivory. **Science**, v. 382, n. 6671, p. 679-683, 2023. DOI: [10.1126/science.adh8830](https://doi.org/10.1126/science.adh8830).

SILVA, Fernanda Vitorio da; MELO JÚNIOR, João Carlos Ferreira de; MATILDE-SILVA, Maiara. Herbivory patterns and defense strategies of restinga communities along an edaphic gradient. **Hoehe**, v. 49, e212021, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1590/2236-8906-21/2021>.

SILVEIRA, Fernando A. *et al.* Ecology and evolution of plant diversity in the endangered campo rupestre: a neglected conservation priority. **Plant and Soil**, v. 403, p. 129-152, 2016.

VEGA-FRUTIS, R. *et al.* Specific patterns of sex in antagonistic and mutualistic biotic interactions in dioecious and gynodioecious plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 15, p. 45-55, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2012.10.001>.

WOODMAN, R.; FERNANDES, W. G. Differential mechanical defense: herbivory, evapotranspiration, and leaf-hairs. **Oikos**, v. 60, p. 11-19, 1991. DOI: 10.2307/3544986.