

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

Carolina Santos De Oliveira

**THE ROLE OF SOILS IN PHENOLOGY AND HERBIVORY IN A TROPICAL
GRASSLAND–SAVANNA–FOREST GRADIENT**

Belo Horizonte

2021

Carolina Santos De Oliveira

**THE ROLE OF SOILS IN PHENOLOGY AND HERBIVORY IN A TROPICAL
GRASSLAND–SAVANNA–FOREST GRADIENT**

Versão final

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Augusto de Oliveira e Silveira

Belo Horizonte

2021

043

Oliveira, Carolina Santos de.

The role of soils on phenology and herbivory in a tropical grassland–savanna–forest gradient [manuscrito] / Carolina Santos de Oliveira. – 2021.
104 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Augusto de Oliveira e Silveira.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.

1. Fenômenos Fisiológicos Vegetais. 2. Cerrado. 3. Solo. 4. Estações do Ano. 5. Interação ecológica. I. Silveira, Fernando Augusto de Oliveira e. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. III. Título.

CDU: 581

FOLHA DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE

"THE ROLE OF SOILS ON PHENOLOGY AND HERBIVORY IN A TROPICAL GRASSLAND–SAVANNA–FOREST GRADIENT", REQUISITO FINAL PARA OBTENÇÃO DO GRAU DE DOUTOR EM BIOLOGIA VEGETAL, ÁREA DE CONCENTRAÇÃO FISILOGIA VEGETAL E ECOLOGIA.

Tese defendida por Carolina Santos de Oliveira, matrícula 2017661583, em 26 de novembro de 2021 e aprovada pela Banca Examinadora nomeada pelo Colegiado e constituída pelos seguintes membros:

Dr. Fernando Augusto de Oliveira e Silveira (UFMG), Dra. Maria Gabriela Gutierrez de Camargo (Unesp – Rio Claro), Dr. Alan Nilo da Costa (Universidade Federal de Uberlândia), Dr. Milton Barbosa da Silva Júnior (Universidade Federal de Minas Gerais), Dr. Frederico de Siqueira Neves (Universidade Federal de Minas Gerais).

Assinatura dos membros da Banca Examinadora:



Documento assinado eletronicamente por **Maria Gabriela Gutierrez de Camargo, Usuária Externa**, em 29/11/2021, às 11:07, 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 **Alan Nilo da Costa, Usuário Externo**, em 29/11/2021, às 11:14, 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 29/11/2021, às 12:08, 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 **Frederico de Siqueira Neves, Professor do Magistério Superior**, em 29/11/2021, às 17:31, 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 **Fernando Augusto de Oliveira e Silveira, Professor do Magistério Superior**, em 01/12/2021, às 15:02, 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 **1112658** e o código CRC **98DD5CBE**.

Dedico esta tese a meus pais

AGRADECIMENTOS

Em geral, concluir um doutorado só é permitido a poucas pessoas, uma pequena parcela da população que tem muitos privilégios, como os meus. O maior deles é ter nascido na família em que nasci. Não existem palavras para agradecê-la, Moacir, Lina e Camila, que me estimularam, potencializaram minhas habilidades, respeitaram e se orgulharam de minhas escolhas. As experiências que tenho como professora me ensinam que só nos é permitido voar, amar ao outro e sermos felizes quando fomos muito amados desde o nosso primeiro ninho, o que sem dúvida, fui.

Agradeço imensamente ao meu orientador Prof. Dr. Fernando Silveira. Por diversas vezes, Lelê não aceitou meus agradecimentos alegando que estaria cumprindo seu papel. Te digo, sem sombra de dúvidas, que é mais que o seu papel a amizade, a dedicação e a confiança em mim dispensadas. O compromisso que você dedica como professor e orientador me orgulha, porque reafirma a qualidade da universidade pública. Ficarei feliz se um dia for metade do cientista que você é!

Agradeço do fundo do coração à Marcel, o companheiro que escolhi para a vida. Marcel foi minha principal rede de apoio durante o doutorado, tendo contribuído tão intensivamente para o primeiro capítulo dessa tese que se tornou autor do trabalho, com justiça. Ele esteve presente debaixo de sol e chuva, atravessando rio à nado, cavando centenas de buracos no solo, digitalizando dados, processando amostras em pleno carnaval e realizando análises. Sem o seu companheirismo, parceria ou apoio emocional essa tese não teria sido possível.

Agradeço aos meus mais fiéis companheiros de campo: Ms. João Vítor Messeder e prof. Dr. Alberto Teixeira. Jhones, sua disposição (cinco unidades amostrais em um dia, lembra?), bom humor, e conhecimentos estatísticos certamente tornaram esse trabalho melhor e mais prazeroso. Beto, meus campos com você renderem minhas melhores histórias! Para além do trabalho braçal, sua contribuição ao primeiro artigo, desde o princípio através de provocações, questionamentos, ensinamentos foram essenciais para esta tese. Aprendi muito com você.

Obrigada Prof. Dr. Tatiana Cornelisse pelas valiosas contribuições que forneceu durante a minha qualificação e por todas as outras conversas e reuniões que se seguiram e enriqueceram esta tese. Conheci Tati em um curso de campo na Amazônia e, desde o princípio, sua serenidade, lucidez e trato amoroso com todos se destacaram a meus olhos. Enxerguei, talvez, pela primeira vez com clareza, que a ciência podia ser um local de construção coletiva e respeitosa e quis ser mais parecida com ela.

Aos amigos e taxonomistas André Gonçalves, Aron Rener e Pablo Meyer, agradeço a identificação de quase uma centena de plantas. Obrigada a todos que realizaram comigo os trabalhos de campo: Bárbara Nunes, Camila Oliveira, Cruzelina Oliveira, Marcílio Zanetti, Pablo Meyer, Marcel Rozemberg, Fernanda Costa, André Jardim, João Messeder, Alberto Teixeira e Fernando Silveira. Fazer 28 campanhas de campo só é possível com muita ajuda!

Aos membros da Banca Examinadora da tese (Dra. Maria Gabriela Camargo, Dr. Alan Costa, Dra. Fernanda Costa, Dr. Frederico Neves, Dra. Laura Carolina Leal e Dr. Milton Barbosa) e da Qualificação (Dra. Tatiana Cornelissem, Dr. Pietro Mendonça e Dra. Flávia Coelho) que se dispuseram a criticar o trabalho, complementando-o com importantes informações, correções, sugestões e *insights*.

Agradeço a todos os meus amigos, por compreenderem minha ausência não só em função da situação pandêmica, mas também, em razão do processo de doutorar. Seria impossível mencionar minha gratidão a cada um de vocês por motivo de espaço, mas cada conversa de estímulo e apoio que tive com vocês me ajudou a chegar até aqui e ficou marcada em mim.

À agência de fomento CAPES pela bolsa concedida durante o primeiro ano do doutorado. À todos(as) os(as) professores(as) da UFMG que cruzaram meu caminho nesses 11 anos de formação que essa universidade me proporcionou. De cada um de vocês, guardei o melhor e tento aplicar diariamente em minha prática como professora e cientista.

À todos(as) vocês, meus sinceros agradecimentos. Não seria exagero dizer que sem vocês esta tese não teria acontecido.

RESUMO

As respostas evolutivas das plantas variam de acordo com a disponibilidade de recursos do solo, que é um dos principais fatores responsáveis pela composição das espécies nas comunidades. Em paisagens antigas de solos extremamente inférteis e clima tamponado (OCBILs), como o *campo rupestre*, são esperadas características funcionais especializadas na aquisição e conservação de recursos. Contudo, estas adaptações estão associadas ao menor investimento em crescimento e em reprodução. Intercalados aos *campos rupestres*, ocorrem vegetações sob solos relativamente mais férteis como manchas de cerrado *stricto sensu* (cerrado) e fragmentos florestais. Essa diversidade de vegetações sob mesmo regime climático se revela em um gradiente ambiental no sentido *campo rupestre* < cerrado < floresta, um verdadeiro laboratório natural para investigar a influência de recursos edáficos na ecologia das plantas. Nesse gradiente, pesquisamos as estratégias fenológicas vegetativas e reprodutivas de 70 espécies de plantas das três vegetações ao longo de um ano. As comunidades do cerrado e da floresta tiveram estratégias fenológicas semelhantes, enquanto as espécies do *campo rupestre* apresentaram estratégias que maximizam a aquisição e conservação de recursos, como o aproveitamento de pulsos de chuva para o brotamento de folhas. Também investigamos a variação nos níveis de herbivoria das comunidades de plantas das três vegetações. Coletamos 22.250 folhas de 74 espécies e analisamos características funcionais foliares relacionadas ao investimento em crescimento (área foliar – AF) e em defesas (área foliar específica - SLA) das plantas, bem como a porcentagem de área foliar removida (%AFR). Encontramos valores crescentes de AF e SLA e positivamente relacionados à %AFR ao longo do gradiente. Também observamos que árvores (forma de vida de crescimento rápido) apresentaram valores médios de SLA, AF e %AFR maiores que arbustos (crescimento lento). Nossos resultados trazem novos dados empíricos que apontam a escassez de recursos edáficos como um filtro ambiental capaz de selecionar características funcionais fenológicas e morfofisiológicas que promovem, respectivamente, maior aquisição de recursos em ambientes sazonalmente secos, e maior conservação de recursos através da diminuição dos níveis de herbivoria.

Palavras-chave: campo rupestre, cerrado, floresta, gradientes ambientais, estratégias fenológicas, sazonalidade, fenofases, interações inseto-plantas, área foliar, área foliar específica, demanda conflitante, OCBIL.

ABSTRACT

The evolutionary responses of plants vary according to the soil availability resources, which is one of the main factors responsible for species communities' composition. In old, climatically buffered, infertile landscapes (OCBILs), such as *campo rupestre*, functional traits specialized in resources acquisition and conservation are expected. However, these adaptations are associated with less investment in growth and reproduction. Interspersed with *campos rupestres*, two main vegetations occur under relatively more fertile soils: cerrado *stricto sensu* (cerrado) and forest fragments. This vegetation diversity under the same climatic regime creates an environmental gradient towards *campo rupestre* < cerrado < forest, which is a true natural laboratory to investigate the edaphic resources influence on plant ecology. At this gradient, we surveyed vegetative and reproductive phenological strategies of 70 plant species from the three vegetation types over a year. Cerrado and forest communities had similar phenological strategies, while the *campo rupestre* species presented strategies that maximize resources acquisition and conservation, such as the exploitation of the rain pulses for a continuous leaf flushing. We also investigated herbivory levels variation of plant communities in the three vegetation types. We collected 22.250 leaves from 74 species and analyzed leaf functional characteristics related to growth investment (leaf area – FA) and defenses (specific leaf area – SLA) of plants, as well as the percentage of leaf area removed (%LAR). We found increasing AF and SLA values and positively related to %AFR along the gradient. We also observed that trees (fast growing life form) had mean values of SLA, FA and %LAR higher than shrubs (slow growth). Our results bring new empirical data that point to the scarcity of edaphic resources as an environmental filter capable of selecting phenological and morphophysiological functional traits that promote, respectively, resources acquisition in seasonally dry environments, and resources conservation by decreasing herbivory levels.

Keywords: *campo rupestre*, cerrado, forest, environmental gradients, phenological strategy, seasonality, soil physicochemical properties, phenophases, insect-plant interactions, leaf area, specific leaf area, growth-defense, trade-off, OCBIL.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Capítulo I

Figure 1 - Forest-savanna-grassland gradients in Serra do Cipó, Brazil.	26
Figure 2 - Climatogram for Serra do Cipó, Brazil.	28
Figure 3 - Biplot representation of the principal component analysis of soil chemistry and pH from <i>campo rupestre</i> , cerrado and forest in Serra do Cipó, Brazil.	32
Figure 4 - Leaf flushing phenology of seasonal species of <i>campo rupestre</i> , cerrado and forest vegetation types.	35
Figure 5 - Leaf senescence phenology of seasonal species of <i>campo rupestre</i> , cerrado and forest vegetation types.	36
Figure 6 - Reproductive phenology of seasonal species of <i>campo rupestre</i> , cerrado and forest vegetation types.	37
Figure 7 - Reproductive phenology of seasonal species of <i>campo rupestre</i> , cerrado and forest vegetation types.	39
Appendix S1. General view of the nine areas surveyed in Serra do Cipó.	58

Capítulo II

Figura 1 - Representação hipotética da variação da herbivoria ao longo do gradiente campo-savana-floresta.	71
Figura 2 - Climatograma da Serra do Cipó, sudeste do Brasil.	72
Figura 3 - Caracterização edáfica das vegetações amostradas na Serra do Cipó.	78
Figura 4 - Efeito dos atributos da planta sobre a herbivoria ao longo do gradiente campo-savana-floresta na Serra do Cipó.	81
Figura 5 - Figura modificada de Herms & Mattson (1992).	87
Apêndice 3. Vista geral dos tipos vegetacionais campo rupestre, cerrado e floresta na Serra do Cipó.	102

LISTA DE TABELAS

Capítulo I

Table 1 - Vegetation type, geographical location and altitude of areas sampled at Serra do Cipó, Southeastern Brazil.	27
Table 2 - Phenological strategies and synchrony of species phenophases in three vegetation types at Serra do Cipó, Southeastern Brazil.	41
Appendix S2 - Soils chemical characterization of vegetations – <i>campo rupestre</i> , cerrado and forest	59
Appendix S3 - Circular statistical analysis of plant phenofases.	61
Appendix S4 A - List of species surveyed in <i>campo rupestre</i> areas at Serra do Cipó (Southwestern Brazil), phenological strategies and synchrony.	62
Appendix S4 B - List of species surveyed in cerrado areas at Serra do Cipó (Southwestern Brazil), phenological strategies and synchrony.	63
Appendix S4 C - List of species surveyed in forest areas at Serra do Cipó (Southwestern Brazil), phenological strategies and synchrony.	64
Appendix S5 - Phylogenetic signal test.	65

Capítulo II

Tabela 1 - Tipo de vegetação, localização geográfica e altitude de áreas amostradas na Serra do Cipó, sudeste do Brasil.	73
Tabela 2 - Relação da porcentagem de área foliar removida, área foliar e área foliar específica com os tipos vegetacionais e as formas de vida.	80
Apêndice 1A - Porcentagem de área foliar removida, área foliar específica e área foliar médios das espécies amostradas nos campos rupestres.	97
Apêndice 1B - Porcentagem de área foliar removida, área foliar específica e área foliar médios das espécies amostradas nos cerrados <i>stricto sensu</i> .	98
Apêndice 1C - Porcentagem de área foliar removida, área foliar específica e área foliar médios das espécies amostradas nas florestas.	99
Apêndice 2 - Caracterização química dos solos das três vegetações campo rupestre, cerrado e floresta.	100

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	13
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	15
CAPÍTULO I: VEGETATIVE AND REPRODUCTIVE PHENOLOGY IN A TROPICAL GRASSLAND – SAVANNA – FOREST GRADIENT	
Abstract	22
1. Introduction	23
2. Materials and methods	24
3. Results	31
4. Discussion	41
5. Conclusion	46
6. Author contributions.....	46
7. Acknowledgements	47
8. Funding	47
9. Data availability statement.....	47
10. References	47
Material suplementar	58
CAPÍTULO II: SOIL RESOURCE AVAILABILITY SHAPES PLANTS FUNCTIONAL TRAITS AND MODULATES HERBIVORY ALONG A TROPICAL GRASSLAND-SAVANNA-FOREST GRADIENT	
Resumo	67
1. Introdução	68
2. Material e Métodos	71
3. Resultados	77
4. Discussão	82
5. Conclusão	87
6. Contribuição dos autores	88
7. Agradecimentos	88
8. Referências	88
Material suplementar	97
CONSIDERAÇÕES FINAIS	103

INTRODUÇÃO GERAL

O solo exerce um papel importante na evolução (Del-Bem 2018) e ecologia (Carvalho et al. 2021) das Angiospermas. A diversidade pedológica afeta a formação e heterogeneidade dos habitats, sendo um dos principais fatores responsáveis pela composição das espécies nas comunidades de plantas (Rodrigues et al. 2016; Myers & Sarfraz 2017). Embora as espécies de plantas tenham diferentes estratégias de sobrevivência em um mesmo habitat (Wright et al. 2004), padrões gerais de co-variação e demanda conflitante fisiológica entre a taxa de crescimento e a conservação de nutrientes foram identificados empiricamente (Grime et al. 1997; Lambers & Poorter 1992; Wright et al. 2004; Grime & Pierce 2012; Reich 2014; Díaz et al. 2016). Demandas conflitantes em traços funcionais restringem as respostas evolutivas das plantas à medida em que elas interagem com seus habitats, de forma que a alta disponibilidade de recursos no solo favorece a seleção em crescimento vegetativo (Grime 1977; Coley 1985; Herms & Mattson 1992; Lambers & Poorter 1992; Poorter et al. 2010; Pierce et al. 2021), enquanto que a escassez de recursos leva à evolução de estratégias de conservação de recursos, como maior longevidade foliar (Escudero 1992, Reich 2014) e defesas físicas e químicas não nitrogenadas contra herbívoros (Hanley et al. 2007; Lynn & Fridley 2019, Pierce et al. 2021).

É globalmente difundido entre botânicos, ecólogos e biólogos evolutivos a existência de regiões de alta biodiversidade designadas OCBILs (do inglês: old, climatically buffered, infertile landscapes), ambientes caracterizados por paisagens antigas de solos extremamente inférteis e clima tamponado (Hopper 2009). Algumas das principais regiões classificadas como OCBILs incluem o *Kwongan* no sudoeste da Austrália, os *Fynbos* no sudoeste da África do Sul, os *Tepuis* no Escudo das Guianas no norte da América do Sul e os *campos rupestres* na América do Sul. Ambientes do tipo OCBILs estão geralmente intercalados dentro de uma matriz de paisagens relativamente mais férteis, jovens e muitas vezes perturbadas (YODFELs, do inglês: young, often disturbed, fertile landscapes; Hopper 2009). Este princípio se aplica à Serra do Cipó, sudeste do Brasil, onde ocorre o encontro de dois hotspots de biodiversidade global, a Mata Atlântica e o Cerrado (Myers et al. 2000). Na Serra do Cipó, três vegetações dominam a paisagem > 900 m acima do nível do mar: uma matriz contínua formada por *campo rupestre*, vegetação tradicionalmente integrada ao hotspot de Cerrado (Myers et al., 2000), intercalada por manchas de cerrado *stricto sensu* (cerrado), vegetação savânica associada a solos mais profundos, úmidos

e férteis que os do *campo rupestre* (Eiten 1972; Oliveira et al. 2015; Schaefer et al. 2016), e por fragmentos naturais de floresta semidecíduais, que emergem de solos mais jovens e ricos em nutrientes no topo das montanhas, com uma composição florística semelhante ao domínio da Mata Atlântica (Coelho et al. 2018; Neves et al. 2021). Dessa forma, a diversidade de vegetações na Serra do Cipó ocorre sob mesmo regime climático reflete o gradiente ambiental de recursos edáficos no sentido *campo rupestre* < cerrado < floresta. Este gradiente oferece uma ótima oportunidade para se testar hipóteses ecológicas e evolutivas em plantas tropicais.

A teoria OCBIL integra hipóteses que explicam a ecologia vegetal e a diversidade vegetal nessas antigas paisagens inférteis protegidas pelo clima (Silveira et al. 2016; Hopper et al. 2021). Uma das predições da Teoria é a evolução de especializações biológicas e nutricionais para aquisição e conservação de recursos em OCBILs (Hopper 2009). Especializações que permitam lidar com solos rasos e empobrecidos, distribuição sazonal de chuvas e baixa capacidade de retenção de água (Lüttge et al. 2007; Morales et al. 2015; Miola & Fernandes 2015; Alcantara et al. 2015) são, portanto, esperadas para o *campo rupestre* (Hopper 2009, Negreiros et al. 2014), em comparação às plantas do cerrado e da floresta (Lusa et al. 2014). Uma infinidade de características funcionais relacionadas ao acesso e à economia de água já é bem descrita na literatura, como a espécie com sistemas de raízes superficiais que permitem o uso rápido de pulsos de chuva (Nobel et al. 1990), plantas que ficam fisiologicamente inativas durante a estação seca, mas preservam suas folhas de modo a reter os nutrientes (Griffiths et al. 2014), sofisticados mecanismos de remobilização de fosfato (Lambers et al. 2008), e xilopódios e outros órgãos subterrâneos para armazenamento de água e nutrientes (Lopes-Mattos et al. 2013), importantes para rebrota após incêndio, secas extremas ou herbivoria (Neves & Conceição 2010; Silveira et al. 2016). No entanto, todas estas adaptações a condições ambientais extremas são associadas à menor alocação de recursos para o crescimento e reprodução.

Existe ainda uma série de outras adaptações biológicas sub estudadas que podem ser previstas para ambientes profundamente inférteis. Assim, nesta tese foquei em compreender como o solo influencia a fenologia e os níveis de herbivoria das plantas. No primeiro capítulo investiguei se estratégias fenológicas de aquisição e manutenção de recursos e padrões fenológicos associados a defesas contra insetos herbívoros respondem ao gradiente. Inúmeros estudos sobre as estratégias de defesa fenológica da planta contra herbívoros e patógenos foram realizados até os dias atuais, predominantemente em YODFELs. Eles indicam, por exemplo, que

o ataque de herbívoros é influenciado pelo período de produção das folhas (Lieberman & Lieberman 1984; Aide 1988) e que a sincronia entre esses dois eventos (brotamento e atividade de insetos na primavera) permite aos insetos se alimentarem de folhas jovens, que geralmente são nutricionalmente superiores e mais desprotegidas que folhas mais velhas (Coley & Barone, 1996).

No segundo capítulo, utilizamos o mesmo gradiente edáfico para investigar como as variações nas propriedades do solo afetam as interações planta-herbívoro e conseqüentemente os níveis de herbivoria das comunidades de plantas. Hipotetizei que os níveis de herbivoria podem estar mais relacionados à convergência de características funcionais provocada baixa disponibilidade de recursos do que à própria história evolutiva dos grupos. Marquis et al. (2001) correlacionou variações interespecíficas na taxa de herbivoria e características das plantas do cerrado e mostrou que filogenia explica pouca variação nos níveis dos danos causados pela herbivoria. Portanto, nos preocupamos em avaliar o papel da filogenia na determinação dos padrões observados.

Uma consequência da formatação em capítulos é que a descrição da área de estudo, das espécies estudadas e alguns métodos foi repetida em cada capítulo. O atual formato digital de publicações permitiu a criação de arquivos suplementares que contém informações importantes, mas não essenciais para o entendimento do artigo. Os dois capítulos contém arquivos suplementares, e estes documentos são apresentados individualmente, embora contenham dados repetidos em grande parte. O primeiro capítulo está publicado no *Journal of Vegetation Science* (<https://doi.org/10.1111/jvs.12997>). O segundo capítulo ainda não foi submetido, mas está formatado para a *Plant and Soil*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aide TM (1988) Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature* 336:574–575. <https://doi.org/10.1038/336574a0>
- Alcantara S, Mello-Silva R, Teodoro GS, Drequeceler K, Ackerly DD, Oliveira RS (2015) Carbon assimilation and habitat segregation in resurrection plants: a comparison between

- desiccation- and non-desiccation-tolerant species of Neotropical Velloziaceae (Pandanales). *Functional Ecology* 29:1499–1512. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12462>
- Bona C, Pellanda RM, Carlucci MB, de Paula Machado RG, Ciccarelli D (2020). Functional traits reveal coastal vegetation assembly patterns in a short edaphic gradient in southern Brazil. *Flora*, 151661. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151661>
- Carvalho LG, Bartomeus I, Rollin O, Timóteo S, Tinoco CF (2021) The role of soils on pollination and seed dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 376:20200171. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0171>
- Coelho MS, de Siqueira Neves F, Perillo LN, Morellato LPC, Fernandes GW (2018) Forest archipelagos: a natural model of metacommunity under the threat of fire. *Flora* 238:244–249. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.03.013>
- Coley PD, Barone JA (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305–335. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.305>
- Coley PD, Bryant JP, Chapin FS (1985) Resource Availability and Plant Antiherbivore Defense. *Science* 230:895–899. <https://doi.org/10.1126/science.230.4728.895>
- Dayrell RLC, Arruda AJ, Pierce S, Negreiros D, Meyer PB, Lambers H, Silveira FAO (2018) Ontogenetic shifts in plant ecological strategies. *Functional Ecology* 32:2730–2741. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13221>
- Del-Bem LE (2018) Xyloglucan evolution and the terrestrialization of green plants. *New Phytologist*, 219:1150–1153. <https://doi.org/10.1111/nph.15191>
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Gorné LD (2016) The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529:167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Eiten G (1972) The Cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review* 38:201–341. <https://doi.org/10.1007/bf02859158>
- Escudero A, del Arco JM, Sanz IC, Ayala J (1992) Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia* 90:80–87. <https://doi.org/10.1007/bf00317812>

- Griffiths CA, Gaff DF, Neale AD (2014) Drying without senescence in resurrection plants. *Frontiers in Plant Science* 5:36. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00036>
- Grime JP (1977) Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist* 111:1169–1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Grime JP, Pierce S (2012) *The evolutionary strategies that shape ecosystems* (1st ed.). Chichester: John Wiley & Sons. <https://doi.org/10.1002/9781118223246>
- Hanley ME, Lamont BB, Fairbanks MM, Rafferty CM (2007) Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8:157–178. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.01.001>
- Hermes DA, Mattson WJ (1992) The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. *The Quarterly Review of Biology* 67:283–335. <https://doi.org/10.1086/417659>
- Hopper SD (2009) OCBIL theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes. *Plant Soil* 322:49–86. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0068-0>
- Hopper DS, Lambers H, Silveira FAO, Fiedler PL (2021) OCBIL theory examined: reassessing evolution, ecology and conservation in the world’s ancient, climatically buffered and infertile landscapes. *Biological Journal of the Linnean Society* 133:266–296. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa213>
- Lambers H, Poorter H (1992) Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Advances in Ecological Research* 23:187–261. [https://doi.org/10.1016/s0065-2504\(08\)60148-8](https://doi.org/10.1016/s0065-2504(08)60148-8)
- Lambers H, Raven J.A, Shaver GR, Smith SE (2008) Plant nutrient acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology and Evolution* 23:95–103. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.008>
- Lieberman D, Lieberman M (1984) Causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica* 16:193–201. <https://doi.org/10.2307/2388052>

- Lopes-Mattos KLB, Azevedo AA, Soares AA, Meira RMSA (2013) Underground system of *Mandevilla atrovioleacea* (Stadelm.) Woodson (Apocynaceae, Apocynoideae) from the Brazilian high-altitude grassland. *South African Journal of Botany* 87:27–33. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.03.007>
- Lusa MG, Appezzato-da-Glória B, Loeuille B, Bartoli G, Ciccarelli D (2014) Functional groups in Lychnophorinae (Asteraceae: Vernonieae) based on morphological and anatomical traits. *Australian Journal of Botany* 62:150–163. <http://dx.doi.org/10.1071/BT13301>
- Lüttge U, Duarte HM, Scarano FR, Mattos EA, Cavalin PO, Franco AC, Fernandes GW (2007) Physiological ecology of photosynthesis of five sympatric species of Velloziaceae in the *campos rupestres* vegetation of Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. *Flora* 202:637–646. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2006.12.004>
- Lynn JS, Fridley JD (2019) Geographic patterns of plant-herbivore interactions are driven by soil fertility. *Journal of Plant Ecology* 12:653–661. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtz002>
- Marquis RJ, Diniz IR, Morais HC (2001) Patterns and correlates of interspecific variation in foliar insect herbivory and pathogen attack in Brazilian Cerrado. *Journal of Tropical Ecology* 17:127–148. <https://www.jstor.org/stable/3068797>
- Miola DTB, Fernandes GW (2015) Growing straight versus growing decumbent: soil quality and allometry in *Syagrus glaucescens* Becc. (Arecaceae), an endemic and threatened palm of the Espinhaço Mountains, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 29:417–424. <https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0030>
- Morales M, Garcia QS, Munné-Bosch S (2015) Ecophysiological response to seasonal variations in water availability in the arborescent, endemic plant *Vellozia gigantea*. *Tree Physiology* 35:253–265. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv012>
- Myers JH, Sarfraz R M (2017) Impacts of Insect Herbivores on Plant Populations. *Annual Review of Entomology* 62:207–230. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023826>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>

- Negreiros D, Le Stradic S, Fernandes GW, Rennó HC (2014) CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. *Plant Ecology* 215:379–388. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0302-6>
- Neves SPS, Conceição AA (2010) Campo rupestre recém queimado na Chapada Diamantina, Bahia, Brasil: plantas de rebrota e sementes, com espécies endêmicas na rocha. *Acta Botanica Brasilica* 24:697–707. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000300013>
- Neves FS, da Silva PG, Solar R, Nunes CA, Beirão MV, Brant H, Castro FS, Dáttilo W, Guevara R, Fernandes GW (2021) Habitat generalists drive nestedness in a tropical mountaintop insect metacommunity. *Biological Journal of the Linnean Society* 133:577–586. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa059>
- Nobel PS, Schulte PJ, North GB (1990) Water influx characteristics and hydraulic conductivity for roots of *Agave deserti* Engelm. *J Exp Bot* 41:409–415. <https://doi.org/10.1093/jxb/41.4.409>
- Oliveira RS, Galvão HC, Campos MCR, Eller CB, Pearse SJ, Lambers H (2015) Mineral nutrition of *campos rupestres* plant species on contrasting nutrient-impoverished soil types. *New Phytologist* 205:1183–1194. doi.org/10.1111/nph.13175
- Ordoñez JC, van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R (2009) A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18:137–149. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x>
- Pierce S, Guo WY, Cerabolini BEL, Negreiros D, Faoro F, Magoga G, Montagna M, Fernandes GW, Spada A (2021) Plant secondary metabolite diversity reflects both phylogeny and ecological adaptation. <https://doi.org/10.1101/2021.10.26.465835>
- Poorter L, Kitajima K, Mercado P, Chubiña J, Melgar I, Prins HHT (2010) Resprouting as a persistence strategy of tropical forest trees: relations with carbohydrate storage and shade tolerance. *Ecology* 91:2613–2627. <https://doi.org/10.1890/09-0862.1>
- Pinto DV, Badia CCV, Soares GR, Sousa HC, Cornelissen T, Ribeiro SP (2021) How do soil resources affect herbivory in tropical plants along environmental gradients? A test using contrasting congeneric species. *Plant Ecology* 222:1281–1295. <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01177-7>

- Reich PB (2014) The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102:275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Rodrigues PMS, Schaefer CEGR, Silva JO, Ferreira Júnior WG, dos Santos RM, Neri AV (2016) The influence of soil on vegetation structure and plant diversity in different tropical savannic and forest habitats. *Journal of Plant Ecology* 11:226–236. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw135>
- Schaefer CEGR, Corrêa GR, Candido HG, Arruda DM, Nunes JA, Araujo RW, “...” Neri AV (2016) The physical environment of rupestrian Grasslands (*campos rupestres*) in Brazil: geological, geomorphological and pedological characteristics, and interplays. In: GW Fernandes (ed) *Ecology and Conservation of Mountaintop grasslands in Brazil*. Springer, Cham, pp 15–53. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_2
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, “...” Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>

CAPÍTULO I

VEGETATIVE AND REPRODUCTIVE PHENOLOGY IN A TROPICAL GRASSLAND – SAVANNA – FOREST GRADIENT



Carolina S. Oliveira, João V. S. Messeder, Alberto L. Teixido, Marcel R. R. Arantes,
Fernando A. O. Silveira

ARTIGO PUBLICADO NO JOURNAL OF VEGETATION SCIENCE

DOI: 10.1111/jvs.12997

Abstract

Question – Climate, particularly precipitation, is the primary factor driving tropical plant phenology because of its relevant role in regulating water availability. However, differences in soil physicochemical properties can also drive resource availability, potentially affecting plant phenology, especially under similar rainfall regime environments. We determined whether seasonality and synchrony of vegetative and reproductive phenophases differ along a grassland-savanna-forest gradient under the same climate regime in a Neotropical seasonal ecosystem. We hypothesized that species growing on shallow, nutrient-impoverished soils have a higher capacity to respond to precipitation pulses than species on rich soils.

Location – Serra do Cipó, southeastern Brazil.

Methods – We quantified soil physicochemical properties associated with fertility and water retention of the grassland (*campo rupestre*), savanna (cerrado) and forest, and determined phenological strategies of 70 species across the three vegetations types by monitoring vegetative and reproductive phenophases over one year. For each phenophase, in each vegetation type, we evaluated seasonality and synchrony of phenological patterns. We quantified the phylogenetic signal for phenophases to disentangle the relative roles of historical versus ecological drivers of plant phenology.

Results – Soils from *campo rupestre* were more nutrient- and water-limited than those of cerrado and forest. Cerrado and forest communities had similar phenological strategies, whereas species from *campo rupestre* showed strategies that maximize resource acquisition and conservation. In the cerrado and forest, leafing and flowering patterns were seasonal, with leaf flushing and flowering peak at the onset of the rainy season and leaf senescence in the dry season. Conversely, species from *campo rupestre* showed continuous leafing and flowering patterns, while fruiting was seasonal. Phenophases did not show phylogenetic signal.

Conclusions – We demonstrated changes in vegetative and reproductive phenology that are likely associated with variation in soil physicochemical properties. We argue that a more severe edaphic filter may have shaped different phenological patterns in *campo rupestre*.

Keywords: *campo rupestre*, cerrado, forest, environmental gradients, phenological strategy, seasonality, soil physicochemical properties, vegetative and reproductive phenophases.

1. Introduction

In seasonal tropical regions, the primary factor controlling and regulating phenological events is climate, especially precipitation, although temperature and photoperiod also play important roles (Borchert, 1998; Morellato et al., 2000; Borchert et al., 2005). Precipitation is essential as it regulates seasonality and water availability, and thus has a strong influence on tropical plant phenology (Méndez-Alonzo et al., 2013; Morellato et al., 2016; Neves et al., 2017). However, biotic selective pressures such as herbivory, competition for pollinators and seed dispersers, and abiotic factors including fire and soil depth, fertility, and water availability also influence plant phenological responses and patterns (Aide, 1988; Cardoso et al., 2012; Lamarre et al., 2014; Morellato et al., 2016; Le Stradic et al. 2018; Pillon et al., 2020).

Soil conditions, such as depth, composition and physicochemical properties, influence the water-holding capacity of soil and may be responsible for variations in water availability, even in environments under similar climate/rainfall regime (Cupta & Larson, 1979; Rawls et al., 1991). Other edaphic characteristics, such as nutrient availability for plants, may also influence phenology, especially the flushing of leaves and flowers, because the construction of new tissues relies on nutrient absorption and resorption (Wright & Westoby, 2003). Nevertheless, how edaphic factors shape tropical plant phenology is still not understood well.

One suitable way to disentangle the drivers of the timing of plant biological events and address the influence of secondary selective pressures on plant phenology is to undertake phenological studies in plant communities along edaphic gradients that are under similar climatic regimes. Unfortunately, such phenological studies are scarce in the literature (Morellato et al., 2013; Le Stradic et al., 2018). A useful system for testing the effects of secondary selective pressures on phenology in seasonal tropical environments is the grassland–savanna–forest gradient, which forms an edaphic gradient of plant communities and vegetation under the same climate regime (Goodland & Pollard, 1973; Furley & Ratter, 1988; Bond, 2019). This gradient is widespread in tropical regions, and represents variation in soil depth, fertility, water availability, and disturbances such as fire regime and grazing intensity (Bond, 2019). This variation in soil conditions and disturbances results in profound changes in species composition, functionality and vegetation structure (Buisson et al., 2019; Figure 1).

Compared to forests, species from nutrient-poor ecosystems evolved a set of structure–function relationships specialized for resource acquisition and conservation that may also include phenological strategies (Hopper et al., 2016). Examples of phenological strategies that

maximize resource acquisition and conservation in tropical ecosystems include: (a) increased leaf longevity, increasing foliar nutrient use and resorption (Escudero et al., 1992; Wright & Westoby, 2003; John et al., 2017); (b) synchronized leaf flushing and floral budding according to surface and sporadic water availability, maximizing the absorption and use of water and nutrients (Lieberman & Lieberman, 1984; Brum et al., 2017); (c) leaf flushing and flowering season matched with longer periods of higher water availability (Lieberman & Lieberman, 1984); and (d) seasonal dispersal of seeds at the beginning of the rainy season (Salazar et al., 2011), maximizing seedling establishment when soil water availability is highest (Franco, 2002; Baskin & Baskin, 2014). Therefore, despite the potential role of edaphic factors in driving plant phenology in tropical ecosystems, community-level studies addressing this issue are still overlooked. Additionally, determining plant phenology in Neotropical ecosystems is especially relevant under recent scenarios of global climate change because phenological data can be used to investigate vegetation responses to climate, which can steer conservation efforts and forecast future impacts (Mendoza et al., 2017; Abernethy et al., 2018).

The present study aimed to address the question of how seasonality and synchrony of vegetative and reproductive phenophases differ along a grassland–savanna–forest gradient with contrasting soil properties but a similar climatic regime. We hypothesized that species growing on soils with less water and nutrient availability have a higher capacity to respond to precipitation pulses. We expected different vegetation types to have contrasting phenological patterns that can be explained by strategies of nutrient and water resource acquisition and conservation.

2. Materials and methods

2.1 Study area and sampling

The study was conducted at Serra do Cipó, southeastern Brazil, across three vegetation types of the Cerrado biome (tropical savanna), a global biodiversity hotspot (Myers et al., 2000) that forms a grassland–savanna–forest gradient. The grassland landscape in the area is defined as campo rupestre, which is an old-growth, fire-prone megadiverse montane grassland established on quartzite-derived rocks mostly in areas above 900 m a.s.l., with shallow, sandy and severely nutrient-impooverished soil (Silveira et al., 2016). The campo rupestre is a mosaic of rocky outcrops, with sclerophyllous treelets and shrubs growing among an herbaceous

stratum dominated by monocots (Silveira et al., 2016; Figure 1; Appendix S1A–C). The savanna landscape is defined as cerrado *sensu stricto* (hereafter, cerrado), and it is also found on nutrient-poor, but aluminum-rich, clay-rich soils, deeper than those of the campo rupestre (Oliveira et al., 2015, 2016). The cerrado vegetation is dominated by semi-deciduous and deciduous trees and shrubs, usually 3–8 m high and with more than 30% canopy cover, and a relatively continuous herbaceous understorey vegetation (Oliveira-Filho & Ratter, 2002; Figure 1; Appendix S1D–F). Finally, the forest landscape is dominated by evergreen plants, associated with riversides and established on nutrient-rich, clay-rich soils where the water table is close to the surface (Ruggiero et al., 2002; Durigan & Ratter, 2006; Figure 1; Appendix S1G,H). Despite being spatially close, few species are shared between the three vegetation types, resulting in a high species turnover (Hoffmann & Franco, 2003; Rossatto et al., 2009).

In order to compare phenology across the three plant vegetation types, and the putative environmental drivers, three replicate sample areas were selected per vegetation type for a total of nine sample areas (Table 1; Appendix S1). Selection criteria for these areas were geographic proximity to maximize climatic similarity, accessibility and conservation status. One cerrado replicate burned in the third month of the study and was replaced with an alternative replicate cerrado 3 (Table 1; Appendix S1). Each sampling area was nearly 2,000 m².

Sampling was conducted monthly between June 2017 and May 2018, encompassing a whole year. For cerrado 3 (Table 1), the study was conducted between September 2017 and August 2018. The ten most abundant perennial woody species in each study site were selected to obtain a representation of each community. Abundance was determined visually in each sample community, during April. We tagged the first ten individuals of each species that were apparently in the adult stage and at least 5 m apart from each other to minimize the possibility of including clones in the sample. Overall, a total of 70 species from 29 families were selected, with 21 species in campo rupestre, 23 in cerrado and 26 in the forest. Voucher specimens were deposited in the herbarium of the Universidade Federal de Minas Gerais (BHCB).

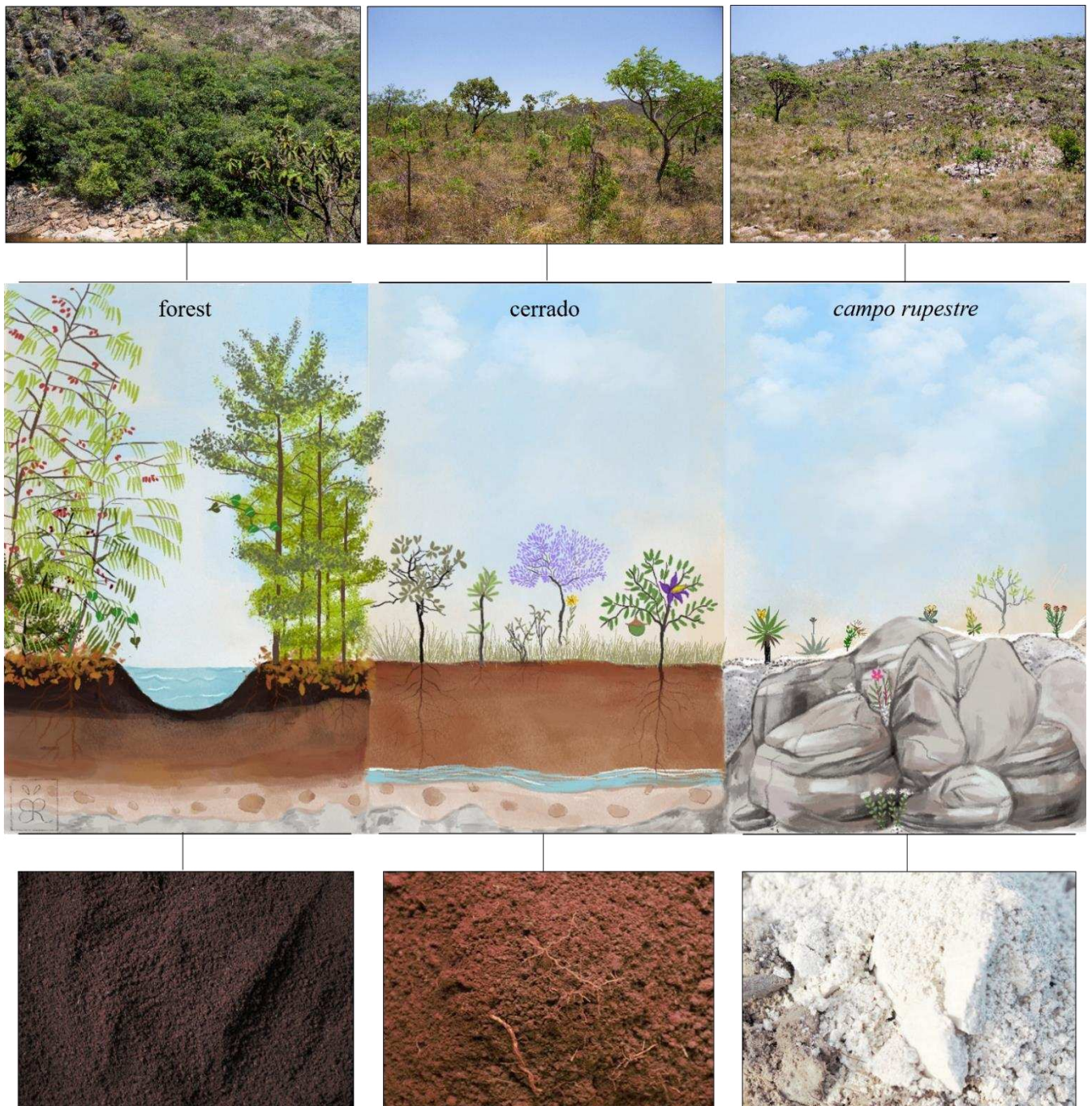


FIGURA 1. Forest-savanna-grassland gradients are common in many tropical areas, including the Serra do Cipó, southeastern Brazil. This gradient represents a *continuum* of edaphic and disturbance variation that maintain the vegetation types (Pillon *et al.*, 2020). The abiotic gradient includes variation in soil physicochemical properties, soil depth and granulometry, water table level, and fire return intervals (Rossatto *et al.*, 2013; Oliveira *et al.*, 2015; Honda & Durigan, 2016; Bond, 2019). This variation in soil conditions and disturbances results in profound changes in species composition, functionality and vegetation structure (Alcantara *et al.*, 2015; Dayrell *et al.*, 2018; Bond, 2019).

TABLE 1 Vegetation type, geographical location and altitude of areas sampled at Serra do Cipó, Southeastern Brazil, for the study of vegetative and reproductive phenology.

Vegetation	Geographical location	Altitude (m)
<i>Campo rupestre</i> 1	19°15.570'S 43°35.000'W	1041
<i>Campo rupestre</i> 2	19°16.550'S 43°35.380'W	1136
<i>Campo rupestre</i> 3	19°15.170'S 43°36.320'W	1048
Cerrado 1	19°16.480'S 43°35.240'W	1268
Cerrado 2	19°15.470'S 43°36.100'W	1009
Cerrado 3	19°20.510'S 43°35.180'W	808
Forest 1	19°16.000'S 43°34.560'W	1033
Forest 2	19°15.190'S 43°36.330'W	1047
Forest 3	19°18.000'S 43°36.030'W	1055

2.2 Climatic data

The climatic characterization of the study area was based on data of mean precipitation, relative humidity and monthly temperature for eight years (2011–2019) from a nearby Long-Term Ecological Research (LTER) site (Silveira et al., 2019). The geographic locations of the climate recording stations (19° 16.140' S, 43° 36.351' W; 19° 15.686' S, 43° 35.139' W) are located at maximum distance of 9.5 km from the study sites (Fig. 2). The climatic regime at Serra do Cipó is Cwb (subtropical highland climate) according to the Köppen classification (Alvares et al., 2013), consists of markedly dry winters (May to September) and wet summers (October to April). Over the eight years of sampling the mean annual rainfall for the area was 1099 mm and the mean annual temperature was 21.5°C (Fig. 2). Our studied year (June 2017–May 2018) was characterized by substantial departures from the historical mean monthly precipitation amounts. Two of the wettest months (November and December) experienced significant decreases in precipitation, whereas February, March and April were especially humid, above the historical mean (Fig. 2).

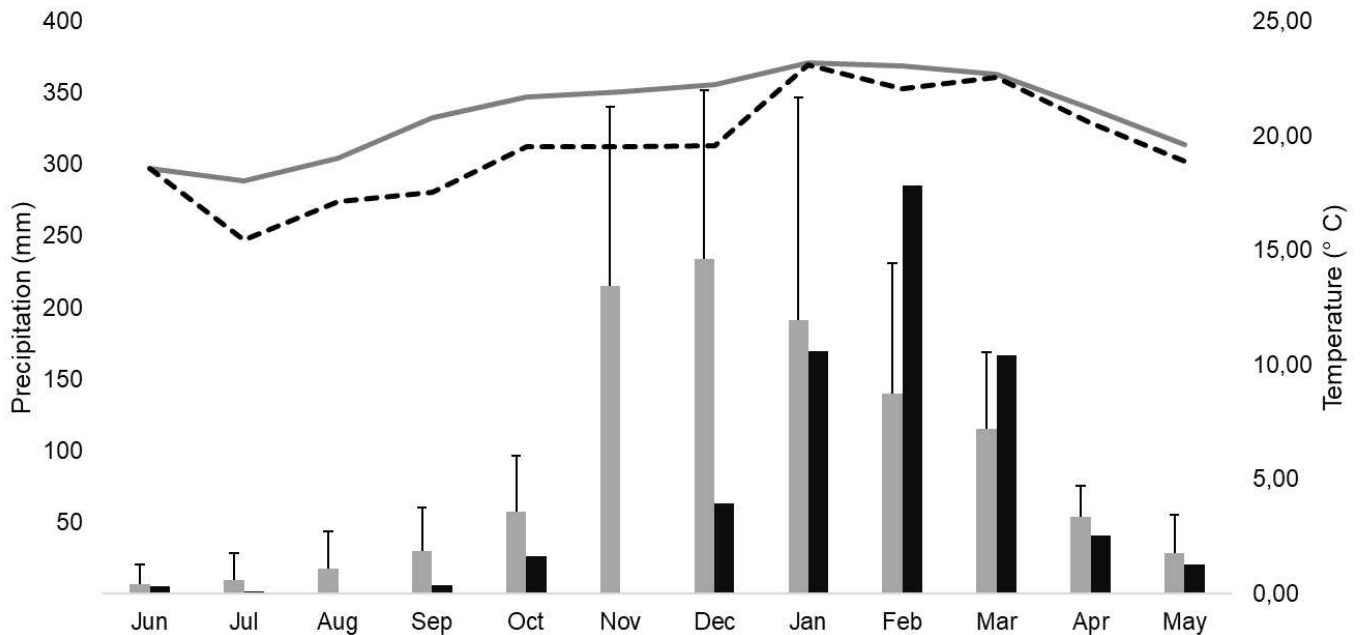


Figure 2 Climatogram for Serra do Cipó, Southeastern Brazil. Precipitation (gray bars) and historical monthly mean temperature (solid line) from 2011 to 2019 (from Silveira *et al.*, 2019) and the study period (black bars and dashed line). Error bars represent the standard deviation.

2.3 Edaphic characterization

The soils of the three vegetation types were characterized in terms of three indicators of soil fertility: cation exchange capacity (CTC), sum of exchangeable bases (SB) and base saturation (V%). CTC represents the total amount of cations ($\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + \text{K}^{+} + \text{H}^{+} + \text{Al}^{3+}$) retained in an exchangeable condition, reflecting the nutrient release capacity of the soil. SB represents the sum of contents of exchangeable cations except $\text{H}^{+} + \text{Al}^{3+}$, which are potentially toxic. Finally, V%, determined by the formula $V\% = (100 * \text{SB} / \text{CTC})$, expresses the percentage of exchangeable CTC, providing an appropriate indicator of the general conditions of soil fertility. We also quantified pH and mean nutrient concentrations in the soil of the three vegetation types, namely: nitrogen (N), phosphorus (P), potassium (K), organic carbon (OM: organic matter), calcium (Ca), magnesium (Mg), hydrogen + aluminum (H + Al), boron (B), copper (Cu), iron (Fe), zinc (Zn) and manganese (Mn). Three soil samples were obtained in each of the sampling sites at the end of the phenological data sampling period. Each sample unit was composed of five subsamples (5 cm in diameter and 0–20 cm deep), which

were at least 10 m apart to take into account the variability of the landscape and to capture environmental variability. Soil samples were then individually air-dried and sieved (<2 mm) to remove large particles and organic debris. The soil chemical analyses were performed by the Instituto de Agronomia (IAC), Campinas, Brazil, following standardized methods (Raij et al., 2001).

To test for significant differences in mean nutrient concentrations, pH, CTC, SB and V% among soils of the three vegetation types, we fitted Generalized Linear Mixed Models (GLMM), with vegetation (fixed factor) and site nested within vegetation (random factor). We assumed a gamma error distribution with a log link function for pH, CTC, SB, V% and all the nutrients except for Cu, N and Mn, which followed a Gaussian error distribution with an identity link function. All models were analyzed using restricted maximum likelihood (REML). All GLMMs were conducted using the MASS package (Venables & Ripley, 2013). A Principal Component Analysis (PCA) was performed to screen for differences in the chemical characteristics of the soils. All statistical analyses were performed using the R software version 3.6.2 (R Development Core Team, 2019).

2.4 Determining phenological patterns

The phenophases of leaf flushing, leaf senescence, flowering (including both flower buds and anthesis) and fruiting (including both unripe and ripe fruits) for each species were evaluated monthly through direct observation of individuals. We used the semi-quantitative scale of Fournier (1974), which includes five categories, from zero to four, with 25% intervals. A category was assigned to each phenophase on a monthly basis, as a proxy of the actual manifested phenology (Morellato et al., 2010). The Fournier intensity index (Fournier, 1974) was determined monthly for each of the six phenophases of all species using the formula: $I = (\sum \text{intensity} / N * 4) * 100$. That is, the intensity values obtained monthly for all individuals of each species were summed, divided by the maximum possible value (i.e. 10 individuals multiplied by 4 value) and then multiplied by 100. The period of manifestation of the seasonal phenophases of each species of *campo rupestre*, cerrado and forest were characterized using circular statistical analysis (Morellato et al., 2010; Staggemeier et al., 2020). The peak intensity of a phenophase was determined as the month with the highest intensity index recorded for each of the phenophases. When the phenophases presented adjacent months with the same maximum intensity index, the peak intensity of the phenophase was determined by the mean of the two

months. A circular distribution was used with the frequency of species showing the peak intensity of the phenophases in each month. This was done by converting months into angles and, given that a circle is 360°, the months were defined by 30° intervals, with January corresponding to 15°, February to 45° and so on (Fisher, 1995; Staggemeier et al., 2020).

Circular analyses were performed with the phenological data of each phenophase in each vegetation type to statistically test for seasonality. We use the circular statistical software Oriana 4.0 (Kovach Computing Services, 2019) to calculate the circular mean (μ) and the length of the mean vector (r), the latter informing how the data are clustered around the mean (where 0 means data are uniformly distributed, and 1 means data are perfectly clustered around the mean angle). Then, we used Rayleigh's test of uniformity to statistically test for seasonality in the phenological pattern (at $\alpha = 0.05$), which indicates whether or not the data follow a unimodal distribution and significant seasonality in phenological patterns (Morellato et al., 2010).

Although the intensity index is the best method to describe phenophases by means of circular distribution representations, its applicability is limited because this index is used only for species with seasonal phenology and it does not allow inferences about phenological synchrony among individuals of the same species (Morellato et al., 1989). For this reason, we also assessed the activity index, which indicates the proportion of individuals sampled per species that show a certain phenophase, allowing an estimation of synchrony at the species level (Morellato et al., 1989). The activity index was calculated by converting the Fournier semi-quantitative scale into presence/absence and estimating the percentage of individuals of the species in the period of maximum activity, namely, manifesting a given phenophase (Morellato et al., 1989).

The vegetative and reproductive phenological patterns of the species were classified based on the activity index as: (a) asynchronous (< 20% of the individual manifested a phenophase), slightly synchronous (20–60%) or highly synchronous (> 60%) (Bencke & Morellato, 2002); and (b) continuous (when a given phenophase is manifested year-round) or seasonal (when the activity index was zero in at least one of the months evaluated, that is, when there was an interruption of the manifestation of the phenophase throughout the year; adapted from Newstrom et al., 1994).

2.5 Phylogenetic signal

Since species assemblage differed among the three vegetation types, we evaluated the role of phylogeny in determining phenological patterns and to disentangle the role of historical (shared evolutionary history) vs. ecological (different communities) drivers of plant phenology. Thus, species in a given clade may show high similarity for any conserved trait with strong phylogenetic signal (historical driver), rather than to differences among vegetation types. The detection of labile traits, in turn, suggests convergences among distantly related species during adaptation to environmental conditions (ecological driver) (Blomberg & Garland, 2002; Ackerly, 2009). To evaluate the influence of evolutionary history on the seasonality of each phenophase, phylogenetic signal was quantified for the phenophases of leaf senescence, leaf flushing, anthesis and ripe fruit, due to strong correlations between reproductive phenophases (floral bud and anthesis, and unripe and ripe fruit, respectively). We built a phylogenetic tree including only species with seasonal phenology for each phenophase evaluated. The evolutionary relationships between species were obtained using the latest dated phylogeny for vascular plants based on a molecular data set (Smith & Brown, 2018), using the 'phylo.maker' function implemented in the R package V.PhyloMaker (Jin & Qian, 2019).

Methods to estimate phylogenetic signal can differ in performance (Münkemüller et al., 2012), so the two most common metrics for quantifying phylogenetic signal of phenophases were used: Blomberg's K (Blomberg et al., 2003) and Pagel's Lambda (λ ; Pagel, 1999) statistics. Significance was determined from generating 1000 random trees. Both metrics were calculated using the R package picante (Kembel et al., 2010). Due to the circular nature of the phenological data, the mean angle of the phenological peak of each species was linearized through species ordination based on a matrix of angular distances between species (principal coordinate analysis; PCoA) (Staggemeier et al., 2020). When the first phenological vector explained more than 70% of the variation in phenology, the second vector was not evaluated, assuming that the first vector is sufficient to explain the position of species in the phenological space. Thus, phenological vectors were used as a response variable in subsequent phylogenetic signal analyses.

3. Results

3.1 Edaphic characterization

We found significant variation in soil properties among the vegetation types. The soils of *campo rupestre* and cerrado did not differ significantly in the mean concentrations of N, P, OM, Mg, B, Fe and Zn, but the mean concentrations of these elements in forest soils were significantly higher than *campo rupestre* and cerrado (Appendix S2). K concentrations differed significantly among the vegetation types, following a forest > cerrado > *campo rupestre* gradient (Appendix S2). Mean concentrations of Ca, Cu, Mn and H + Al were not statistically different among vegetation types. There was also no statistical difference between soils in relation to the three interchangeable cause indicators CTC, SB and V% (Appendix S2). The soils of the cerrado showed a pH significantly higher (i.e. less acidic) than those of *campo rupestre* and forest (Appendix S2). According to these results, the PCA revealed that the forest separates from *campo rupestre* and cerrado mainly along PC1 (40.6% of variance explained), which was positively correlated with the concentrations of N, P, OM, Mg, B, Fe, Zn, Mn, H + Al and CTC (Fig. 3). Additionally, given the similar concentrations of these elements in the *campo rupestre* and cerrado, the PCA did not separate these two vegetations along PC1 (Fig. 3). Along PC2 (28.1% of variance explained), almost all sampling sites from *campo rupestre* and cerrado remained very similar, except for only one sampling site (cerrado 1) that had lower values for Ca, SB, V% and pH, separating from the remaining along the PC2 axis (Fig. 3).

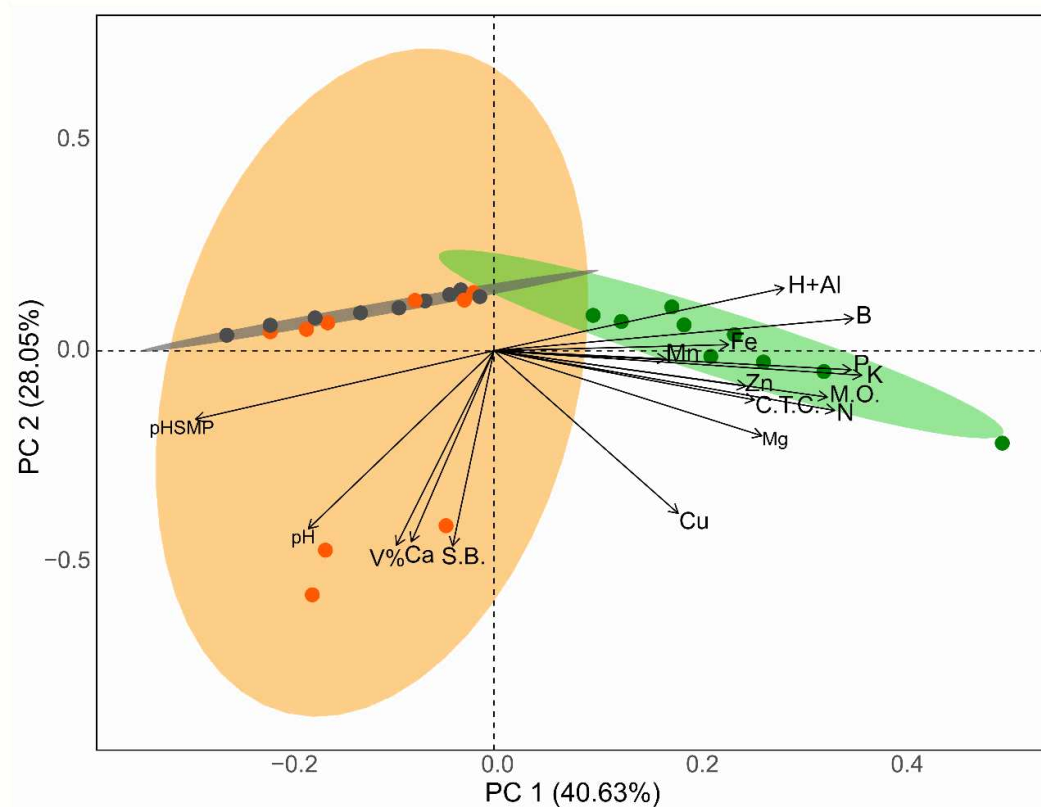


FIGURE 3 Biplot representation of trait scores on the first two axes of the principal component analysis of soil chemistry and pH from *campo rupestre* (grey dots and ellipse), cerrado (orange dots and ellipse) and forest (green dots and ellipse) in Serra do Cipó, Southeast Brazil. CTC = cation exchange capacity; SB = sum of bases; and V% base saturation; N = nitrogen, P = phosphorus, K = potassium, OM = organic matter, Ca = calcium, Mg = magnesium, H + Al = hydrogen + aluminum, B = boron, Cu = copper, Fe = iron, Zn = zinc; Mn = manganese.

3.2 Seasonality of phenophases along the environmental gradient

Campo rupestre had species with flushing leaves between September and April without a significant unimodal distribution (Fig. 4A-B) and senescence throughout the year, resulting in a non-seasonal pattern (5A-B; Appendix S3). Leaf flushing in cerrado species had a significant unimodal distribution clustered around the mean angle corresponding to October, at the onset of the rainy season ($Z = 7.50$, $p < 0.05$; Fig. 4C-D), whereas senescence had a significant unimodal distribution clustered around the mean angle corresponding to August, at the end of the dry season ($Z = 12.54$, $p < 0.001$; Fig. 5C-D). In the forest, flushing ($Z = 6.61$, $p = 0.001$; Fig. 4E-F) and senescence ($Z = 11.46$, $p < 0.01$; Fig. 5E-F) unimodal distributions were similar to the cerrado. During the dry spell in November, no species from *campo rupestre* flushed new leaves (Fig. 4B). In stark contrast, for forest species, leaf flushing had a significant unimodal distribution clustered around the mean angle corresponding to November, despite the anomalous lack of precipitation at that time (Fig. 4F).

The production of flower buds and anthesis in species from *campo rupestre* occurred throughout the year, with non-significant variation among seasons (Fig. 6A-C; Appendix S3). For the cerrado species, the peak of flower bud production had a significant unimodal distribution clustered around the mean angle corresponding to October ($Z = 3.20$, $p < 0.05$; Fig. 6D) and, sequentially, the anthesis mean angle, between October and November ($Z = 4.51$, $p < 0.01$; Fig. 6E). In the forest, only about 60% of the species were observed to be flowering and fruiting, which means that ten out of the 26 forest species studied did not show any reproductive event during the observational period. The mean angle of flower bud production was between August and September, at the end of the dry season ($Z = 6.43$, $p < 0.001$), but anthesis was non-seasonal (Fig. 6G-I). Flower buds and flowers were rare or absent during the dry spell in *campo rupestre* (Fig. 6C).

Fruiting was significantly seasonal only for *campo rupestre*, wherein the mean angle of unripe fruits occurred between June and July, in the middle of the dry season ($Z = 4.79$, $p < 0.01$; Figure 7A). Ripe fruits occurred between September and October, in the dry-to-rainy transition season ($Z = 3.32$, $p < 0.05$; Fig. 7B; Appendix S3). Cerrado and forest species with unripe and ripe fruits were found year-round (Fig. 7D-I; Appendix S3). The production of unripe and ripe fruits decreased during the dry spell in *campo rupestre*, but not in the other vegetation types (Fig. 7).

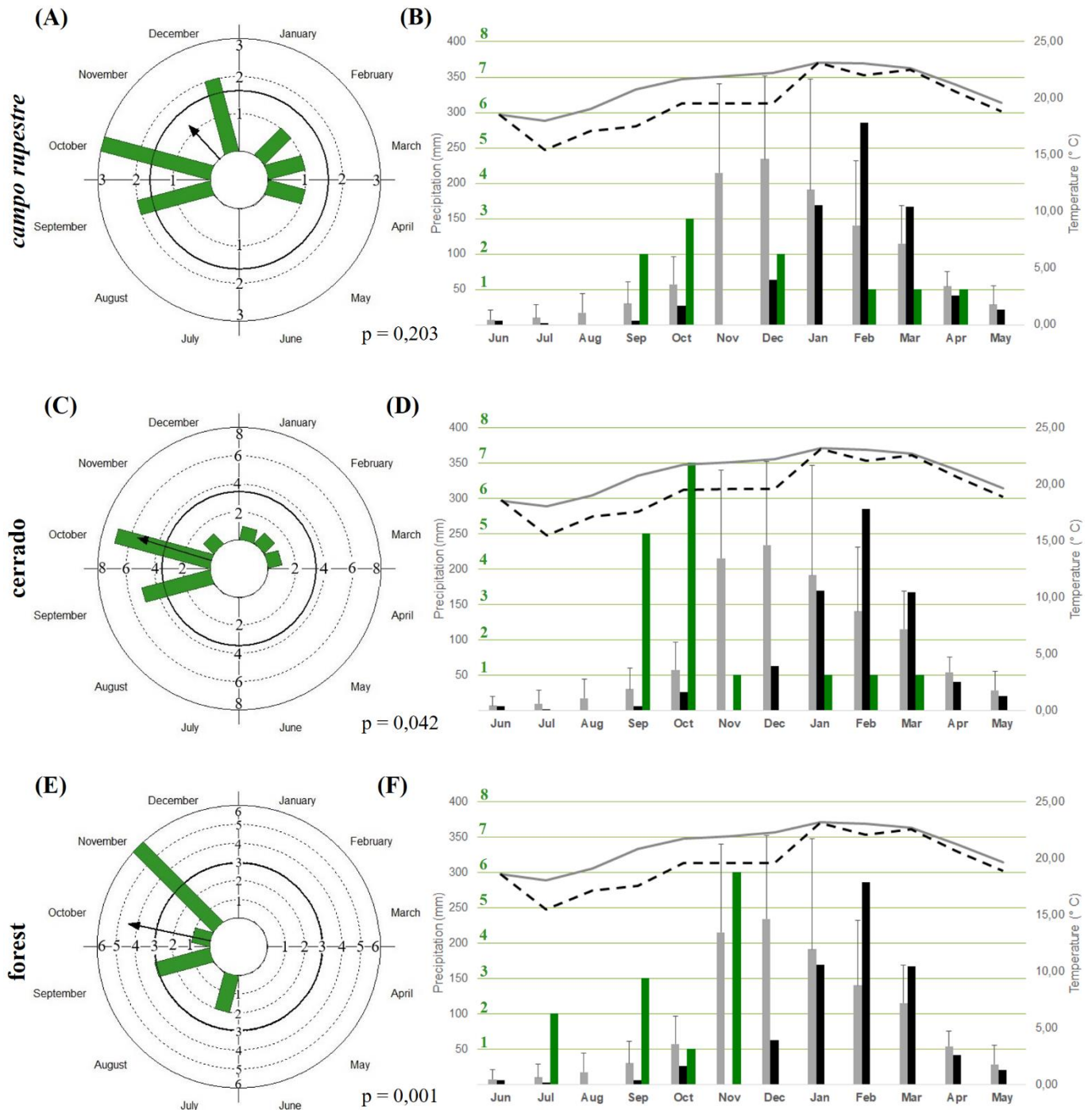


FIGURE 4 Leaf flushing phenology of seasonal species of *campo rupestre* (A-B), cerrado (C-D) and forest (E-F) vegetation types. Green bars show the numbers of species at peak of leaf flushing. In the circular graphs, the arrows point to the mean angle (μ); the length of the arrow indicates concentration around the mean, that is, the degree of seasonality; and the black circle is the significance threshold. The results of the Rayleigh test are shown for each graph and are available in Appendix S3. In the climatograms, gray bars and the solid line indicate historical monthly precipitation and temperature, respectively (from Silveira *et al.*, 2019); black bars and dashed line indicate the study period precipitation and temperature, respectively; error bars represent the standard deviation.

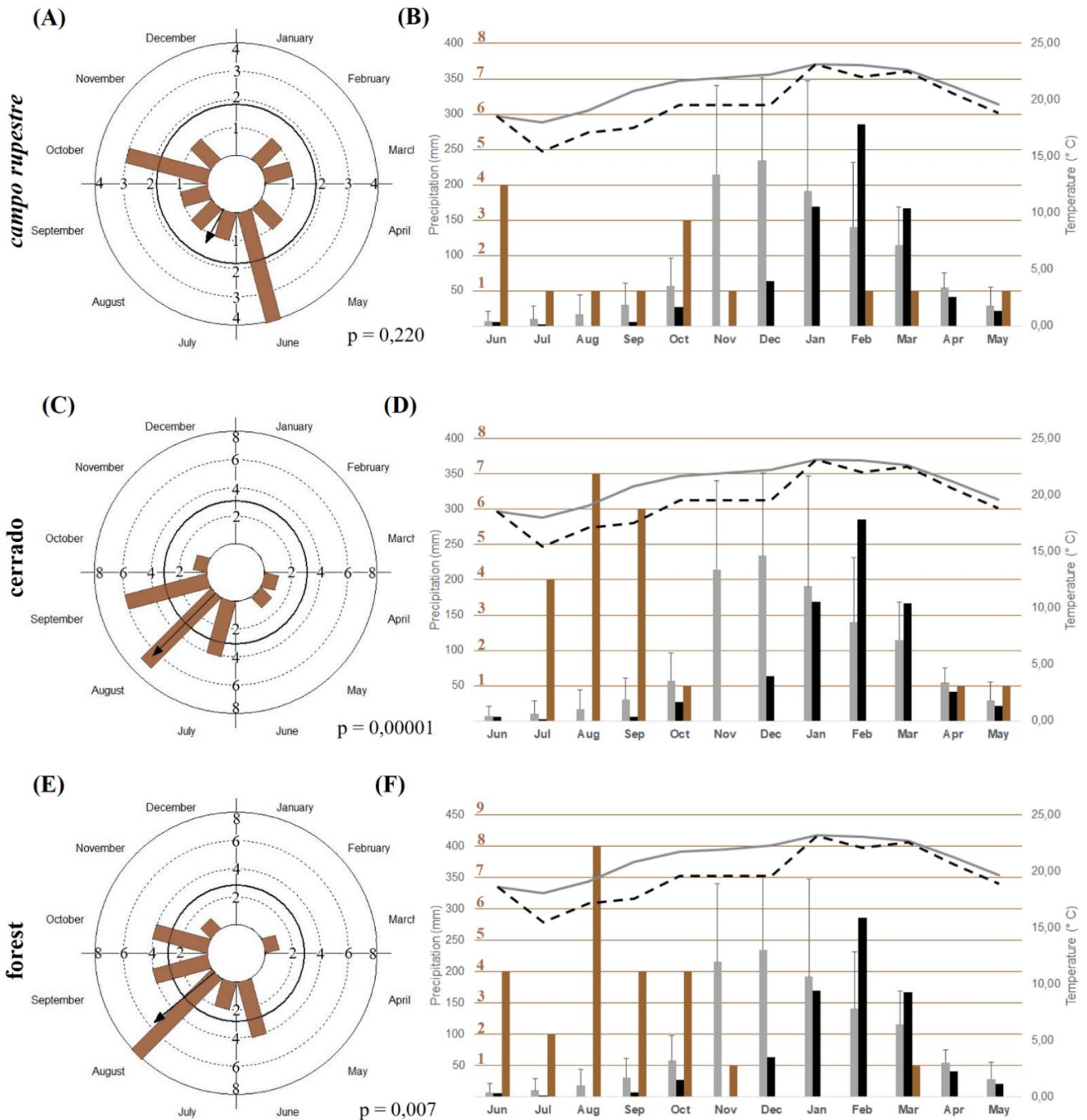


FIGURE 5 Leaf senescence phenology of seasonal species of *campo rupestre* (A-B), cerrado (C-D) and forest (E-F) vegetation types. Brown bars show the numbers of species at peak of senescence. In the circular graphs, the arrows point to the mean angle (μ); the length of the arrow indicates concentration around the mean, that is, the degree of seasonality; and the black circle is the significance threshold. The results of the Rayleigh test are shown for each graph and are available in Appendix S3. In the climatograms, gray bars and the solid line indicate historical monthly precipitation and temperature, respectively (from Silveira *et al.*, 2019); black bars and dashed line indicate the study period precipitation and temperature, respectively; error bars represent the standard deviation.

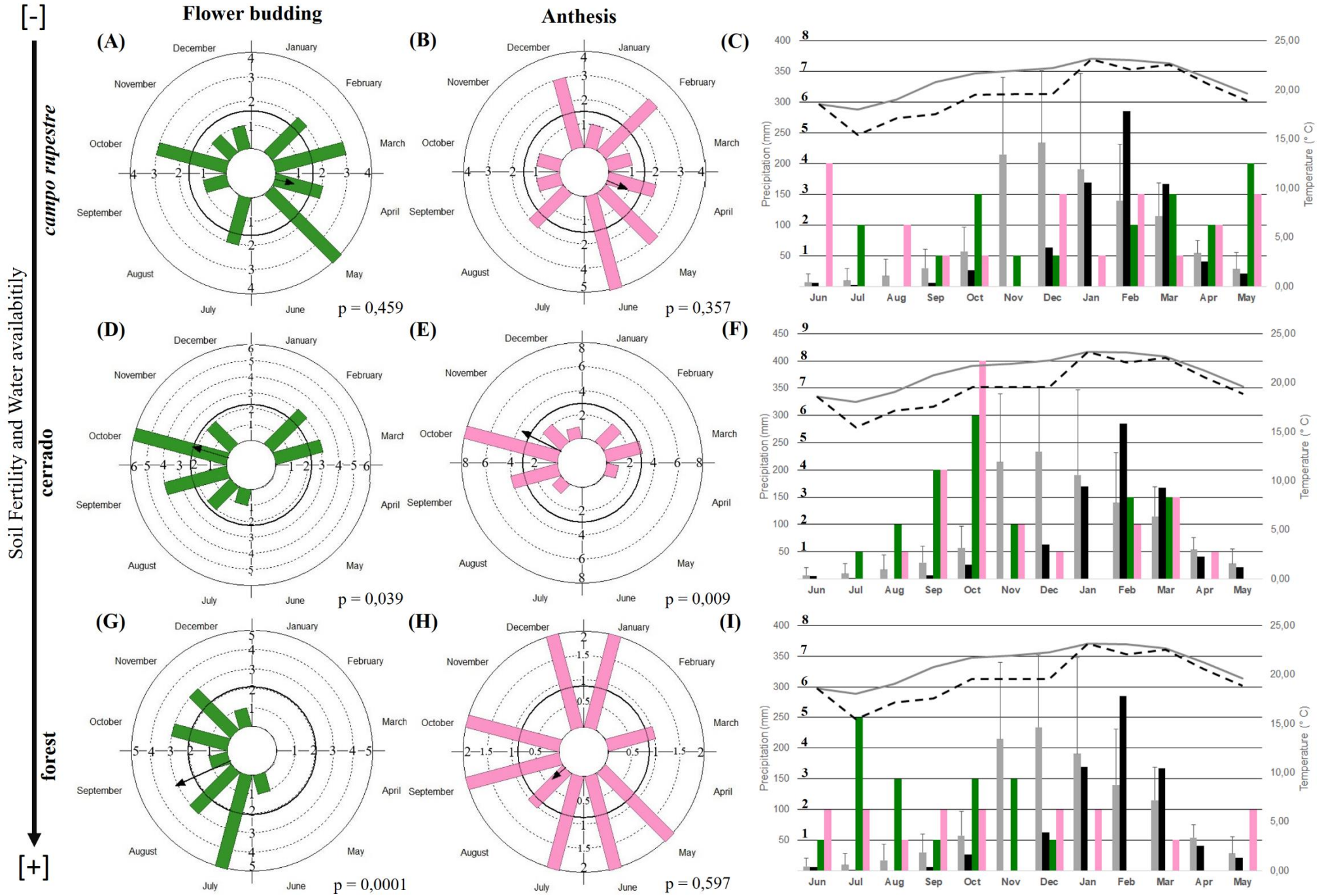


FIGURE 6 Reproductive phenology of seasonal species of *campo rupestre* (A-B-C), cerrado (D-E-F) and forest (G-H-I) vegetation types. Green and pink bars show the numbers of species at peak of flower budding and of anthesis, respectively. In the circular graphs, the arrows point to the mean angle (μ); the length of the arrow indicates concentration around the mean, that is, the degree of seasonality; and the black circle is the significance threshold. The results of the Rayleigh test are shown for each graph and are available in Appendix S3. In the climatograms, gray bars and the solid line indicate historical monthly precipitation and temperature, respectively (from Silveira *et al.*, 2019); black bars and dashed line indicate the study period precipitation and temperature, respectively; error bars represent the standard deviation.

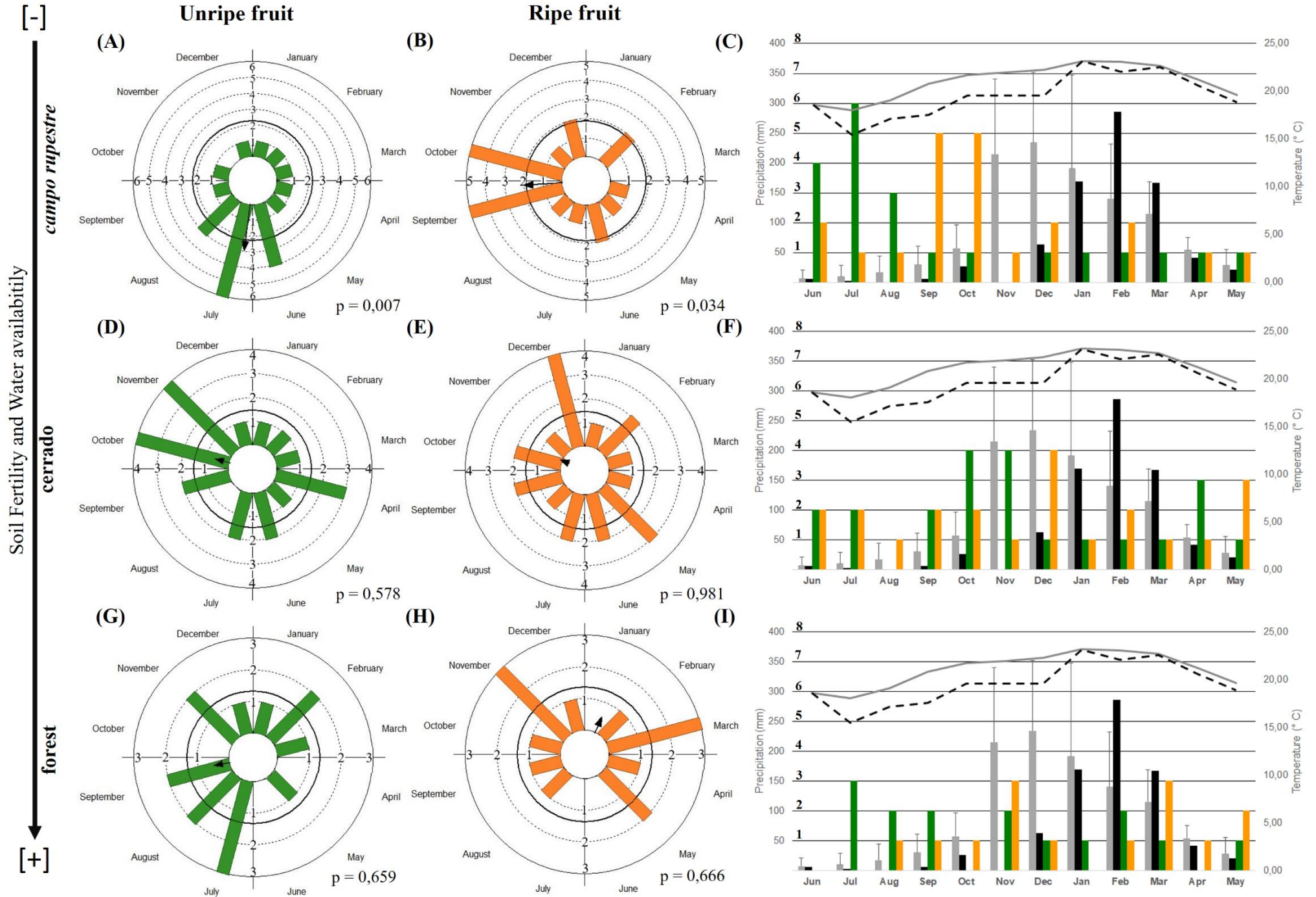


FIGURE 7 Reproductive phenology of seasonal species of *campo rupestre* (A-B-C), cerrado (D-E-F) and forest (G-H-I) vegetation types. Green and orange bars show the numbers of species at peak of unripe fruit and of ripe fruit, respectively. In the circular graphs, the arrows point to the mean angle (μ); the length of the arrow indicates concentration around the mean, that is, the degree of seasonality; and the black circle is the significance threshold. The results of the Rayleigh test are shown for each graph and are available in Appendix S3. In the climatograms, gray bars and the solid line indicate historical monthly precipitation and temperature, respectively (from Silveira *et al.*, 2019); black bars and dashed line indicate the study period precipitation and temperature, respectively; error bars represent the standard deviation.

3.3 Phenological strategies and synchrony of phenophases

Seventy percent of cerrado species showed a seasonal phenological strategy for leaf flushing, whereas no dominant strategy was observed for *campo rupestre* and forest (about 50% of species were continuous or seasonal; Table 2A; Appendix S4). More than 90% of the species in the three vegetation types were classified as highly synchronous (Table 2B; Appendix S4). A low proportion of *campo rupestre* species (66%) showed a seasonal strategy for leaf senescence, in contrast to the cerrado (87%) and forest (92%) (Table 2; Appendix S4). For this phenophase, the species from *campo rupestre* and cerrado were more synchronous (76% and 87% with high synchrony, respectively) than species of the forest (38% with high synchrony) (Table 2B; Appendix S4).

Most species in the *campo rupestre* and the cerrado, and all species with any reproduction detected in the forest, showed a seasonal phenological strategy for all reproductive phenophases (Table 2A; Appendix S4). For the production of flower buds, most species from *campo rupestre* and cerrado showed high synchrony (76% and 73%, respectively), while more than 50% of species from forest species were classified as asynchronous or slightly synchronous (Table 2B; Appendix S4). For anthesis, the proportion of species with high synchrony was lower than in flower buds, in all vegetation types (38%, 52% and 19%, for *campo rupestre*, cerrado and forest, respectively). In agreement with anthesis, subsequent fruiting showed the same results, with 38%, 52% and 19% of both unripe and ripe fruits in the *campo rupestre*, cerrado and forest, respectively.

3.4 Phylogenetic signal

The results for the analysis of phylogenetic signal for the mean phenological angle of the four phenophases analysed (leaf flushing, leaf senescence, anthesis and ripe fruit) indicated the lack of a significant phylogenetic signal for both K and λ statistics (Appendix S5). This result indicates that phenological patterns were not constrained by phylogenetic relatedness.

TABLE 2 Classification of (A) phenological strategies (continuous or seasonal) and (B) synchrony (asynchronous, slightly synchronous or highly synchronous) of phenophases of 70 species in three vegetation types at Serra do Cipó, Southeastern Brazil. “N” represent the number of species scored for *Campo rupestre*, Cerrado and Forest.

(A) Phenological strategies		N	Leaf flushing	Leaf senescence	Flower budding	Anthesis	Unripe fruit	Ripe fruit
<i>Campo rupestre</i>	Continuous	21	11 (52.3%)	7 (33.3%)	2 (9.5%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
	Seasonal		10 (47.6%)	14 (66.6%)	19 (90.4%)	21 (100%)	21 (100%)	21 (100%)
Cerrado	Continuous	23	7 (30.4%)	3 (13.0%)	2 (8.6%)	1 (4.3%)	1 (4.3%)	1 (4.3%)
	Seasonal		16 (69.5%)	20 (86.9%)	21 (91.3%)	22 (95.6%)	22 (95.6%)	22 (95.6%)
Forest	Continuous	26	14 (53.8%)	2 (7.6%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
	Seasonal		12 (46.1%)	24 (92.3%)	17 (65.3%)	16 (61.5%)	16 (61.5%)	16 (61.5%)
(B) Synchrony		N	Leaf flushing	Leaf senescence	Flower budding	Anthesis	Unripe fruit	Ripe fruit
<i>Campo rupestre</i>	Asynchronous	21	0 (0%)	0 (0%)	2 (9.5%)	3 (14.2%)	3 (14.2%)	3 (14.2%)
	Slight synchrony		1 (4.7%)	5 (23.8%)	3 (14.2%)	10 (47.6%)	10 (47.6%)	10 (47.6%)
	High synchrony		20 (95.2%)	16 (76.1%)	16 (76.1%)	8 (38.0%)	8 (38.0%)	8 (38.0%)
Cerrado	Asynchronous	23	1 (4.3%)	0 (0%)	0 (0%)	2 (8.6%)	2 (8.6%)	2 (8.6%)
	Slight synchrony		0 (0%)	3 (13.0%)	6 (26.0%)	9 (39.1%)	9 (39.1%)	9 (39.1%)
	High synchrony		22 (95.6%)	20 (86.9%)	17 (73.9%)	12 (52.1%)	12 (52.1%)	12 (52.1%)
Forest	Asynchronous	26	0 (0%)	2 (7.6%)	3 (11.5%)	3 (11.5%)	3 (11.5%)	3 (11.5%)
	Slight synchrony		2 (7.6%)	14 (53.8%)	6 (23.0%)	8 (30.7%)	8 (30.7%)	8 (30.7%)
	High synchrony		24 (92.3%)	10 (38.4%)	8 (30.7%)	5 (19.2%)	5 (19.2%)	5 (19.2%)

4. Discussion

4.1 Soil properties

Our assessment of soil physicochemical properties across the grassland-savanna-forest gradient indicates that forest soils had greater amount of all macronutrients analyzed compared to the soils of cerrado and *campo rupestre*, including N and P, the two most limiting nutrients for plant growth (Miatto et al., 2016). The results of the PCA indicate that the forest soils had different chemical properties than the soils of *campo rupestre* and cerrado, which were very similar, except for higher K in the cerrado than in *campo rupestre* and cerrado. However, acidity is considered one of the main determinants of soil fertility worldwide, as nutrient availability is low in acidic soils (Delhaize & Ryan, 1995; Lambers et al., 2008; Maire et al., 2015). Therefore, more acidic soils in *campo rupestre* suggest that its soils could be more infertile than the cerrado. Hence, the differences soil fertility followed a forest > cerrado \geq *campo rupestre* gradient.

In addition to chemical differences, these three vegetation types experience different levels of water availability, created by differences in the physical properties and depths of the soil. Forest soils have the highest water availability throughout the year due to their association with perennial water courses (Ruggiero et al., 2002; Durigan & Ratter, 2006 - Fig. 1). Cerrado species have longer root systems which access water in deep soils, thus remaining moist via the permanent water table during the dry season (Eiten, 1972; Oliveira et al., 2015; Schaefer et al., 2016 - Fig. 1). On the other hand, *campo rupestre* vegetation establishes in very shallow soils, especially those on rocky outcrops, leading to long periods of severe water limitation (Lüttge et al., 2007; Alcantara et al., 2015; Oliveira et al., 2015; Silveira et al., 2016 - Fig. 1). Another indicator that allows differentiating the soils of the three vegetation types in terms of water availability is the amount of organic matter (OM), which increases water retention potential (Cupta & Larson, 1979; Rawls et al., 1991). Thus, higher OM concentration in forest soils suggest greater water retention capacity than those of cerrado and *campo rupestre*. Although the three vegetation types are subjected to a similar highly seasonal rainfall condition, the soil environment and properties can modify the climatic signal perceived by the plants. Therefore, the differences in the amount of OM, associated with permanent rivers and soil depth across the three vegetation types create a water-availability gradient also in the direction of forest > cerrado > *campo rupestre*. This water-availability gradient further widens the absorption-dependent nutritional differences between plants in cerrado and *campo rupestre*.

Nutrient and water limitation can directly influence the physiological mechanisms involved in the development timing of reproductive and vegetative organs (Wright & Westoby, 2003; Teixido et al., 2019) and in nutrient relocation (Kobe et al., 2005), ultimately generating

different phenological strategies. Thus, because of costs associated with leaf, flower and fruit construction (Wright et al., 2004; Teixido et al., 2019), the seasonality and synchrony of phenophases related to leaf flushing, flowering and fruiting patterns in the three vegetation types stress that soil properties can potentially drive different phenological responses of plant communities in seasonal Neotropical environments, even in similar climatic conditions. These differences in phenological strategies among the communities of the three vegetation types were not explained by phylogenetic relationships, which indicates that phenology-related strategies diverged even in closely related species that have diversified into different ecological niches, rather than sharing an influence of common ancestry (Ackerly, 2009; Teixido & Valladares, 2019). Phenological strategies can also be related to plant growth form (Iversen et al., 2009), but plants that were sampled included only perennial shrubs and trees (Appendix S4), minimizing the chances that growth-forms have played a pivotal role in determining phenological responses.

4.2 Vegetative phenology

Analysis of the edaphic gradient of water and nutrient availability in the direction forest > cerrado > *campo rupestre* reveals that the lower availability of soil resources corresponds to a more continuous leaf senescence. Species adapted to extremely impoverished soils tend to develop strategies that improve the acquisition and maintenance of resources (Lambers et al., 2008; Hopper, et al., 2016; Dayrell et al., 2018). It has been repeatedly shown that the mean residence time of nutrients that limit plant growth is typically longer in plants that grow in infertile habitats (Vásquez de Aldana & Berendse, 1997; Oliveira et al., 2015). Since the process of leaf senescence always results in a loss of resources, regardless of nutrient reabsorption rates (Wright et al., 2004), increasing leaf lifespan is arguably a strategy to conserve foliar nutrients in infertile environments (Escudero et al., 1992; Wright & Westoby, 2003; John et al., 2017). The lack of a significant unimodal distribution for leaf senescence in seasonal species from *campo rupestre* suggests that the plants from this vegetation have greater tolerance for periods of water limitation without total leaf senescence, a nutrient conservation strategy in infertile environments (Oliveira et al., 2015; Dayrell et al., 2018). Therefore, the low soil fertility in *campo rupestre* probably induces a strong environmental filter that prevents the selection of strategies that maximize leaf turnover (Abrahão et al., 2018).

In cerrado and forest communities, leaf senescence showed a significant unimodal distribution with the mean angle corresponding to August, coinciding with the peak of the dry season. Leaf senescence following dry conditions considerably decreases transpiration mediated water loss during water-limited periods. Therefore, the phenological pattern in both the cerrado and the forest may be more restricted by water availability than nutrient availability (e.g. Camargo et al., 2018). This is a well-known strategy related to water use efficiency in the cerrado, which is dominated by deciduous and semi-deciduous species (Williams et al. 1997; Lenza & Klink, 2006; Camargo et al., 2018). All three vegetation types comprised many species with continuous leaf flushing, indicating a general pattern of investment in the production of new leaves regardless of seasonality. Despite the absence of a unimodal distribution for leaf flushing in *campo rupestre*, the most water-limited vegetation type, species showed the capacity to respond to precipitation pulses, even if those pulses were small, for example the widespread leaf flushing in September and October. Leaf flushing ceased during the dry spell in November and resumed in December, when precipitation increased again. This pattern can be explained by the presence of a shallow root system in many *campo rupestre* plant species, that helps the exploitation of the rain pulses (Nobel et al., 1990; Oliveira et al., 2016; Brum et al., 2017).

The cerrado shares some of the characteristics exhibited by the *campo rupestre* plant species, but most seasonal species had a flushing mean angle corresponding to September and October, at the dry-to-wet season transition. This rapid and synchronous production of leaves immediately after the first small rain events can be interpreted as an adaptation to maximize water supply (Lieberman & Lieberman, 1984; Aide, 1992), increase leaf expansion and avoid herbivory by temporal escape (Aide, 1988, 1992; Franco et al., 2004; Camargo et al., 2018). However, this pattern contrasts strongly with that exhibited by the forest sites, where all seasonal species leaf out from July through November, the driest portion of the 12-month period, with most species showing a mean angle corresponding to November. This can indicate that in the deeper soils, associated with permanent rivers, and even potentially using groundwater reserves, the flushing of new leaves is independent of precipitation regimes.

4.3 Reproductive phenology

The species of the three vegetation types were highly seasonal for all reproductive phenophases. However, plants from *campo rupestre* did not show a significant interspecific synchrony (i.e. flowering peaks), despite species-specific seasonality, which generates a

continuous community pattern of flowering, as recently shown by Rocha et al. (2016) and Le Stradic et al. (2018). This strategy is not uncommon in seasonal Neotropical environments, especially among congeneric species, and it allows the simultaneous exploitation of the pollinator assemblage and the avoidance of heterospecific pollen transfer (Gottsberger, 1999). In the cerrado, flower buds and anthesis occurred mainly from July to November — the driest period of the entire sampling year. Since the production and maintenance of physiologically active flowers requires water availability (Teixido et al., 2019), this strategy can be related to the deeper layers of the cerrado soil that remain moist through the permanent water table. Although this seasonal pattern was similar in the forest for flower buds, anthesis was detected year-round in the forest. This continuous pattern of anthesis may be associated with the higher annual water availability in the forest. Therefore, a set of biotic and abiotic factors may have simultaneously acted to select the flowering strategies reported here across the vegetation types.

Ripe fruits were found year-round in the cerrado and forests, but they were found mainly at the end of the dry season in *campo rupestre*. The period of fruit ripening and dispersal is a key factor determining plant fitness since water availability in the soil is the main limiting factor for the establishment and growth of seedlings in seasonal tropical ecosystems (Franco, 2002; Baskin & Baskin, 2014). Given that *campo rupestre* communities are under stronger water limitation, seed shedding at the end of the dry season allows germination to occur with the first rain events of the wet season (Coelho et al., 2008; Salazar et al., 2011; Le Stradic et al., 2018). This strategy maximizes the seedlings' growth period as it allows seedlings to develop an efficient rooting system and/or accumulate sufficient reserves to survive the subsequent dry season (Frankie et al., 1974; Franco, 2002). In the cerrado, despite the year-round seed dispersal pattern, seed germination is modulated by dormancy. Establishment also occurs at the onset of the rainy season (Escobar et al., 2018). In forests, water is more available throughout the year, probably relaxing abiotic filters for seedling establishment, allowing for year-round fruit ripening and seed dispersal. The contrasting prevalence of fruiting either in the dry or rainy season may also depend on the dominant mode of seed dispersal. Species that produce dry fruits normally peak during the dry season (Escobar et al., 2018), since fruit dehiscence and seed dispersal can be facilitated by the action of the characteristic winds of this season (Frankie et al., 1974; Rathcke & Lacey, 1985). Fleshy fruits are produced during the rainy season given that they require greater water availability for their development (Chen et al., 2017). Therefore, in *campo rupestre*, fruit ripening at the end of the dry season may be an additional advantageous strategy because most species of this vegetation type are barochoric or wind-dispersed

(Conceição et al., 2007; Arruda et al. 2021). In forests, where most species producing fleshy fruits are mainly dispersed by birds (Kuhlmann & Ribeiro, 2016), year-round fruit production can decrease competition for dispersers. Relaxed competition for seed dispersers in forests may account for an asynchronous fruiting phenology, likely spreading establishment to times when soil conditions are favorable for seedling survival and growth for relative longer periods

5. Conclusion

Using a grassland-savanna-forest gradient with contrasting soil properties but under the similar climatic regime, we demonstrated differences in vegetative and reproductive phenology among dominant woody plant species. Given that all vegetation types occurred under similar climatic regimes, our study suggests that variation in soil physicochemical properties help to explain plant phenology at the community-level. Cerrado and forest communities had similar phenological strategies, while species from *campo rupestre*, the vegetation type with lowest water and nutrient availabilities, showed a higher capacity to respond to precipitation pulses, probably owing to specialized mechanisms that maximize resource acquisition and conservation. We argue that more severe environmental filters in *campo rupestre* may have shaped their different phenological patterns. In our study, the departure in precipitation patterns from the historical averages provided an additional opportunity to investigate how communities respond to precipitation pulses. However, because of such departures, further studies spanning longer sampling periods will yield further information about the phenological responses to both climate and soils. Future studies also need to assess how these three vegetation types respond phenologically to fire events, which is a potential abiotic driver of phenology in tropical savannas (Pilon et al., 2020). Addressing these issues will be important to understand vegetation dynamics in megadiverse tropical gradients, especially under the projected climate-change scenarios.

6. Author contributions

CSO and FAOS planned and designed the study; CSO, JVSM, ALT and MRRA collected the data; CSO and MRRA were responsible for Data Curation; JVSM and CSO performed the analysis; all authors discussed the results; SDO led the writing of the manuscript

with great assistance and contributions of all authors; FAOS provided funding acquisition and CSO carried the project administration.

7. Acknowledgements

We thank T. Cornelissen, F. Coelho and P. Maruyama for providing comments that improved the quality of previous versions of the manuscript. We are grateful to Meyer, P. B and Álvares, B. N. for helping in data collection during the fieldwork. We thank Joseph R. McAuliffe, for his extremely relevant contribution, and David Ward, for his valuable comments.

8. Funding

FAOS is supported by grants from CNPq and FAPEMIG. JVSM is supported by a scholarship from Fulbright/CAPES.

9. Data availability statement

The data that support the findings of this study are openly available in figshare at <https://figshare.com/s/6d463a3ae0716feea08a>

10. References

- Abernethy, K., Bush, E. R., Forget, P. M., Mendoza, I., & Morellato, L. P. C. (2018). Current issues in tropical phenology: a synthesis. *Biotropica*, 50, 477–482. <https://doi.org/10.1111/btp.12558>
- Abrahão, A., de Britto Costa, P., Lambers, H., Andrade, S. A. L., Sawaya, A. C. H. F., Ryan, M. H., & Oliveira, R. S. (2018). Soil types filter for plants with matching nutrient-acquisition and -use traits in hyperdiverse and severely nutrient-impooverished *campos rupestres* and cerrado in Central Brazil. *Journal of Ecology*, 107, 1302–1316. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13111>

- Ackerly, D. D. (2009). Conservatism and diversification of plant functional traits: evolutionary rates versus phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 19699–19706. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901635106>
- Aide, T. M. (1988). Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature*, 336, 574–575. <https://doi.org/10.1038/336574a0>
- Aide, T.M. (1992). Dry season leaf production and escape from herbivory. *Biotropica*, 24, 532–537. <https://doi.org/10.2307/2389016>
- Alcantara, S., Mello-Silva, R., Teodoro, G. S., Drequeceler, K., Ackerly, D. D., & Oliveira, R. S. (2015). Carbon assimilation and habitat segregation in resurrection plants: a comparison between desiccation- and non-desiccation-tolerant species of Neotropical Velloziaceae (Pandanales). *Functional Ecology*, 29, 1499–1512. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12462>
- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., de Moraes Gonçalves J. L., & Sparovek, G. (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22, 711–728
- Arruda, A. J., Junqueira, P. A., Rodrigues, H. T. S., Yvanez, F., Poschlod, P., Silveira, F. A. O., & Buisson, E. (2020). Limited seed dispersability in a megadiverse OCBIL grassland. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1–13. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa145>
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (Eds.) (2014). *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination* (2nd ed.). San Diego, US: Academic Press. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Bencke, S. C., & Morellato, L. P. C. (2002). Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. *Revista Brasileira de Botânica*, 25, 269–275. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042002000300003>
- Blomberg, S. P., & Garland, T. Jr. (2002). Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 899–910. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00472.x>
- Blomberg, S. P., Garland, T. Jr., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–745. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x>

- Bond, W. J. (Ed.) (2019). *Open ecosystems: ecology and evolution beyond the forest edge*. UK: Oxford University Press.
- Borchert, R. (1998). Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes. *Climatic Change*, 39, 381–393. <https://doi.org/10.1023/A:1005383020063>
- Borchert, R., Renner, S. S., Calle, Z., Navarrete, D., Tye, A., Gautier, L., “...”, & von Hildebrand, P. (2005). Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature*, 433, 627–629. <https://doi.org/10.1038/nature03259>
- Brum, M., Teodoro, G. S., Abrahão, A., & Oliveira, R. S. (2017). Coordination of rooting depth and leaf hydraulic traits defines drought-related strategies in the *campos rupestres*, a tropical montane biodiversity hotspot. *Plant and Soil*, 420, 467–480. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3330-x>
- Buisson, E., Le Stradic, S., Silveira, F. A. O., Durigan, G., Overbeck, G. E., Fidelis, A., “...”, & Veldman, J. W. (2018). Resilience and restoration of tropical and subtropical grasslands, savannas, and grassy woodlands. *Biological Reviews*. <https://doi.org/doi:10.1111/brv.12470>
- Camargo, G. G. C., Carvalho, C. H., Albertin, B. C., Reys, P., & Morellato, L. P. C. (2018). Leafing patterns and leaf exchange strategies of a cerrado woody community. *Biotropica*, 50, 442–454. <https://doi.org/10.1111/btp.12552>
- Cardoso, F. C. G., Marques, R., Botosso, P. C., & Marques, M. C. M., (2012). Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. *Plant and Soil*, 354, 269–281. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-1063-9>
- Chen, S. C., Cornwell, W. K., Zhang, H. X., & Moles, A. T. (2017). Plants show more flesh in the tropics: variation in fruit type along latitudinal and climatic gradients. *Ecography*, 40, 531–538. <https://doi.org/10.1111/ecog.02010>
- Coelho, F. F., Capelo, C., & Figueira, J. E. C. (2008). Seedlings and ramets recruitment in two rhizomatous species of rupestrian grasslands: *Leiothrix curvifolia* var. *lanuginosa* and *Leiothrix crassifolia* (Eriocaulaceae). *Flora*, 203, 152–161. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2007.02.005>
- Conceição, A. A., Funch, L. S., & Pirani, J. R. (2007). Reproductive phenology, pollination and seed dispersal syndromes on sandstone outcrop vegetation in the “Chapada Diamantina”,

- northeastern Brazil: population and community analyses. *Revista Brasileira de Botânica*, 30, 475–485. [https://doi.org/ 10.1590/S0100-84042007000300012](https://doi.org/10.1590/S0100-84042007000300012)
- Cupta, S. C., & Larson, W. E. (1979). Estimating soil water retention characteristics from particle size distribution, organic matter percent, and bulk density. *Water Resources Research*, 15, 1633–1635. [https://doi.org/ 10.1029/WR015i006p01633](https://doi.org/10.1029/WR015i006p01633)
- Dayrell, R. L. C., Arruda, A. J., Pierce, S., Negreiros, D., Meyer, P. B., Lambers, H., & Silveira, F. A. O. (2018). Ontogenetic shifts in plant ecological strategies. *Functional Ecology*, 32, 2730–2741. [https://doi.org/ 10.1111/1365-2435.13221](https://doi.org/10.1111/1365-2435.13221)
- Delhaize, E., & Ryan, P. R. (1995). Aluminum toxicity and tolerance in plants. *Plant Physiology*, 107, 315–321. [https://doi.org/ 10.1104/pp.107.2.315](https://doi.org/10.1104/pp.107.2.315)
- Durigan, G., & Ratter, J. A. (2006). Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo state, Brazil, 1962–2000. *Edinburgh Journal of Botany*, 633, 119–130. [https://doi.org/ 10.1017/s0960428606000357](https://doi.org/10.1017/s0960428606000357)
- Eiten, G. (1972). The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review*, 38, 201–341. [https://doi.org/ 10.1007/BF02860070](https://doi.org/10.1007/BF02860070)
- Escobar, D. F. E., Silveira, F. A. O., & Morellato, L. P. C., (2018). Timing of seed dispersal and seed dormancy in Brazilian savanna: two solutions to face seasonality. *Annals of Botany*, 121, 1197–1209. [https://doi.org/ 10.1093/aob/mcy006](https://doi.org/10.1093/aob/mcy006)
- Escudero, A., del Arco, J. M., Sanz, I. C., & Ayala, J. (1992). Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients. *Oecologia*, 90, 80–87. [https://doi.org/ 10.1007/BF00317812](https://doi.org/10.1007/BF00317812)
- Fisher, N. I. (1995). *Statistical analysis of circular data*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fournier, L. A. (1974). Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba*, 24, 422–423.
- Franco, A. C. (2002). Ecophysiology of woody plants. In P. S. Oliveira & R. J. Marquis (Eds.), *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna* (pp. 178–197). New York. US: Columbia University Press.
- Franco, A. C., Bustamante, M., Caldas, L. S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Kozovits, A. R., Rundel, P., & Coradin, V. T. R. (2004). Leaf functional traits of Neotropical savanna trees

- in relation to seasonal water deficit. *Trees*, 19, 326–335. [https://doi.org/ 10.1007/s00468-004-0394-z](https://doi.org/10.1007/s00468-004-0394-z)
- Frankie, G. W., Baker, H. G., & Opler, P. A. (1974). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 62, 881–913. [https://doi.org/ 10.2307/2258961](https://doi.org/10.2307/2258961)
- Furley, P. A., & Ratter, J. A. (1988). Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. *Journal of Biogeography*, 15, 97–108. [https://doi.org/ 10.2307/2845050](https://doi.org/10.2307/2845050)
- Goodland, R., & Pollard, R. (1973). The Brazilian cerrado vegetation: a fertility gradient. *Journal of Ecology*, 61, 2190–224. [https://doi.org/ 10.2307/2258929](https://doi.org/10.2307/2258929)
- Gottsberger, G. (1999). Pollination and evolution in Neotropical Annonaceae. *Plant Species Biology*, 14, 143–152. [https://doi.org/ 10.1046/j.1442-1984.1999.00018.x](https://doi.org/10.1046/j.1442-1984.1999.00018.x)
- Hoffmann, W. A., & Franco, A. C. (2003). Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*, 91, 475–484. [https://doi.org/ 10.1046/j.1365-2745.2003.00777.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00777.x)
- Honda, E. A., & Durigan, G. (2016). Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 371, 20150313. [https://doi.org/ 10.1098/rstb.2015.0313](https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0313)
- Hopper, S. D., Silveira, F. A. O., & Fiedler, P. L. (2016). Biodiversity hotspots and OCBIL theory. *Plant and Soil*, 403, 167–216. [https://doi.org/ 10.1007/s11104-015-2764-2](https://doi.org/10.1007/s11104-015-2764-2)
- Jin, Y., & Qian, H. (2019). V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography*, 42, 1353–1359. [https://doi.org/ 10.1111/ecog.04434](https://doi.org/10.1111/ecog.04434)
- John, G. P., Scoffoni, C., Buckley, T. N., Villar, R., Poorter, H., & Sack, L. (2017). The anatomical and compositional basis of leaf mass per area. *Ecology Letters*, 20, 412–425. [https://doi.org/ 10.1111/ele.12739](https://doi.org/10.1111/ele.12739)
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., "..." , & Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464. [https://doi.org/ 10.1093/bioinformatics/btq166](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166)

- Kovach Computing Services (2019). Oriana version 4.0. Retrieved from <http://www.kovcomp.co.uk>.
- Kobe, R. K., Lepczyk, C. A., & Iyer, M. (2005). Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology*, 86, 2780–2792. <https://doi.org/10.1890/04-1830>
- Kuhlmann M., & Ribeiro, J. F. (2016). Fruits and frugivores of the Brazilian Cerrado: ecological and phylogenetic considerations. *Acta Botanica Brasilica*, 30, 495–507. <https://doi.org/10.1590/0102-33062016abb0192>
- Lamarre, G. P. A., Mendoza, I., Fine, P. V. A., & Baraloto, C. (2014). Leaf synchrony and insect herbivory among tropical tree habitat specialists. *Plant Ecology*, 215, 209–220. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0290-y>
- Lambers, H., Raven, J. A., Shaver, G. R., & Smith, S. E. (2008). Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 95–103. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.008>
- Lenza, E., & Klink, C. A. (2006). Phenological behavior of woody species in a “cerrado” *sensu stricto* of Brasília, DF. *Brazilian Journal of Botany*, 29, 627–638. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042006000400013>.
- Le Stradic, S., Buisson, E., Fernandes, G. W., & Morellato, L. P. C. (2018). Reproductive phenology of two co-occurring Neotropical mountain grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 29, 15–24. <https://doi.org/10.1111/jvs.12596>
- Lieberman, D., & Lieberman, M. (1984). The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica*, 16, 193–201. <https://doi.org/10.2307/2388052>
- Lüttge, U., Duarte, H. M., Scarano, F. R., Mattos, E. A., Cavalin, P. O., Franco, A. C., & Fernandes, G. W. (2007). Physiological ecology of photosynthesis of five sympatric species of Velloziaceae in the *campos rupestres* vegetation of Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. *Flora*, 202, 637–646. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2006.12.004>
- Maire, V., Wright, I. J., Prentice, I. C., Batjes, N. H., Bhaskar, R., van Bodegom, P. M., “...”, & Santiago, L. S. (2015). Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 706–717. <https://doi.org/10.1111/geb.12296>

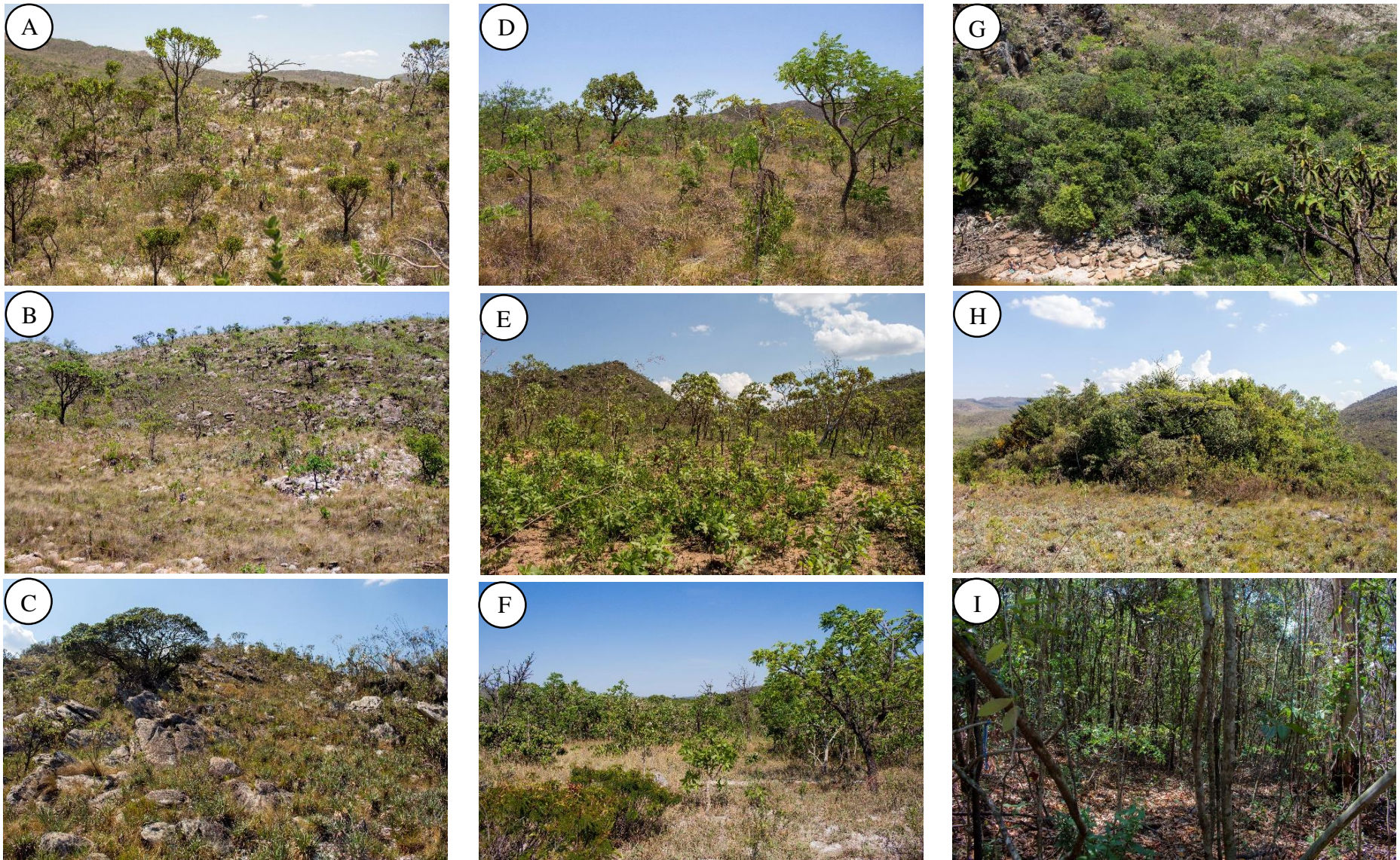
- Méndez-Alonzo, R., Pineda-García, F., Paz, H., Rosell, J. A., & Olson, M. E. (2013). Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees*, 27, 745–754. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0829-x>
- Mendoza, I., Perez, C. A., & Morellato, L. P. C. (2017). Continental-scale patterns and climatic drivers of fruiting phenology: a quantitative Neotropical review. *Global and Planetary Change*, 148, 227–241. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2016.12.001>
- Miatto, R. C., Wright, I. J., & Batalha, M. A. (2016). Relationships between soil nutrient status and nutrient-related leaf traits in Brazilian cerrado and seasonal forest communities. *Plant and Soil*, 404, 13–33. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2796-2>
- Morellato, L. P. C., Alberti, L. F., & Hudson, I. L. (2010). Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. *Phenological Research*, 309–359. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2_16
- Morellato, L. P. C., Alberton, B., Alvarado, S. T., Borges, B. D., Buisson, E., Camargo, M. G. G., "...", & Peres, C. A. (2016). Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation*, 195, 60–72. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.033>
- Morellato, L. P. C., Camargo, M. G. G., & Gressler, E. (2013). A review of plant phenology in South and Central America. In M. D. Schwartz (Ed.). *Phenology: An Integrative Environmental Science* (2nd ed., pp. 91–113). Netherlands, NL: Springer.
- Morellato, L. P. C., Rodrigues, R. R., Leitão-Filho, H. F., & Joly, C. A. (1989). Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila sem decídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica*, 12, 85–98. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042000000100002>
- Morellato, L. P. C., Talora, D. C., Takahasi, A., Bencke, C. C., Romera, E. C., & Zipparro, V. B. (2000). Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica*, 32, 811–823. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00620.x>
- Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffers, K., & Thuiller, W. (2012). How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3, 743–756. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x>
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hot spots for conservation priorities. *Nature*, 403, 803–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>

- Newstrom, L. E., Frankie, G. W., & Baker, H. G. (1994). A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26, 141–159. <https://doi.org/10.2307/2388804>
- Neves, S. P. S., de Miranda, L. d' Afonsêca P., Rossatto, D. R., & Funch, L. S. (2017). The roles of rainfall, soil properties, and species traits in flowering phenology along a savanna-seasonally dry tropical forest gradient. *Brazilian Journal of Botany*, 40, 665–679. <https://doi.org/doi:10.1007/s40415-017-0368-1>
- Nobel, P. S., Schulte, P. J., & North, G. B. (1990). Water influx characteristics and hydraulic conductivity for roots of *Agave deserti* Engelm. *Journal of Experimental Botany*, 41, 409–415. <https://doi.org/10.1093/jxb/41.4.409>
- Oliveira-Filho, A. T., & Ratter, J. A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In P. S. Oliveira & R. J. Marquis (Eds.), *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical Savanna* (pp. 91–120). New York, US: Columbia University Press.
- Oliveira, R. S., Abrahão, A., Pereira, C., Teodoro, G. S., Brum, M., Alcantara, S., & Lambers, H. (2016). Ecophysiology of *campos rupestres* Plants. In G. W. Fernandes (Ed.), *Ecology and Conservation of Mountaintop grasslands in Brazil* (pp. 227–272). Stanford, US: Springer International Publishing.
- Oliveira, R. S., Galvão, H. C., Campos M. C. R., Eller, C. B., Pearse, S. J., & Lambers, H. (2015). Mineral nutrition of *campos rupestres* plant species on contrasting nutrient-impooverished soil types. *New Phytologist*, 205, 1183–1194. <https://doi.org/10.1111/nph.13175>
- Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401, 877–884. <https://doi.org/doi:10.1038/44766>
- Pilon, N. A. L., Cava, M. G. B., Hoffmann, W. A., Abreu, R. C. R., Fidelis, A., & Durigan, G. (2020). The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. *Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13456>
- Raij, B. V., Andrade, J. C., Cantarella, H., & Quaggio, J. A. (Eds.) (2001). *Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais*. Campinas, BR: Instituto Agronômico de Campinas.

- Rathcke, B., & Lacey, E. P. (1985). Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 179–214. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.16.110185.001143>
- Rawls, W. J., Gish, T. J., & Brakensiek, D. L. (1991). Estimating soil water retention from soil physical properties and characteristics. *Advances in Soil Science*, 16, 213–234. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3144-8_5
- R Development Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.R-project.org/>.
- Rocha, N. M. W. B., Carstensen, D. W., Fernandes, G. W., Le Stradic, S., Buisson, E., & Morellato, L. P. C. (2016). Phenology patterns across a rupestrian grassland altitudinal gradient. In G. W. Fernandes (Ed.), *Ecology and Conservation of Mountaintop grasslands in Brazil* (pp. 275–289). Stanford, US: Springer International Publishing.
- Rossatto, D. R., Hoffmann, W. A., & Franco, A. C. (2009). Differences in growth patterns between co-occurring forest and savanna trees affect the forest-savanna boundary. *Functional Ecology*, 23, 689–698. doi:10.1111/j.1365-2435.2009.01568.x
- Rossatto, D. R. (2012). Seasonal patterns of leaf production in co-occurring trees with contrasting leaf phenology: time and quantitative divergences. *Plant Species Biology*, 28, 138–145. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2012.00373.x>
- Ruggiero, P. G. C., Batalha, M. A., Pivello, V. R., & Meirelles, S. T. (2002). Vegetation-soil relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, southeastern Brazil. *Plant Ecology*, 160, 1–16. <https://doi.org/10.1023/a:1015819219386>
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A. C., & Miralles-Wilhelm, F. (2011). Timing of seed dispersal and dormancy, rather than persistence in soil seed-banks, control recruitment of woody plants in Neotropical savannas. *Seed Science Research*, 21, 103–116. <https://doi.org/10.1017/S0960258510000413>
- Schaefer, C. E. G. R., Corrêa, G. R., Candido, H. G., Arruda, D. M., Nunes, J. A., Araujo, R. W., “...”, & Neri, A. V. (2016). The physical environment of rupestrian grasslands (*campos rupestres*) in Brazil: geological, geomorphological and pedological characteristics, and interplays. In: G. W. Fernandes (Ed.) *Ecology and Conservation of Mountaintop grasslands in Brazil* (pp. 15–53). Switzerland: Springer International Publishing.

- Silveira, F. A. O., Barbosa, M., Beiroz, W., Callisto, M., Macedo, D. R., Morellato, L. P. C., “...” & Fernandes, G. W. (2019). Tropical mountains as natural laboratories to study global changes: a long-term ecological research project in a megadiverse biodiversity hotspot. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 38, 64–73. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.04.001>
- Silveira, F. A. O., Negreiros, D., Barbosa, N. P. U., Buisson, E., Carmo, F. F., Carstensen, D. W., “...” & Lambers, H. (2016). Ecology and evolution of plant diversity in the endangered *campo rupestre*: a neglected conservation priority. *Plant and Soil*, 403, 129–152. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2637-8>
- Smith, S. A., & Brown, J. W. (2018). Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. *American Journal of Botany*, 105, 302–314. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1019>
- Staggemeier, V. G., Camargo, M. G. G., Diniz-Filho, J. A. F., Freckleton, R., Jardim L., & Morellato, L. C. M. (2020). The circular nature of recurrent life-cycle events: a test comparing tropical and temperate phenology. *Journal of Ecology*, 108, 393–404. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13266>
- Teixido, A. L., & Valladares, F. (2019). Heat and drought determine flower female allocation in a hermaphroditic Mediterranean plant family. *Plant Biology*, 21, 1024–1030. <https://doi.org/10.1111/plb.13031>
- Teixido, A. L., Leite-Santos, V. B., Paiva, A. S. P., & Silveira, F. A. O. (2019). Water-use strategies in flowers from a neotropical savanna under contrasting environmental conditions during flowering. *Plant Physiology and Biochemistry*, 144, 283–291. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2019.10.004>
- Vásquez de Aldana B. R., & Berendse, F. (1997). Nitrogen-use efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats. *Functional Ecology*, 11, 619–626. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00137.x>
- Venables, W.N., & Ripley, B.D. (Eds.) (2013). *Modern Applied Statistics with S-Plus*. Berlin, DE: Springer.
- Williams, R. J., Myers, B. A., Müller, W., Duff, G. A. & Eamus, D. (1997). Leaf phenology of woody species in a north Australian tropical savanna. *Ecology*, 78, 2542–2558. <https://doi.org/10.2307/2265913>

- Wright, I. J., & Westoby, M. (2003). Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology*, 17, 10–19. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2003.00694.x>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., “...”, & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>



Appendix S1. General view of the nine areas surveyed in Serra do Cipó (Southwestern Brazil). A) *campo rupestre* 1; B) *campo rupestre* 2; C) *campo rupestre* 3; D) cerrado 1; E) cerrado 2; F) cerrado 3; G) forest 1; H) forest 2; I) forest 3.

Supporting information to the paper

Oliveira, C. S. *et al.* Vegetative and reproductive phenology in a tropical grassland-savanna-forest gradient. *Journal of Vegetation Science*.

Appendix S2. Chemical characterization of the soils of the three plant formations – *campo rupestre*, cerrado and forest – in terms of Ph and concentration of the following nutrients: nitrogen, phosphorus, potassium, organic matter (organic carbon), calcium, magnesium, hydrogen + aluminum, boron, copper, iron, manganese, zinc, cation exchange capacity (CTC), sum of exchangeable bases (SB) and base saturation (V%). The values correspond to the mean of the nine samples collected in each vegetation. SD = standard deviation. Different letters indicate $P < 0.05$ in Tukey's post hoc test.

	Mean	SD	F	p
Nitrogen (g/Kg)*			12.02	0.002
<i>Campo rupestre</i>	0.88 ^a	0.25		
Cerrado	1.04 ^a	0.51		
Forest	3.23 ^b	2.05		
Phosphorus (mg/dm³)			41.18	<0.001
<i>Campo rupestre</i>	3.0 ^a	1.73		
Cerrado	2.55 ^a	0.88		
Forest	18.88 ^b	11.62		
Potassium (mmolc/dm³)			218.87	<0.001
<i>Campo rupestre</i>	0.58 ^a	0.11		
Cerrado	0.76 ^b	0.12		
Forest	2.18 ^c	0.57		
Organic matter (g/dm³)			12.93	0.001
<i>Campo rupestre</i>	50.77 ^a	17.31		
Cerrado	50.88 ^a	18.74		
Forest	127.0 ^b	57.05		
pH			6.73	0.034
<i>Campo rupestre</i>	3.77 ^a	0.17		
Cerrado	4.23 ^b	0.53		
Forest	3.66 ^a	0.08		
Calcium (mmolc/dm³)			2.90	0.234
<i>Campo rupestre</i>	2.0	0.50		
Cerrado	15.88	20.68		
Forest	3.66	1.58		
Magnesium (mmolc/dm³)			10.16	0.006
<i>Campo rupestre</i>	1.0 ^a	0		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	1.33 ^a	0.7		
Gallery forest	2.22 ^b	1.09		

	Mean	DP	F	p
Hydrogen + aluminum (mmolc/dm³)			3.75	0.152
<i>Campo rupestre</i>	47.66	18.91		
Cerrado	47.11	24.16		
Forest	72.11	18.06		
Boron (mg/dm³)			42.29	<0.001
<i>Campo rupestre</i>	0.34 ^a	0.08		
Cerrado	0.33 ^a	0.04		
Forest	0.62 ^b	0.07		
Copper*			3.02	0.220
<i>Campo rupestre</i>	0	0		
Cerrado	0.68	1.02		
Forest	0.9	1.14		
Iron			11.30	0.003
<i>Campo rupestre</i>	62.66 ^a	47.15		
Cerrado	55.0 ^a	28.56		
Forest	189.44 ^b	99.41		
Manganese*			3.09	0.212
<i>Campo rupestre</i>	0.27	0.55		
Cerrado	0.56	0.83		
Forest	14.11	21.99		
Zinc			12.82	0.001
<i>Campo rupestre</i>	0.65 ^a	0.48		
Cerrado	0.26 ^a	0.08		
Forest	3.61 ^b	5.91		
CTC (mmolc/dm³)			3.23	0.198
<i>Campo rupestre</i>	51.25	18.88		
Cerrado	65.10	23.82		
Forest	80.18	20.18		
S.B. (mmolc/dm³)			3.36	0.186
<i>Campo rupestre</i>	3.58	0.48		
Cerrado	17.98	21.16		
Forest	8.07	2.63		
V%			1.75	0.415
<i>Campo rupestre</i>	8.22	3.80		
Cerrado	24.88	25.52		
Forest	10.11	2.14		

Supporting information to the paper

Oliveira, C. S. *et al.* Vegetative and reproductive phenology in a tropical grassland-savanna-forest gradient. *Journal of Vegetation Science*.

Appendix S3. Results of circular statistical analysis of leaf flushing, leaf senescence, flower buds, anthesis, unripe and ripe fruits from plant communities of *campos rupestres* (CR), cerrados (CE) and forests (FO) at Serra do Cipó (Southwestern Brazil). Circular statistics (N: number of species, μ : mean angle with the mean date when significant, and r: vector of concentration, and Rayleigh tests).

	Leaf flushing			Leaf senescence			Flower buds		
	CR	CE	FO	CR	CE	FO	CR	CE	FO
Number of species (N)	10	16	12	14	20	24	19	21	17
Mean vector (μ)	316.9°	286.9°	281.7°	207.6°	225.0°	230.2°	103.5°	287.5°	245.3°
	November	October	October	July	August	August	April	October	September
Length of mean vector (r)	0.401	0.685	0.742	0.331	0.792	0.691	0.204	0.39	0.615
Rayleigh test (Z)	1.61	7.509	6.615	1.529	12.546	11.465	0.791	3.202	6.438
Rayleigh test (p)	0.203	0.042	0.001	0.220	0.00001	0.007	0.459	0.039	0.0001

	Anthesis			Unripe fruits			Ripe Fruits		
	CR	CE	FO	CR	CE	FO	CR	CE	FO
Number of species (N)	21	22	16	21	22	15	21	22	14
Mean vector (μ)	111.2°	298.0°	229.6°	187.0°	285.0°	258.0°	266.4°	293.7°	23.7°
	April	October	August	July	October	September	September	October	January
Length of mean vector (r)	0.223	0.453	0.182	0.478	0.159	0.169	0.398	0.029	0.173
Rayleigh test (Z)	1.042	4.516	0.529	4.799	0.558	0.428	3.325	0.019	0.419
Rayleigh test (p)	0.357	0.009	0.597	0.007	0.578	0.659	0.034	0.981	0.666

Oliveira, C. S. *et al.* Vegetative and reproductive phenology in a tropical grassland-savanna-forest gradient. *Journal of Vegetation Science*.

Appendix S4 B. List of species surveyed in three cerrado areas (CE1, CE2, CE3) at Serra do Cipó (Southwestern Brazil) showing the phenological strategies: Continuous (C) and Seasonal (S); and synchrony: Asynchronous (A), Slightly synchronic (SS) and Highly synchronic (HS) for the six phenological events: leaf flushing, leaf senescence, flower buds, anthesis, unripe and ripe fruits. NA means not applicable.

Species participating in phenology	Author	Family	Growth type	Area	leaf flushing		leaf senescence		flower buds		anthesis		unripe fruits		ripe fruits	
					Synchrony	Phenological strategies	Synchrony	Phenological strategies	Synchrony	Phenological strategies	Synchrony	Phenological strategies	Synchrony	Phenological strategies	Synchrony	Phenological strategies
<i>Campomanesia adamantium</i>	(Cambess.) O.Berg.	Myrtaceae	shrub	CE1	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S
<i>Dalbergia miscolobium</i>	Benth.	Fabaceae	tree	CE1	HS	S	HS	S	SS	S	SS	S	HS	S	HS	S
<i>Jacaranda caroba</i>	(Vell.) DC.	Bignoniaceae	tree	CE1	HS	S	HS	S	SS	S	SS	S	SS	S	SS	S
<i>Mandevilla velame</i>	A.St.-Hil.	Apocynaceae	shrub	CE1	HS	C	SS	S	SS	S	A	S	A	S	A	S
<i>Myrsine monticola</i>	Mart.	Primulaceae	shrub	CE1	HS	C	HS	S	HS	S	SS	S	HS	S	SS	S
<i>Ruellia villosa</i>	(Nees) Lindau	Acanthaceae	shrub	CE1	HS	C	HS	S	SS	S	HS	S	HS	S	SS	S
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	(Martius) Coville	Fabaceae	tree	CE1	HS	S	HS	S	HS	S	SS	S	SS	S	SS	S
<i>Aspilia hispida</i>	H.Rob.	Asteraceae	shrub	CE2	HS	S	HS	S	HS	S	A	S	SS	S	SS	S
<i>Davilla elliptica</i>	A. St.-Hil.	Dilleniaceae	tree	CE2	HS	S	HS	C	HS	S	HS	S	SS	S	SS	S
<i>Dimrostemma lippoides</i>	(Baker) S.F.Blake	Asteraceae	shrub	CE2	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S	A	S
<i>Erythroxylum suberosum</i>	A. St.-Hil.	Erythroxylaceae	tree	CE2	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S
<i>Kielmeyera coriacea</i>	Mart. Cork	Clusiaceae	tree	CE2	HS	S	HS	S	HS	S	SS	S	SS	S	SS	S
<i>Lippia lupulina</i>	Cham.	Verbenaceae	shrub	CE2	HS	S	SS	S	SS	S	SS	S	SS	S	HS	S
<i>Merremia tomentosa</i>	(Choisy) Hall. f.	Convolvulaceae	shrub	CE2	HS	C	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S	SS	S
<i>Solanum lycocarpum</i>	A.St.-Hil.	Solanaceae	tree	CE2	HS	C	HS	C	HS	C	HS	C	SS	C	A	C
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	(L.) DC.	Malpighiaceae	tree	CE1- CE2	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S	SS	S
<i>Maprounea brasiliensis</i>	A.St.-Hil.	Euphorbiaceae	shrub	CE3	HS	C	HS	S	SS	S	SS	S	HS	S	A	S
<i>Andira fraxinifolia</i>	Benth.	Fabaceae	shrub	CE3	A	S	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S	SS	S
<i>Erythroxylum tortuosum</i>	Mart.	Erythroxylaceae	tree	CE3	HS	S	HS	S	HS	S	SS	S	HS	S	HS	S
<i>Lepidaploa rufogrisea</i>	(St. Hil.) H. Rob.	Asteraceae	shrub	CE3	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S
<i>Miconia albicans</i>	(Sw.) Triana	Melastomataceae	shrub	CE3	HS	S	HS	C	HS	S	HS	S	HS	S	HS	S
<i>Tetrapterys microphylla</i>	(A.Juss.) Nied.	Malpighiaceae	shrub	CE3	HS	C	SS	S	HS	C	HS	S	HS	S	HS	S
<i>Tocoyena formosa</i>	(Cham. & Schldl.) K. Schum.	Rubiaceae	tree	CE3	HS	S	HS	S	HS	S	SS	S	HS	S	HS	S

Supporting information to the paper

Oliveira, C. S. *et al.* Vegetative and reproductive phenology in a tropical grassland-savanna-forest gradient. *Journal of Vegetation Science*.

Appendix S5. Phylogenetic signal test demonstrating the absence of correlation between the phylogeny of species that demonstrated seasonality for the four main phenophases evaluated and the peak intensity for leaf flushing, leaf senescence, anthesis, and ripe fruits evaluated by Blomberg's K and Pagel's Lambda. N represents the number of species considered in the phylogeny.

	Blomberg's K	P-value	Pagel's Lambda	P-value
Leaf flushing (n =35)	0.232	0.396	0	1
Leaf senescence (n=52)	0.187	0.185	0	1
Anthesis (n=54)	0.126	0.262	0.086	0.556
Ripe fruits (n=53)	0.174	0.058	0.256	0.117

CAPÍTULO II

SOIL RESOURCE AVAILABILITY SHAPES PLANTS FUNCTIONAL TRAITS AND MODULATES HERBIVORY ALONG A TROPICAL GRASSLAND-SAVANNA- FOREST GRADIENT



Carolina Santos de Oliveira, João Vitor de Sousa Messeder, Tatiana Cornelissen,

Fernando Augusto Oliveira Silveira

Resumo

A hipótese de equilíbrio de crescimento-diferenciação (GDB) prevê que plantas crescendo em ambientes com poucos recursos terão menores taxas de crescimento e mais defesas constitutivas, o que resultará em menores taxas de consumo por herbívoros, mas ainda não está claro como a variação na disponibilidade de recursos edáficos se reflete nas taxas de consumo de herbívoros. Como a qualidade do habitat é um dos principais fatores que afetam a produtividade das plantas, usamos características funcionais foliares associadas ao crescimento (área foliar – AF) e ao investimento em defesa (área foliar específica - SLA) das plantas para testarmos a hipótese de que disponibilidade de recursos no solo ao longo de gradiente edáfico sob mesmo regime climático afeta os níveis de herbivoria de comunidades de plantas. Coletamos folhas de 74 espécies dominantes ao longo do gradiente de disponibilidade de recursos campo rupestre < cerrado < floresta para determinar a porcentagem de área foliar removida (%AFR) por insetos herbívoros. Obtivemos dados de solo e clima para cada local, bem como SLA e AF. Plantas em diferentes habitats apresentaram diferenças nas características funcionais influenciadas pela fertilidade do solo. Encontramos valores crescentes de AF e SLA e positivamente relacionados à %AFR ao longo do gradiente. Como esperado, espécies com formas de vida de crescimento rápido (árvores) apresentaram maiores valores médios de SLA e de AF e foram mais consumidas por insetos herbívoros mastigadores em relação a espécies com formas de vida de crescimento lento (arbustos). AF, SLA e %AFR não mostraram um sinal filogenético. Nossos resultados suportam que a disponibilidade de recursos favorece a competição por meio de maior investimento em crescimento, enquanto a restrição de recursos favorecer maior investimento em defesas e crescimento lento (hipótese GDB), o que determina as características funcionais e, conseqüentemente, os níveis de herbivoria das plantas.

Palavras-chave: interações inseto-planta, área foliar, área foliar específica, crescimento-defesa, demanda conflitante, OCBIL.

1. Introdução

Trabalhos clássicos sobre ecologia das plantas mostram que a herbivoria e a qualidade do habitat desempenham papéis importantes na evolução dos padrões de crescimento vegetativo e investimento em defesas das plantas (Feeny 1976; Grime 1977; Herms & Mattson 1992; Lambers & Poorter 1992; Coley & Barone 1996). Muitos estudos documentam a influência negativa dos diversos tipos de herbivoria na aptidão das plantas, que resulta no aumento da mortalidade (Rand 2002), na redução do crescimento (Björkman et al. 2008; Kozlov & Zvereva 2017) e/ou da reprodução (Schiestl et al. 2014; Moreira et al. 2019). Por sua vez, a baixa disponibilidade de recursos no ambiente afeta a produtividade, atua como importante filtro ambiental selecionando traços morfológicas (Ordoñez et al. 2009; Dayrell et al. 2018; Bona et al. 2020; Pinto et al. 2021), influencia a fenologia (Oliveira et al. 2021), a reprodução (Carvalho et al. 2021) e a química secundária das plantas (Pierce et al. 2021). Como consequências, filtros ambientais geram mudanças profundas na composição das espécies, funcionalidade e estrutura da vegetação (Rodrigues et al. 2016; Myers & Sarfraz 2017).

Diferentes modelos evolutivos tentam explicar como as forças seletivas da herbivoria e da disponibilidade de recursos moldam os padrões de defesa das plantas (Coley 1985; Feeny 1976; Rhoades et al. 1979; Endara & Coley 2010; Smilanich et al. 2016). Herms & Mattson (1992) unificaram modelos evolutivos de defesa de plantas com a hipótese de equilíbrio de crescimento-diferenciação (GDB, do inglês *growth-differentiation balance*) de defesa das plantas. A hipótese GDB é baseada na existência de um trade-off fisiológico entre os metabolismos primário e secundário mediado pela disponibilidade de recursos do ambiente (Herms & Mattson 1992; Lambers & Poorter, 1992; Poorter et al. 2010). Uma maior alocação de recursos para os processos relacionados ao crescimento vegetativo (metabolismo primário), atividade importante na competição intraespecífica e para a aquisição de recursos, implica necessariamente em menor alocação de recursos para processos que envolvem o metabolismo secundário, como a atração de polinizadores e dispersores, defesa contra herbivoria, patógenos ou estressores abióticos (Coley 1985; Herms & Mattson 1992; Lambers & Poorter 1992; Poorter et al. 2010; Pierce et al. 2021). Dessa maneira, as plantas vivem o impasse entre crescer rápido o suficiente para competir e conseguir recursos ou construir defesas necessárias para sobreviver na presença de herbívoros (Herms & Mattson 1992; Lambers & Poorter 1992; Poorter et al. 2010).

O trade-off fisiológico entre os processos de crescimento e defesa restringe as respostas evolutivas das plantas à medida em que elas interagem com seus ambientes. Em níveis moderados a altos de disponibilidade de recursos, a competição intraespecífica favorece a alocação de recursos para processos e estruturas de crescimento que aumentam ainda mais a aquisição de recursos e resultam em altas taxas de crescimento relativo (Grime 1977; Coley 1985; Herms & Mattson 1992; Lambers & Poorter 1992; Poorter et al. 2010; Pierce et al. 2021). Apesar do baixo investimento em defesas, essas plantas toleram maiores níveis de herbivoria, sem os impactos negativos associados na aptidão ou crescimento (Coley et al. 1985; Lau et al. 2008), principalmente devido ao baixo custo dos recursos necessários para reposição de tecido. Sob baixa disponibilidade de recursos, o crescimento das plantas é reduzido, pois a atividade meristemática requer suprimentos abundantes de água e nutrientes para conduzir a divisão e a expansão celular (Herms & Mattson 1992). Como a fotossíntese líquida não é tão sensível à limitação de recursos (Bradford & Hsiao 1982; Luxmore 1991), ocorre acúmulo dos carboidratos, o que favorece a diferenciação celular e resulta na construção de metabólitos secundários e reforço estrutural, aumentando os níveis de defesa da planta. A escassez de recursos leva à evolução de características consistentes com a estratégia de estresse-tolerância (Grime 1977), como a conservação de recursos por meio da maior longevidade foliar (Escudero, 1992) e através de defesas físicas e químicas não nitrogenadas (Hanley et al 2007; Lynn & Fridley 2019, Pierce et al. 2021), uma vez que cada folha produzida implica em um alto custo (Wright et al. 2004). Concluindo, a disponibilidade de recursos e a herbivoria modulam simultaneamente a seleção de traços funcionais que determinam as funções demográficas de crescimento, sobrevivência e reprodução, e, portanto, podem selecionar traços adaptativos em plantas.

Consequentemente, características funcionais relacionadas ao crescimento das plantas, dependerão das pressões exercidas pela qualidade do habitat e pela herbivoria (que se reflete no trade-off entre crescimento e defesas), suas importâncias relativas sendo determinadas pela disponibilidade de recursos e pela intensidade na herbivoria do ambiente onde essas características funcionais evoluíram (Díaz et al. 2016; Grime 1997; Lambers & Poorter 1992; Reich 2014; Wright et al. 2004). Algumas características funcionais foliares representam os principais eixos do funcionamento global da planta (Pierce et al. 2017; Dayrrel et al. 2018) e podem ser usadas como indicadores das estratégias adotadas pelas plantas. Por exemplo: valores baixos de área foliar específica (SLA: do inglês *specific leaf area*) estão associados ao crescimento lento, maior longevidade foliar e investimento na proteção da folha, enquanto o

oposto é válido para espécies de crescimento rápido (Lambers & Poorter 1992; Wright et al. 2004; Reich 2014; Madani 2017). A área foliar, um indicador do tamanho de planta / órgão determina, em grande parte, a capacidade da planta de interceptar luz, estando associada ao vigor competitivo (Díaz et al. 2016).

Gradientes de fertilidade e disponibilidade de água sob mesmo regime climático oferecem uma ótima oportunidade para testar como a disponibilidade de recursos do solo influencia o trade-off crescimento–defesa, e afeta os níveis de herbivoria (Pinto et al. 2021). Gradientes campo–savana–floresta são comuns em muitas áreas tropicais (Bond 2019) e incluem variação nas propriedades físico-químicas, profundidade e granulometria do solo, nível do lençol freático e intervalos de retorno do fogo (Oliveira et al. 2015; Honda & Durigan 2016; Bond 2019).

Investigamos se a disponibilidade de água e nutrientes ao longo do gradiente tropical campo-savana-floresta influencia os traços funcionais foliares, mediando os níveis de herbivoria. A figura 1 representa nossa hipótese de que a disponibilidade de recursos no solo afeta os traços funcionais foliares e, conseqüentemente, os seus níveis de herbivoria. Portanto, esperamos que os valores de área foliar (AF) e área foliar específica (SLA) aumentem ao longo do gradiente crescente de fertilidade e disponibilidade de água (campo rupestre<cerrado<floresta). Portanto, a herbivoria deve seguir esse mesmo gradiente (Fig. 1). Como consequência, esperamos que espécies com formas de vida de crescimento rápido (árvores), apresentem maiores valores médios de SLA e de AF e sejam mais consumidas por insetos herbívoros mastigadores quando comparadas a espécies com formas de vida de crescimento lento (arbustos). Utilizamos um gradiente tropical no sudeste do Brasil onde as três vegetações ocorrem sob o mesmo regime climático, e utilizamos métodos filogenéticos comparativos para controlar o efeito da afinidade filogenética na determinação dos padrões encontrados.

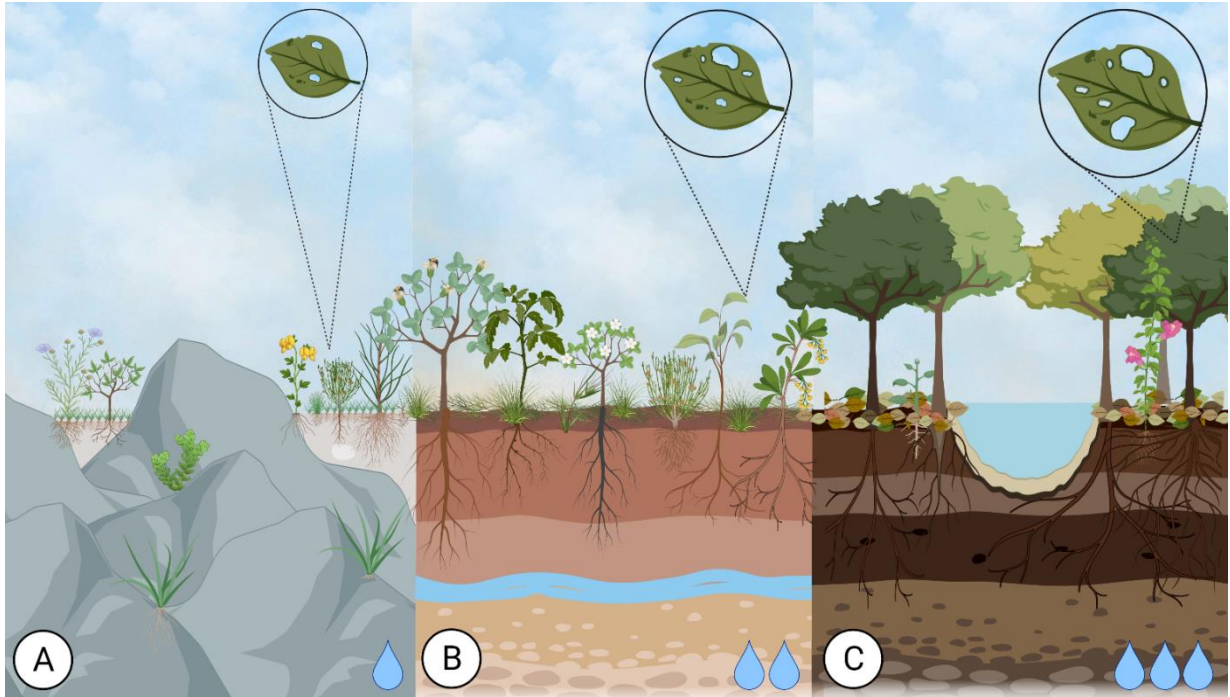


FIGURA 1 | Representação hipotética da variação da herbivoria ao longo do gradiente campo-savana-floresta, representado pelas vegetações de: campo rupestre (A) cerrado *stricto-sensu* (B) e floresta (C). Este gradiente ocorre sob regime climático similar e representa um *continuum* de variação edáfica que inclui variação nas propriedades físico-químicas, profundidade e granulometria do solo e disponibilidade de água, de acordo com a profundidade do lençol freático (Eiten 1972; Ruggiero et al. 2002; Oliveira et al. 2015; Honda & Durigan 2016), resultando em um gradiente crescente de disponibilidade de recursos no sentido campo rupestre < cerrado < floresta. O tamanho das folhas em cada vegetação representa uma predição das nossas hipóteses: I. O investimento da planta em crescimento (área foliar) aumenta com disponibilidade de recursos; II. O investimento da planta em defesas diminui com a disponibilidade de recursos, resultando em maiores níveis de herbivoria.

2. Materiais e métodos

2.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido na Serra do Cipó, sudeste do Brasil, ao longo do gradiente campo-savana-floresta, no ecótono de dois hotspots de biodiversidade global (Myers et al. 2000). O clima da região é subtropical de altitude (Alvares et al. 2013), caracterizado por invernos secos (maio a setembro) e verões chuvosos (outubro a abril), precipitação média anual de 1099 mm

e temperatura média anual de 21,5°C (Silveira et al. 2019 – Fig. 2). A localização geográfica da estação de registro do clima (19° 16.140 'S, 43° 36.351' W; 19° 15.686 'S, 43° 35.139' W) está no máximo a 10 km das áreas de amostragem.

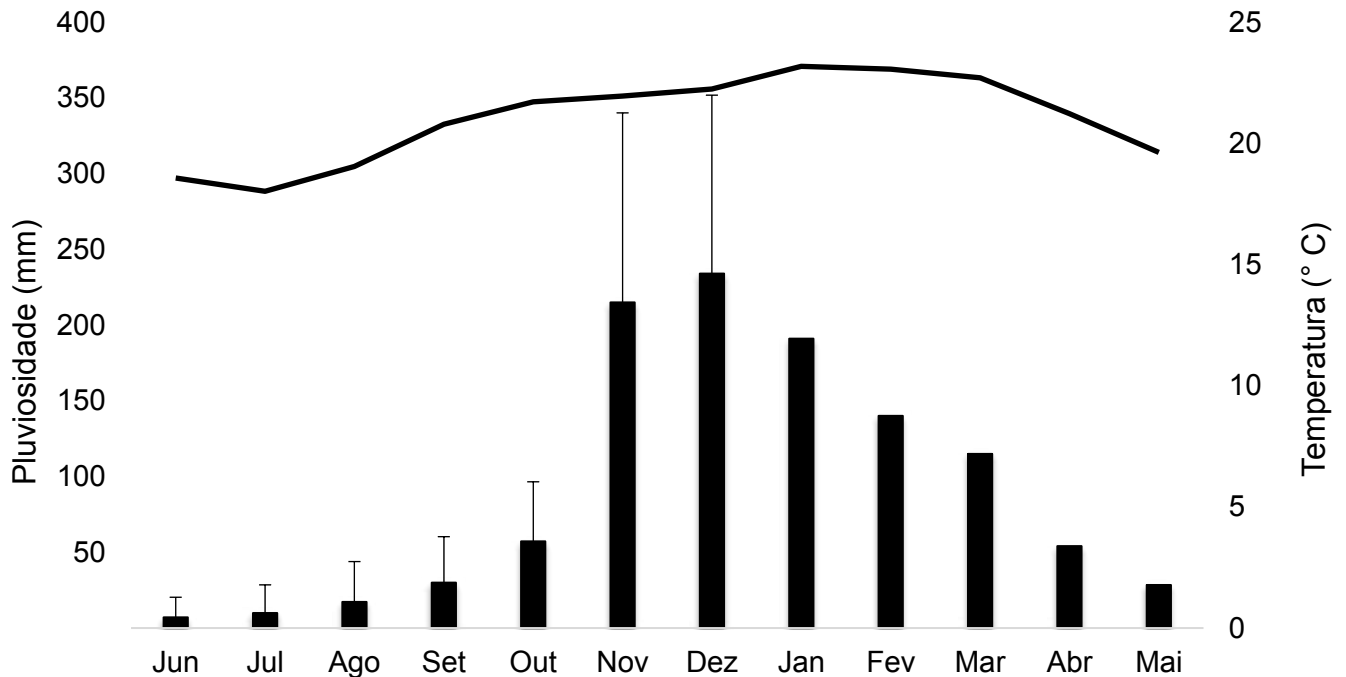


FIGURA 2 | Climatograma da Serra do Cipó, sudeste do Brasil. Precipitação (barras) e temperatura média mensal histórica (linha) de 2011 a 2019 (de Silveira et al. 2019). Barras de erro representam o desvio padrão. A caracterização climática da área de estudo foi baseada em dados de temperatura e precipitação mensais coletados ao longo de oito anos (entre 2011 e 2019).

O estabelecimento do gradiente campo-savana-floresta está associado a variações na profundidade do solo e na disponibilidade de nutrientes, e diferenças nos regimes hídricos e nas profundidades do lençol freático (Eiten 1972; Ruggiero et al. 2002; Oliveira et al. 2015; Honda & Durigan 2016; Bond 2019; – Fig. 1). A vegetação campestre, definida como campo rupestre, ocorre em uma paisagem montanhosa geologicamente antiga, de rochas derivadas de quartzito, principalmente em áreas acima de 900 m de altitude. No campo rupestre a aquisição de recursos é limitada pelo solo pobre em nutrientes, raso e arenoso e pela baixa disponibilidade de água. Associada a baixíssima profundidade solo, a reduzida capacidade de retenção de água leva a longos períodos de severa limitação hídrica (Alcantara et al. 2015; Oliveira et al. 2015; Silveira et al. 2016 – Fig. 1). A vegetação do campo rupestre é predominantemente herbáceo-arbustiva, com eventuais árvores esclerófilas, de até 2 m de altura, concentradas nas fendas das rochas

(Silveira et al. 2016 – Fig. 1), e com espécies apresentando características xeromórficas, tais como folhas pequenas, espessadas e coriáceas (Eiten 1972). A vegetação da savana, definida como cerrado *stricto sensu* (de agora em diante, cerrado), também é encontrada em solos pobres em nutrientes, mas ricos em argila e muito mais profundos que os do campo rupestre (Oliveira et al. 2015, 2016). Mesmo durante a estação seca, as camadas mais profundas do solo permanecem úmidas devido ao lençol freático permanente, permitindo que plantas com sistemas radiculares mais longos acessem a água (Eiten 1972; Oliveira et al. 2015; Schaefer et al. 2016 - Fig. 1). A vegetação do cerrado é caracterizada por árvores e arbustos semi-decíduais e decíduais, geralmente de 3 a 8 m de altura, com mais de 30% de cobertura de dossel e uma vegetação herbácea de sub-bosque relativamente contínua (Eiten 1972). A vegetação florestal é dominada por árvores, estabelecida em solos profundos, ricos em nutrientes e em argila (Eiten 1972; Rodrigues et al. 2016). Os solos florestais também apresentam maior disponibilidade hídrica ao longo do ano devido à associação com margens de rios ou lençóis freáticos próximos à superfície (Ruggiero et al. 2002; Durigan & Ratter 2006, Rodrigues et al. 2016 - Fig. 1).

A fim de compreender os níveis de herbivoria do longo do gradiente, três áreas amostrais replicadas foram selecionadas por tipo vegetacional, somando um total de nove áreas amostrais (Tabela 1). Os critérios para seleção das áreas foram a proximidade geográfica das estações de registro do clima, para maximizar a similaridade climática, estado de conservação e acessibilidade.

TABELA 1 | Tipo de vegetação, localização geográfica e altitude de áreas amostradas na Serra do Cipó, sudeste do Brasil.

Área amostral	Localização Geográfica	Altitude (m)
Campo rupestre 1	19°15.570'S 43°35.000'W	1041
Campo rupestre 2	19°16.550'S 43°35.380'W	1136
Campo rupestre 3	19°15.170'S 43°36.320'W	1048
Cerrado 1	19°16.480'S 43°35.240'W	1268
Cerrado 2	19°15.470'S 43°36.100'W	1009
Cerrado 3	19°20.510'S 43°35.180'W	808
Floresta 1	19°16.000'S 43°34.560'W	1033
Floresta 2	19°15.190'S 43°36.330'W	1047
Floresta 3	19°18.000'S 43°36.030'W	1055

2.2 Amostragem

As dez espécies mais abundantes em cada área amostral foram selecionadas para obter uma representação de cada comunidade. Ao todo, foram selecionadas 72 espécies distribuídas em 30 famílias, sendo 22 espécies no campo rupestre, 24 no cerrado e 27 na floresta (Apêndice 1). As folhas foram coletadas de abril-maio 2018, no fim da estação chuvosa, período de maior abundância dos insetos (Coley & Barone 1996; Aide 1992; Novais et al. 2019), e antes do início do processo de senescência foliar que, no cerrado e na floresta, culmina na queda das folhas em agosto, auge da estação seca (Oliveira et al. 2021). Foram selecionados cinco indivíduos de cada espécie que estivessem separados por pelo menos 10 m, para minimizar a possibilidade de inclusão de clones na amostra. Foi escolhido um ou mais ramos de cada indivíduo, a uma distância de pelo menos dois metros da planta e amostradas 50 folhas (Machado et al. 2016).

As folhas coletadas ($n = 2,500$ por localidade) foram numeradas, prensadas, secas no forno a 60°C por 2-3 dias e digitalizadas. Os níveis de herbivoria foram determinados como a razão entre a área foliar removida (AFR) por insetos mastigadores e área foliar (AF), podendo obter valores de 0 (ausência de perda de área foliar por herbivoria) a 1 (consumo completo da lâmina foliar). Para leitura mais didática dos dados, os níveis de herbivoria foram convertidos em porcentagem e serão apresentados daqui em diante como porcentagem de área foliar removida (%AFR). As medidas da %AFR e da AF foram realizadas com o software ImageJ (Schneider et al. 2012), após calibrar cada imagem para cm (Machado et al. 2016). A área foliar específica (SLA – abreviação do termo em inglês) foi calculada para 10 folhas totalmente expandidas, intactas e sem pecíolo, por indivíduo. As folhas foram lavadas, secas em estufa a 70°C por 72h e a massa aferida com balança de precisão de cinco casas decimais.

2.3 Caracterização edáfica

Três amostras de solo foram obtidas em cada uma das nove áreas amostrais. Cada amostra foi formada por cinco subamostras (0–20 cm de profundidade e 5 cm de diâmetro) coletadas com distância mínima de 10 m, a fim de considerar a variabilidade ambiental. Cada amostra de solo foi seca ao ar e peneiradas (<2 mm) para remover grandes partículas e detritos orgânicos. As análises químicas do solo foram realizadas pelo Instituto de Agronomia (IAC), Campinas, Brasil (Raij et al. 2001). Os solos dos três tipos de vegetação foram quantificados quanto ao pH e as concentrações médias de nutrientes: boro (B), cálcio (Ca), cobre (Cu), ferro

(Fe), fósforo (P), hidrogênio + alumínio (H + Al), potássio (K), matéria orgânica (M.O.), nitrogênio (N), magnésio (Mg), manganês (Mn) e zinco (Zn). Também avaliamos os solos em relação a três indicadores de fertilidade: I. capacidade de troca catiônica (CTC) que representa a quantidade total de cátions retidos em uma condição trocável, refletindo a capacidade de liberação de nutrientes do solo; II. a soma de bases trocáveis (SB), ou seja, a soma dos conteúdos de cátions trocáveis, exceto $H^+ + Al^{3+}$, que são potencialmente tóxicos; III. a saturação por bases (V%), determinada pela fórmula $V\% = (100 * SB / CTC)$, que expressa a porcentagem de CTC trocável, fornecendo um indicador adequado das condições gerais de fertilidade do solo.

2.4 Análises estatísticas

Para testar as diferenças nas concentrações médias de nutrientes, pH, CTC, SB e V% entre os solos dos três tipos vegetacionais, ajustamos Modelos Lineares Mistos Generalizados (GLMM), com vegetação (fator fixo) e local aninhado na vegetação (fator aleatório). Assumimos distribuição de erro gaussiana para os nutrientes Cu, N e Mn e distribuição de erro gama para pH, CTC, SB, V%, B, Ca, M.O. Cu, Fe, P, H + Al, K, Mg e Zn. Todos os modelos foram analisados usando máxima verossimilhança restrita (REML) através do pacote de R MASS (Venables & Ripley 2013). Uma Análise de Componentes Principais (PCA) foi realizada para revelar as diferenças nas características químicas dos solos das três vegetações.

O desenho amostral da coleta de folhas descrito acima leva à ausência de independência das observações, violando os pressupostos da maioria das técnicas de análise estatística e potencialmente levando a inferências incorretas. Então, Modelos de efeitos mistos podem ser implementados para considerar a ausência de independência das observações. Deste modo, devido a estruturação hierárquica de obtenção das variáveis respostas (%AFR, AF e SLA), consideramos as folhas como unidades amostrais e adotamos modelos mistos lineares generalizados (GLMMs) para todas as análises estatísticas. O modelo hierárquico utilizado leva em consideração o fato de que as folhas amostradas estão inseridas dentro de um mesmo indivíduo, pertencente a uma mesma espécie e estão inseridas no mesmo site amostral, que pertence a um tipo vegetacional. Deste modo, esta estrutura hierárquica e não independente foi considerada como efeito aleatório em todos os modelos estatísticos construídos para as análises.

Para realizar as análises de relação estatística entre a %AFR e as variáveis preditoras (tipo vegetacional – categórica: campo rupestre, cerrado e floresta; forma de vida – categórica:

arbusto e árvore; AF – contínua; componentes principais 1 e 2 da PCA – contínuas), construímos um GLMM para cada variável preditora com distribuição de erros Beta e função de ligação logit (Douma & Weedon 2019) através da função 'glmmTMB' do pacote de R glmmTMB (Brooks et al. 2017). Dada a natureza de proporção contínua da variável resposta %AFR, a distribuição de erros mais adequada a ser considerada é a distribuição beta (Douma & Weedon 2019). Devido às limitações práticas da função 'glmmTMB', que não aceita a presença real de zeros e uns na base de dados, realizamos o redimensionamento das observações de modo a eliminar os zeros e uns a partir da equação $y^*_i = (y_i (n - 1) + 0.5) / n$ em que y^*_i é o resultado da transformação de y_i e n é o número total de observações na base de dados, conforme sugerido por Douma & Weedon (2019). Adicionalmente, devido ao modelo, por predefinição, considerar o parâmetro de dispersão (ϕ) sendo constante para os níveis categóricos da variável preditora, julgamos este pressuposto ecologicamente incorreto para nossa análise dos dados, visto que cada nível categórico da variável preditora pode assumir uma resposta única e independente. De modo a relaxar este pressuposto e torná-lo mais real, incorporamos um modelo de covariável para o parâmetro de dispersão onde cada nível da variável categórica passa a possuir um parâmetro de dispersão único e específico no modelo. Para verificar a correlação entre as variáveis %AFR e SLA, conduzimos uma análise de correlação de Pearson utilizando a espécie como unidade amostral (média da espécie para os valores de %AFR e SLA). Julgamos esta análise como a mais apropriada para investigar a relação entre as variáveis, pelo fato dos dados de %AFR e SLA terem sido obtidos para folhas diferentes, impossibilitando a condução de GLMMs conforme descrito acima.

Similarmente, para as análises considerando SLA como variável resposta e tipo vegetacional, componentes principais PC1 e PC2 e formas de vida como variáveis preditoras, utilizamos GLMMs com distribuição de erros Gamma e função de ligação log (distribuição de erros identificada como a mais adequada aos dados por ser a única distribuição que apresentou variância homogênea e constante) através da função 'glmmTMB' (Brooks et al. 2017). Do mesmo modo, ao considerar a AF como variável resposta diante das mesmas variáveis preditoras, construímos GLMMs com distribuição de erros Gamma e função de ligação log (distribuição também identificada como a mais adequada). Finalmente, foi utilizada análise de contrastes *a posteriori* de todos os modelos construídos para evidenciar diferenças estatísticas entre os níveis categóricos das variáveis preditoras. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o software R versão 4.0.4 (R Development Core Team, 2021).

2.5 Sinal filogenético

Como a composição das comunidades vegetais difere entre os três tipos de vegetação, avaliamos o papel da filogenia na determinação dos padrões de %AFR, SLA e AF para separar o papel dos fatores históricos (história evolutiva compartilhada) vs ecológicos (comunidades diferentes) na herbivoria. Métricas usadas para estimar o sinal filogenético podem diferir no desempenho (Münkemüller et al. 2012), então as duas métricas mais comuns para quantificar o sinal filogenético foram usadas: K de Blomberg (Blomberg et al. 2003) e estatísticas lambda de Pagel (λ ; Pagel 1999). Ambas as métricas foram calculadas usando o pacote R *picante* (Kembel et al. 2010). As relações evolutivas entre as espécies foram obtidas utilizando a mais recente filogenia datada para plantas vasculares baseadas em dados moleculares (Smith & Brown 2018), utilizando a função 'phylo-maker' implementada no pacote de R *V.PhyloMaker* (Jin & Qian 2019).

3. Resultados

3.1 Caracterização edáfica

Os solos do cerrado apresentaram um pH significativamente mais alto (ou seja, menos ácido) do que os solos do campo rupestre e da floresta ($p = 0.034$; Apêndice 2). Solos florestais foram significativamente mais férteis em relação às concentrações médias de N ($p < 0.005$), P (< 0.001), M.O. (0.001), Mg (0.006), B (< 0.001), Fe (< 0.003) e Zn (0.001) quando comparados aos solos do campo rupestre e do cerrado, que não diferiram significativamente nas concentrações médias destes nutrientes (Apêndice 2). As concentrações de K diferiram significativamente ($p < 0.001$) entre as vegetações, seguindo um gradiente campo rupestre < cerrado < floresta (Apêndice 2). As concentrações médias dos demais nutrientes (Ca, Cu, Mn e H + Al) não foram estatisticamente diferentes entre as vegetações. Também não houve diferença estatística entre os solos em relação à CTC, SB e V% (Apêndice 2).

De acordo com essas análises multivariadas, a PCA revelou que a floresta se separou do campo rupestre e do cerrado principalmente ao longo do PC1 (que explicou 40,6% da variância), o que foi positivamente correlacionado com as concentrações de B, CTC, Fe, H + Al, N, Mg, Mn, M.O., P e Zn (Fig. 3). Além disso, dadas as concentrações semelhantes desses elementos no campo rupestre e cerrado, a PCA não separou essas duas vegetações ao longo do PC1 (Fig. 3A). Ao longo do PC2 (que explicou 28,1% da variância), quase todos os pontos de amostragem do campo rupestre e cerrado permaneceram muito semelhantes, exceto por um ponto de amostragem (cerrado 1) que apresentou valores mais baixos para Ca, SB, V% e pH (Fig. 3A).

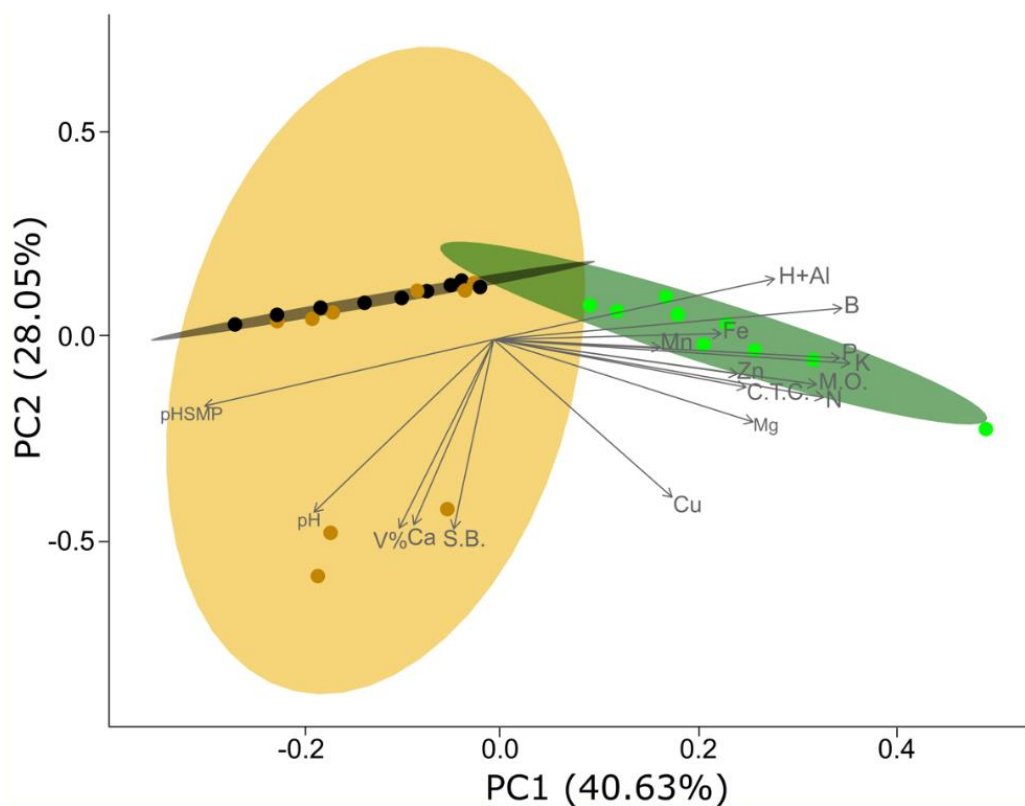


FIGURA 3 | Caracterização edáfica das vegetações amostradas na Serra do Cipó, sudeste do Brasil. Representação biplot dos dois primeiros eixos da análise de componentes principais (PCA) dos solos do campo rupestre (pontos e elipse cinzas), do *cerrado* (pontos e elipse laranjas) e da floresta (pontos e elipse verdes). CTC = capacidade de troca catiônica; B = boro, Ca = cálcio, Cu = cobre, Fe = ferro, H + Al = hidrogênio + alumínio, K = potássio, N = nitrogênio, Mg = magnésio, Mn = manganês, OM = matéria orgânica, P = fósforo, SB = soma de bases, V% = saturação de base, Zn = zinco.

A análise de relação entre o %AFR e os componentes principais 1 e 2 da PCA indicou que nenhum dos eixos da PCA pôde ser considerado variável preditora da %AFR (PC1: Wald χ^2 test = 2.542 e $p = 0.110$; PC2: Wald χ^2 test = 0.887 e $p = 0.346$). Considerando o traço funcional SLA como variável resposta, os dois eixos foram variáveis preditoras estatisticamente significativas (PC1: Wald χ^2 test = 40.311 e $p < 0.001$; PC2: Wald χ^2 test = 3.920 e $p = 0.047$), enquanto para o traço funcional AF somente o PC1 foi estatisticamente significativo (PC1: Wald χ^2 test = 6.073 e $p = 0.013$; PC2: Wald χ^2 test = 1.849 e $p = 0.173$).

3.2 Herbivoria e traços foliares ao longo do gradiente ambiental

Os traços foliares SLA (Wald χ^2 test = 80.879, $p < 0.0001$; Tab. 2) e a AF (Wald χ^2 test = 16.345, $p = 0.0002$; Tabela 2) variaram ao longo do gradiente (campo rupestre – cerrado – floresta) de fertilidade e disponibilidade de água. A análise de contraste revelou que os valores da SLA diferiram estatisticamente entre todas as vegetações (CR>CE>FO), e que os valores da AF diferenciaram a vegetação campo rupestre do cerrado e da floresta, que não apresentaram diferenças estatísticas (Tab. 2). Os traços foliares variaram, ainda, de acordo com a forma de vida da planta, sendo que arbustos produziram folhas com AF (Wald χ^2 test = 35.35, $p < 0.0001$; Tab. 2) e SLA (Wald χ^2 test = 4.283, $p = 0.038$; Tab. 2) significativamente menores do que árvores. Houve variações significativas na herbivoria ao longo das três vegetações (Wald χ^2 test = 19.4, $p < 0.0001$; Tabela 2; Apêndice 3). A análise de contraste revelou que as %AFR das três vegetações são estatisticamente diferentes entre si (CR < CE < FO; Tab. 2). A herbivoria também diferiu significativamente em relação às formas de vida das plantas, sendo que arbustos apresentaram em média 1.3% menos danos causados por herbívoros que árvores (Wald χ^2 test = 26.177, $p < 0.0001$; Tab. 2; Fig. 4C)

Encontramos evidências de que as características funcionais foliares estão associadas à quantidade de consumo de folhas. A AF foi um preditor estatisticamente significativo da %AFR (Wald χ^2 test = 4.48, $p = 0.034$; Fig. 4A), sendo que folhas maiores sofreram maior quantidade de dano causado por herbívoros quando comparadas a folhas menores. Na análise de correlação de Pearson utilizando as espécies como unidade amostral a partir do seu valor médio de SLA e herbivoria, a correlação foi fraca, porém estatisticamente significativa ($r = 0.281$, $p = 0.018$; Fig. 4B), indicando que as folhas mais consumidas possuem maiores valores de SLA.

TABELA 2 | Relação da porcentagem de área foliar removida (%AFR), área foliar (AF) e área foliar específica (SLA) com as vegetações (campo rupestre, cerrado e floresta) e com as formas de vida árvore a arbusto. Letras diferentes indicam $P < 0.05$ na análise de contraste.

	Média	SD	Min.	Max.	95%CIL	95%CIU	χ^2	<i>p</i>
Área foliar (cm²)							16.345	0.0002
Campo rupestre	11.12 ^a	12.27	0.029	109.78	10.84	11.40		
Cerrado	30.36 ^b	44.33	0.161	434.92	29.33	31.39		
Floresta	31.47 ^b	30.03	0.328	282.90	30.78	32.16		
Área foliar (cm²)							35.350	<0.0001
Arbusto	11.71	16.57	0.029	276.21	11.41	12.01		
Árvore	39.92	41.38	0.328	434.92	39.07	40.76		
Área foliar específica (cm²/g)							80.879	<0.0001
Campo rupestre	47.82 ^a	30.09	6.877	969.57	46.28	49.36		
Cerrado	62.07 ^b	32.07	3.882	529.68	60.38	63.76		
Floresta	123.60 ^c	72.36	7.808	1,191.71	119.84	123.76		
Área foliar específica (cm²/g)							4.284	0.0384
Arbusto	66.20	44.61	3.883	1,063.00	64.38	68.02		
Árvore	85.45	57.64	7.808	969.57	82.80	88.10		
Área foliar removida (%)							19.415	<0.0001
Campo rupestre	2.6 ^a	5.8	0	63.8	2.5	2.8		
Cerrado	3.2 ^b	7.1	0	97.4	3.1	3.4		
Floresta	3.9 ^c	8.2	0	79.1	3.7	4.1		
Área foliar removida (%)			0				26.177	<0.0001
Arbusto	2.7	6.3	0	84.9	2.6	2.8		
Árvore	4.0	8.0	0	97.4	3.9	4.2		

Os resultados da análise do sinal filogenético para a %AFR (Blomberg's $K = 0.109$, $p = 0.492$; Pagel's $\Lambda = 0.000$, $p = 0.1$), para SLA (Blomberg's $K = 0.177$, $p = 0.084$; Pagel's $\Lambda = 0.409$, $p = 0.133$) e para área foliar (Blomberg's $K = 0.117$, $p = 0.464$; Pagel's $\Lambda = 0.039$, $p = 0.739$) indicaram que os padrões de herbivoria e área foliar específica das espécies amostradas não são conservados filogeneticamente.

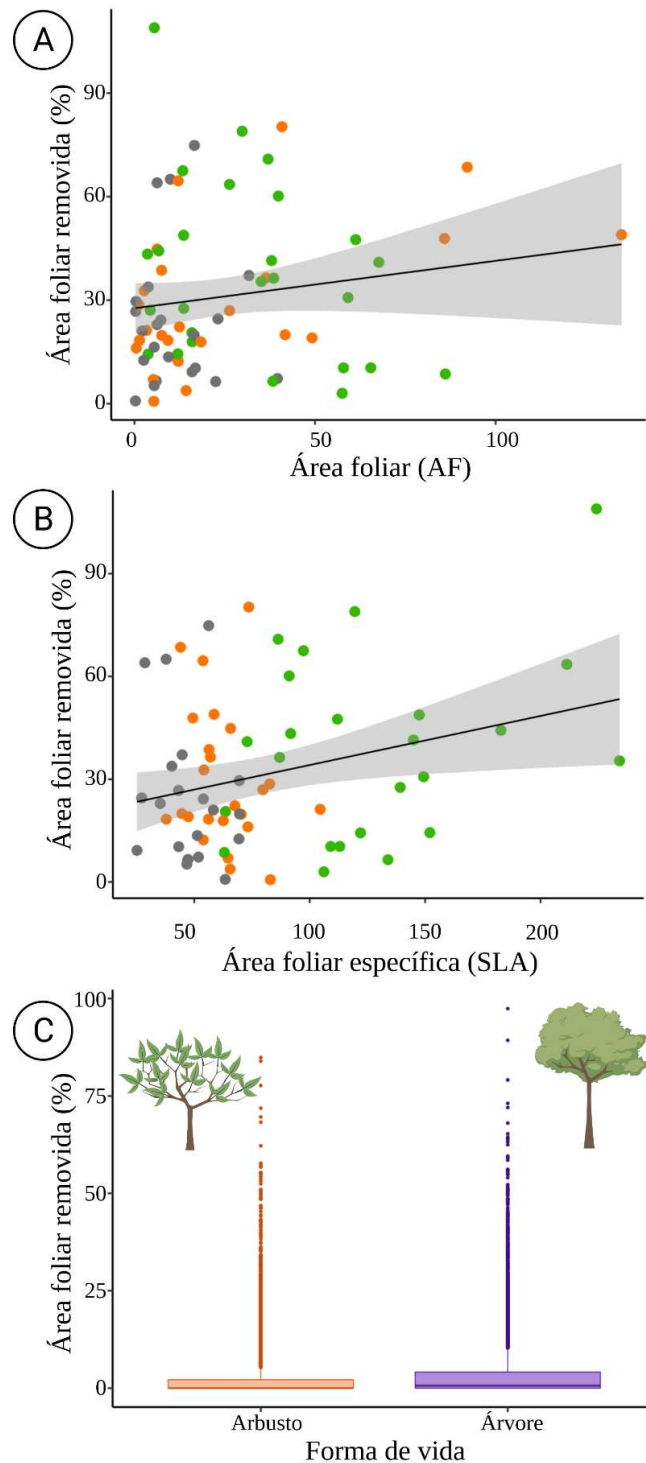


FIGURA 4 | Relação entre atributos da planta e a herbivoria ao longo do gradiente campo-savana-floresta, na Serra do Cipó, sudeste do Brasil. A-B: Representações utilizando a espécie como unidade amostral. **A.** Relação entre a área foliar removida (AFR) e a área foliar (AF) média; **B.** Relação entre AFR e área específica foliar (SLA) média; **C.** Relação entre AFR e forma de vida – arbusto ou árvore. Pontos (cinzas: campo rupestre; laranjas: cerrado; verdes: floresta) representam as espécies estudadas.

4. Discussão

Gradientes pedológicos tropicais resultam em mosaicos de vegetação biodiversa encontrados em todos os continentes (Bond 2019). O papel de fatores edáficos como moduladores de interações ecológicas tem sido explorado para a polinização e dispersão de sementes (Carvalho et al. 2021), mas como variações nas propriedades do solo afetam as interações plantas-herbívoros infelizmente ainda é pouco conhecido, particularmente em áreas tropicais (mas veja Endara & Coley 2010, Lynn & Fridley, 2019 e Pinto et al. 2021). Utilizando um mosaico tropical de vegetações, encontramos fortes evidências de que a disponibilidade de recursos ao longo de um gradiente campo < savana < floresta sob mesmo regime climático afeta as características funcionais das comunidades de plantas e, conseqüentemente, os seus níveis de herbivoria. O aumento dos valores de área foliar (AF) e área foliar específica (SLA) ao longo do gradiente indica que a disponibilidade de recursos favorece a competição e o maior investimento em crescimento enquanto a restrição de recursos favorece maior investimento em defesas e crescimento lento (Herms & Mattson 1992). Como esperado, o maior investimento em crescimento (associado a maiores AF) e menor investimento em defesa (associados a maiores SLA) estão positivamente relacionados às porcentagens de área foliar removida (%AFR). Embora estudos anteriores tenham relatado dependência filogenética em características foliares (Mason et al. 2016), as diferenças de SLA e AF entre as comunidades dos três tipos de vegetação não foram explicadas por relações filogenéticas, bem como os níveis de herbivoria, o que indica que traços funcionais e herbivoria divergiram mesmo em espécies intimamente relacionadas, e sugere que o papel de fatores contemporâneos é mais forte do que a história evolutiva na modulação dos padrões de herbivoria. Assim, nossos estudos fornecem suporte para a ideia de que a fertilidade do solo é um forte motor da ecologia e evolução de plantas (Hopper et al. 2021).

O trade-off entre crescimento e defesa também se reflete nos níveis de herbivoria das diferentes formas de vida. Assim, plantas que possuem estratégias que favorecerem o crescimento (árvores) apresentaram maiores valores de SLA e AF, e conseqüentemente maiores %AFR, que plantas que favorecem estratégias de defesa (arbustos), sendo que árvores produziram, em média, folhas três vezes maiores e lâmina foliar 25% mais espessa e/ou tecido mais denso que arbustos. Assim como em nosso trabalho, Kozlov et al. (2015) e Gong & Gao (2019) mostraram níveis mais elevados de danos causados por insetos em árvores em comparação com arbustos. A teoria da aparência de plantas (Feeny 1976), prevê que quanto

mais aparentes forem as plantas, maior será a sua suscetibilidade à descoberta por herbívoros e, conseqüentemente, maior investimento em defesas. Contudo, a teoria da aparência de plantas prevê %AFR semelhantes para espécies aparentes e não aparentes (Feeny 1976, Endara & Coley 2010). Com a suposição de que árvores/folhas grandes são boas representações para plantas aparentes e arbustos/folhas pequenas para plantas não aparentes, encontramos diferenças significativas no %AFR entre espécies aparentes e não aparentes. Apesar da aparência das plantas não explicar as diferenças interespecíficas de herbivoria encontradas, a influência dos herbívoros na evolução das defesas das plantas é bastante aceita (Becerra, 2015; Labandeira, 2007). Assim, nossos resultados se adequam melhor à hipótese GDB que prevê que as espécies de crescimento rápido (árvores) devem sofrer maiores danos por herbívoros do que plantas de crescimentos lento (arbustos), sendo as taxas de crescimento determinadas pelas disponibilidades de recursos no solo (Hermes & Mattson 1992; Lambers & Poorter 1992; Poorter et al. 2010).

A caracterização físico-química dos solos das três vegetações do gradiente campo rupestre – cerrado – floresta aponta que os solos florestais são mais férteis em comparação com os solos de cerrado e do campo rupestre, que foram muito semelhantes, exceto pela maior concentração de K no solo do cerrado. Contudo, como a acidez é considerada um dos principais determinantes da fertilidade do solo em todo o mundo (Lambers et al. 2008; Maire et al. 2015), a maior acidez dos solos do campo rupestre pode levar à maior restrição de recursos para absorção em relação aos solos do cerrado. Embora as três vegetações estejam sujeitas a uma condição semelhante de chuva altamente sazonal, elas experimentam diferentes níveis de disponibilidade de água devido a diferenças nas propriedades físicas e profundidades do solo e associação com a rios permanentes ou lençol freático superficial (Eiten 1972; Ruggiero et al. 2002; Durigan & Ratter 2006; Alcantara et al. 2015; Oliveira et al. 2015; Schaefer et al. 2016; Silveira et al. 2016 - Fig.1). Esse gradiente de disponibilidade de água na direção de campo rupestre < cerrado < floresta pode provocar diferenças nutricionais dependentes de absorção entre plantas no cerrado e campo rupestre.

Como a qualidade do habitat é um dos principais fatores que afetam a produtividade das plantas, características funcionais foliares que representem os principais eixos do funcionamento da planta dependerão das pressões exercidas pela disponibilidade de recursos (Grime 1977; Lambers & Poorter 1992; Wright et al. 2004; Reich 2014; Díaz et al. 2016; Pierce et al. 2017, Dayrell et al. 2018). A AF é um indicador das taxas de crescimento das plantas (Díaz et al. 2016), pois determina, em grande parte, a capacidade da planta de interceptar luz.

Contudo, como grandes áreas foliares exigem altas demandas de água (Wright et al. 2004), e a teoria do tamanho ideal da folha (Gates 1965) prevê desvantagens em ter folhas grandes em locais mais quentes, de alta irradiância, especialmente quando a água é limitante (Wright et al. 2017). Em apoio a essas previsões, estudos mostraram que os tamanhos médios de folhas aumentam com a precipitação média anual (Fonseca et al. 2000), mas embora as áreas amostrais desse trabalho estejam sujeitas à uma condição semelhante de chuva altamente sazonal, a vegetação do campo rupestre possui folhas com AF média três vezes menores que as vegetações do cerrado e da floresta.. Dessa forma, os altos níveis de sazonalidade de precipitação nos trópicos nem sempre se traduzem em alta disponibilidade de água no solo para as plantas (Moles et al. 2014), uma vez que características das espécies (e.g. têm sistemas de raízes profundos; Oliveira et al. 2015), do ambiente (e.g. profundidade do lençol freático) e propriedades do solo (profundidade) podem modificar a percepção do sinal climático. Assim, nossos resultados reforçam que condições de escassez de água (Wright et al. 2017), como as que o campo rupestre enfrenta, poderia levar a seleção de folhas menores diante de um mesmo regime climático.

A SLA é um traço foliar que permite prever níveis ótimos de eficiência fotossintética (Madani 2017), dado que valores baixos de SLA refletem menor conteúdo de nitrogênio da folha (Lambers & Poorter 1992; Hanley et al. 2007; Reich 2014), menores taxas de crescimento relativo, maior longevidade foliar e, conseqüentemente, estrutura foliar robusta e de baixa palatabilidade (Lambers & Poorter 1992; Wright et al. 2004; Hanley et al. 2007; Pierce et al. 2021). Em nosso estudo, a SLA foi um traço foliar fortemente relacionado ao tipo de vegetação, sendo que a vegetação florestal apresentou folhas com dobro da SLA média das folhas da vegetação do cerrado, e quase três vezes da SLA média da vegetação campestre. Apesar de estudos relatarem que os fatores climáticos exerçam influência sobre a SLA (Wright et al. 2004; Moles et al. 2014; Gong & Gao 2019; Lynn & Fridley, 2019), a análise das características físico-químicas dos solos, através dos componentes principais (PC1 e PC2) explicou a variação do SLA entre as plantas. Como o AF também é correlacionada com o PC1, esses resultados reforçam que a alta disponibilidade de nutrientes nos solos florestais favorece plantas com rápido crescimento e ciclagem de nutrientes, enquanto o inverso ocorre nos *campos rupestres*, onde a restrição de recursos torna a conservação de nutrientes indiscutivelmente mais importante, favorecendo o investimento em defesas (Lambers & Poorter 1992; Wright et al. 2004; Lynn & Fridley 2019).

Nossos resultados mostram que a AF e SLA são boas preditoras da %AFR. Os vários estudos que exploraram as relações entre herbivoria e uma série de características funcionais

foliares chegaram a diferentes conclusões sobre a importância relativa dessas características para diferentes guildas de insetos herbívoros (Poorter et al. 2004; Cárdenas et al. 2014). O tamanho da folha tem sido considerado um preditor positivamente relacionado à herbivoria (Cárdenas et al. 2014; Zhang et al. 2017). A associação entre herbivoria e área foliar específica pode variar de positiva (Neves et al. 2010; Kozlov et al. 2015) a não significativa (Cárdenas et al. 2014; Zhang et al. 2017) ou mesmo negativa (Poorter et al. 2004). Portanto, nosso estudo fornece novos dados relevantes para o debate sobre as relações entre os traços foliares e a herbivoria. Apesar de estudos indicarem que o SLA representa uma defesa mecânica para herbívoros mastigadores de vida livre (Caldwell et al. 2016), valores baixos de SLA provavelmente refletem um maior investimento em materiais da parede celular, como fibras impregnadas de compostos fenólicos (Turner 1994). A produção de metabólitos secundários com base em moléculas com falta de N, como fenólicos ou terpenóides, está relacionada com ambientes inférteis (Pierce et al. 2021). Em contrapartida, ambientes relativamente ricos em nutrientes investem em metabólitos secundários contendo N, como alcaloides, que são moléculas de baixo peso molecular e que agem em pequenas concentrações (Pierce et al. 2021), o que é condizente com altos valores de SLA encontrados nas florestas.

Diversas revisões estimam que as perdas globais de folhagem das plantas para insetos herbívoros variam entre 4,7 e 8,8% (Turcotte et al. 2014; Kozlov et al. 2015; Zhang et al. 2016). Em nosso estudo, a porcentagem média de consumo foliar (campo rupestre: 2,6% > cerrado: 3,2% > floresta: 3,9%) por insetos herbívoros foram menores que a média global de 4,7%, obtida por Kozlov et al. (2015) através de uma expressiva amostragem de 950 espécies. Contudo, das 950 espécies, somente duas foram amostradas no Brasil, país com a maior biodiversidade de plantas do mundo (Zappi et al. 2015). Embora esses danos causados por insetos herbívoros pareçam pequenos, eles podem impactar o fitness das plantas de uma forma significativa (Björkman et al. 2008). Estimativas quantitativas do custo de uma defesa vegetal induzida por quantidades naturais e baixas (3,3%) de herbivoria mostraram aumento na produção de tricomas, à custo de uma redução de 20% no crescimento do caule e na produção de biomassa (Björkman et al. 2008).

O campo rupestre é uma paisagem antiga, climatizada e infértil (OCBIL; Hopper et al. 2021), e é caracterizado por um tamponamento climático de longo prazo. Em metacomunidades de insetos primitivas, a proporção de espécies generalistas de habitat encontrada é baixa em comparação com habitats perturbados (Solar et al. 2016). Neves et al. (2021) amostraram somente sete insetos generalistas (total = 211) em um estudo em áreas de campo rupestre e

florestas. O campo rupestre e o cerrado apresentam condições mais adversas para os herbívoros em comparação com as vegetações florestais, pois o dossel fechado das florestas é afetado pela incidência de vento e luz solar em comparação com o dossel descontínuo do cerrado e do campo rupestre (Eiten 1972), proporcionando um microhabitat mais adequado para esses organismos. Assim, as espécies que habitam a matriz do campo rupestre e do cerrado toleram as condições mais amenas dentro das ilhas da floresta, mas os especialistas florestais são mais limitados em se deslocar para a matriz mais inóspita (Neves et al. 2021). Deste modo, é possível que os insetos herbívoros sejam mais abundantes e diversificados nas florestas, o que pode justificar os maiores níveis de herbivoria encontrados nesse ambiente. Essa hipótese está de acordo com os resultados de Neves et al. (2010) que encontraram maior riqueza e abundância de insetos mastigadores em florestas que em cerrados.

Apesar da herbivoria crescente ao longo do gradiente campo rupestre – cerrado – floresta indicar que plantas de vegetações com maior disponibilidade de recursos experimentam maiores níveis de herbivoria, surpreendentemente, a análise de relação entre a herbivoria e as características físico-químicas do solo (PCA) aponta que a fertilidade atual do solo não explica diretamente as diferenças de herbivoria encontradas ao longo do gradiente. Contudo, como os níveis de herbivoria podem ser explicados pelos traços funcionais foliares, que foram em grande parte determinados pela qualidade do habitat (Lynn & Fridley 2019), há uma relação indireta entre a disponibilidade de recursos no solo e a herbivoria devido ao trade-off fisiológico entre os metabolismos primário e secundário, principal premissa da hipótese GDB (Herms & Mattson 1992; Lambers & Poorter 1992; Poorter et al. 2010).

Em ambientes com suprimentos restritos de água e nutrientes (eg. campo rupestre), o crescimento (metabolismo primário) enfrenta restrições fisiológicas para conduzir a divisão e a expansão celular (Herms & Mattson 1992), levando a utilização do carbono da assimilação líquida (Bradford & Hsiao 1982; Luxmore 1991), para o metabolismo secundário (construção de metabólitos secundários e reforço estrutural, aumentando os níveis de defesa da planta; Herms & Mattson 1992; Fig. 5). Assim, a herbivoria e a limitação de recursos favorecem a seleção de plantas com alto nível de defesa, embora esse custo reduza ainda mais a taxa de crescimento (Dayrell et al. 2018; Pinto et al. 2021), o que explica os menores %AFR encontrados no campo rupestre (Fig. 5). Em níveis de recursos moderados (cerrados) a altos (florestas), a assimilação líquida se aproxima da máxima e evidencia o trade-off fisiológico como uma correlação negativa entre crescimento e defesas, favorecendo plantas com maiores taxas de crescimento e menores níveis de defesa, o que se reflete nos %AFR encontrados ao

longo do gradiente (Fig. 5). Dessa forma, os valores crescentes de AF e SLA ao longo do gradiente reforça que a disponibilidade de recursos favorece a competição e o maior investimento em crescimento, enquanto a restrição de recursos favorece maior investimento em defesas e crescimento lento (Fig. 5).

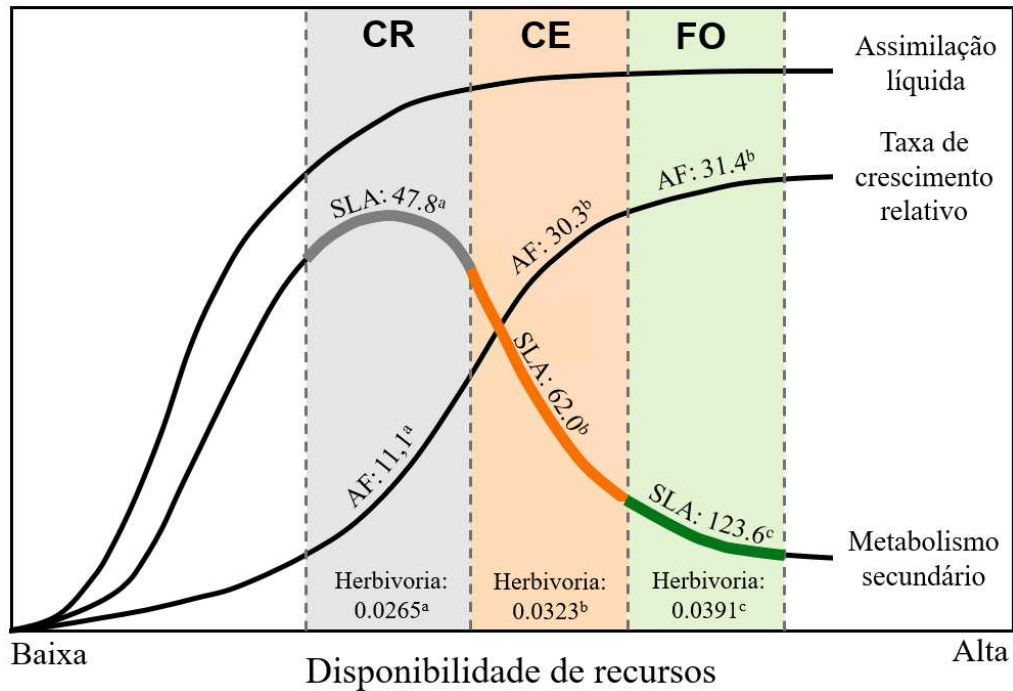


FIGURA 5 | Figura modificada de Herms & Mattson (1992). Previsões das taxas de assimilação líquida, de crescimento relativo (inferida a partir da AF) e do metabolismo secundário das plantas (inferida a partir da SLA) em resposta à disponibilidade crescente de recursos no gradiente campo rupestre (CR) < cerrado (CE) < floresta (FO). SLA: área foliar específica.

5. Conclusão

Este trabalho reforça a hipótese GDB que prediz que a disponibilidade de recursos no solo favorece maior investimento em crescimento, enquanto a restrição de recursos favorece maior investimento proporcional em defesas e crescimento lento. Como o AF e a SLA estão intimamente relacionadas a muitas características funcionais (taxas de crescimento relativo, taxa de eficiência fotossintética, metabólitos secundários, dureza, palatabilidade e longevidade foliar) para a partição dos recursos entre crescimento e defesa, sugerimos que esses traços foliares podem explicar a variabilidade da herbivoria em comunidades naturais ao longo de gradientes edáficos tropicais.

Apesar da SLA estar relacionada ao maior investimento na proteção da folha, e possivelmente indicar o maior investimento no metabolismo secundário, estudos futuros que investiguem a influência dos fatores edáficos sobre a herbivoria devem considerar a exploração da diversidade de metabólitos secundários em plantas. Também não fomos capazes de determinar se as diferentes taxas de consumo entre as vegetações foram impulsionadas por mudanças na composição da comunidade de insetos. Dessa forma, próximos trabalhos devem avaliar a pressão dos herbívoros generalistas e especialistas nos diferentes ambientes.

6. Contribuição dos autores

CSO, TGC e FAOS desenharam e planejaram o estudo; CSO e JVSM coletaram os dados; CSO realizou a Curadoria de Dados; JVSM realizou a análise; todos os autores discutiram os resultados; SDO conduziu a redação do manuscrito com grande apoio de todos os autores; FAOS providenciou a aquisição de recursos e CSO administrou o projeto.

7. Agradecimentos

Agradecemos a Cruzelina Oliveira, Marcel Rozemberg e Camila Oliveira pelo auxílio no trabalho de campo. André Gonçalves, Aron Renner e Pablo Meyer pela identificação das espécies vegetais. Ao professor G.W. Fernandes e ao Rogério por cederem suas propriedades para realização dessa pesquisa.

8. Referências

- Aide TM (1992). Dry season leaf production and escape from herbivory. *Biotropica* 24:532–537. <https://doi.org/10.2307/2389016>
- Alcantara S, Mello-Silva R, Teodoro GS, Drequeceler K, Ackerly DD, Oliveira RS (2015). Carbon assimilation and habitat segregation in resurrection plants: a comparison between desiccation- and non-desiccation-tolerant species of Neotropical Velloziaceae (Pandanales). *Functional Ecology* 29:1499–1512. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12462>

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, de Moraes GJL, Sparovek G (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22:711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Becerra JX (2015) On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112:6098–6103. <https://doi.org/10.1073/pnas.1418643112>
- Bona C, Pellanda RM, Carlucci MB, de Paula Machado RG, Ciccarelli D (2020). Functional traits reveal coastal vegetation assembly patterns in a short edaphic gradient in southern Brazil. *Flora* 271:151661. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151661>
- Bond WJ (2019). Open Ecosystems: Ecology and Evolution Beyond the Forest Edge. *African Journal of Range & Forage Science* 36: 203–204. <https://doi.org/10.2989/10220119.2019.169566>
- Björkman C, Dalin P, Ahn K (2008). Leaf trichome responses to herbivory in willows: induction, relaxation and costs. *New Phytologist* 179:176–184. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02442.x>
- Blomberg SP, Garland TJr, Ives AR (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57:717–745. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x>
- Bradford KJ, Hsiao TC (1982) Physiological Responses to Moderate Water Stress. In: Lange L, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H. (eds.) *Physiological Plant Ecology*, Springer-Verlag, Berlin, pp. 263–324. doi:10.1007/978-3-642-68150-9_10
- Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Mächler M, Bolker BM (2017) GlmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal* 9:378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Caldwell E, Read J, Sanson GD (2016) Which leaf mechanical traits correlate with insect herbivory among feeding guilds? *Annals of Botany*. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv178>
- Cárdenas RE, Valencia R, Kraft NJB, Argoti A, Dangles O (2014) Plant traits predict inter- and intraspecific variation in susceptibility to herbivory in a hyperdiverse Neotropical rain forest tree community. *Journal of Ecology* 102:939–952. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12255>

- Carvalho LG, Bartomeus I, Rollin O, Timóteo S, Tinoco CF (2021) The role of soils on pollination and seed dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 376: 1834. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0171>
- Coley PD, Bryant JP, Chapin FS (1985) Resource Availability and Plant Antiherbivore Defense. *Science* 230:895–899. <https://doi.org/10.1126/science.230.4728.895>
- Coley PD, Barone JA (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305–335. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1>
- Dayrell RLC, Arruda AJ, Pierce S, Negreiros D, Meyer PB, Lambers H, Silveira FAO (2018) Ontogenetic shifts in plant ecological strategies. *Functional Ecology* 32:2730–2741. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13221>
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Gorné LD (2016) The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529:167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>.
- Douma JC., Weedon JT (2019) Analysing continuous proportions in ecology and evolution: A practical introduction to beta and Dirichlet regression. *Methods in Ecology and Evolution* 10:1412–1430. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13234>
- Durigan G, Ratter JA (2006) Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo state, Brazil, 1962–2000. *Edinburgh Journal of Botany* 63:119–130. <https://doi.org/10.1017/s0960428606000357>
- Eiten G (1972) The Cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review* 38:201–341. <https://doi.org/10.1007/bf02859158>
- Endara MJ, Coley PD (2010) The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology* 25:389–398. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01803.x>
- Escudero A, del Arco JM, Sanz IC, Ayala J (1992) Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia* 90:80–87. <https://doi.org/10.1007/bf00317812>
- Feeny P (1976) Plant Apparency and Chemical Defense. *Biochemical Interaction Between Plants and Insects* 1–40. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-2646-5_1

- Fonseca C R, Overton JM, Collins B, Westoby M (2000) Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology* 88:964–977. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00506.x>
- Gates D M (1965) Energy, Plants, and Ecology. *Ecology* 46:1–13. <https://doi.org/10.2307/1935252>
- Gong H, Gao J (2019) Soil and climatic drivers of plant SLA (specific leaf area). *Global Ecology and Conservation*. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00696>
- Grime JP (1977) Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist* 111:1169–1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Hanley ME, Lamont BB, Fairbanks MM, Rafferty CM (2007). Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8:157–178. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2007.01.001>
- Herms DA, Mattson WJ (1992) The Dilemma of Plants: To Grow or Defend. *The Quarterly Review of Biology* 67:283–335. <https://doi.org/10.1086/417659>
- Honda EA, Durigan G (2016) Woody encroachment and its consequences on hydrological processes in the savannah. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 371:1703. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0313>
- Hopper DS, Lambers H, Silveira FAO, Fiedler PL (2021) OCBIL theory examined: reassessing evolution, ecology and conservation in the world's ancient, climatically buffered and infertile landscapes. *Biological Journal of the Linnean Society* 133:266–296. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa213>
- Jin Y, Qian H (2019) V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography* 42:1353–1359. <https://doi.org/10.1111/ecog.04434>
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, "...", Webb CO (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26:1463–1464. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>
- Kozlov MV, Lanta V, Zverev V, Zvereva EL (2015) Global patterns in background losses of woody plant foliage to insects. *Global Ecology and Biogeography* 24:1126–1135. <https://doi.org/10.1111/geb.12347>

- Kozlov MV, Zvereva EL (2017) Background Insect Herbivory: Impacts, Patterns and Methodology. *Progress in Botany* 313–355. https://doi.org/10.1007/124_2017_4
- Labandeira C (2007) The origin of herbivory on land: initial patterns of plant tissue consumption by arthropods. *Insect Science* 14:259–275. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2007.00141.x-i1>
- Lambers H, Poorter H (1992) Inherent Variation in Growth Rate Between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Advances in Ecological Research* 23:187–261. [https://doi.org/10.1016/s0065-2504\(08\)60148-8](https://doi.org/10.1016/s0065-2504(08)60148-8)
- Lambers H, Raven J.A, Shaver GR, Smith SE (2008) Plant nutrient acquisition strategies change with soil age. *Trends in Ecology and Evolution* 23:95–103. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.10.008>
- Lau JA, McCall AC, Davies KF, McKay JK, Wright JW (2008) Herbivores and edaphic factors constrain the realized niche of a native plant. *Ecology* 89: 754–762. <https://doi.org/10.1890/07-0591.1>
- Luxmoore RJ (1991). A source-sink framework for coupling water, carbon, and nutrient dynamics of vegetation. *Tree Physiology*, 9:267–280. <https://doi.org/10.1093/treephys/9.1-2.267>
- Lynn JS, Fridley JD (2019) Geographic patterns of plant-herbivore interactions are driven by soil fertility. *Journal of Plant Ecology* 12: 653–661. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtz002>
- Machado BB, Orue JPM, Arruda MS, Santos CV, Sarath DS, Goncalves WN, “...”, Rodrigues-Jr JF (2016) BioLeaf: A professional mobile application to measure foliar damage caused by insect herbivory. *Computers and Electronics in Agriculture* 129:44–55. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2016.09.007>
- Madani N, Kimball JS, Running SW (2017) Improving Global Gross Primary Productivity Estimates by Computing Optimum Light Use Efficiencies Using Flux Tower Data. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 122:2939–2951. <https://doi.org/10.1002/2017jg004142>
- Maire V, Wright IJ, Prentice IC, Batjes NH, Bhaskar R, van Bodegom PM, “...”, Santiago LS (2015) Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography* 24:706–717. <https://doi.org/10.1111/geb.12296>

- Mason CM, Goolsby EW, Humphreys DP, Donovan, L. A. (2015) Phylogenetic structural equation modelling reveals no need for an “origin” of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters* 19:54–61. <https://doi.org/10.1111/ele.12542>
- Moles AT, Perkins SE, Laffan SW, Flores-Moreno H, Awasthy M, Tindall ML, “...” Bonser SP (2014) Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation? *Journal of Vegetation Science* 25:1167–1180. <https://doi.org/10.1111/jvs.12190>
- Moreira X, Castagneyrol B, Abdala-Roberts L, Traveset A (2019) A meta-analysis of herbivore effects on plant attractiveness to pollinators. *Ecology*. <https://doi.org/10.1002/ecy.2707>
- Münkemüller T, Lavergne S, Bzeznik B, Dray S, Jombart T, Schiffers K, Thuiller W (2012) How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution* 3:743–756. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x>
- Myers JH, Sarfraz R M (2017) Impacts of Insect Herbivores on Plant Populations. *Annual Review of Entomology* 62:207–230. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023826>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Neves FS, Araújo LS, Espírito-Santo MM, Fagundes M, Fernandes GW, Sanchez-Azofeifa GA, Quesada M (2010) Canopy Herbivory and Insect Herbivore Diversity in a Dry Forest-Savanna Transition in Brazil. *Biotropica* 42:112–118. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00541.x>
- Neves FS, da Silva PG, Solar R, Nunes CA, Beirão MV, Brant H, Castro FS, Dáttilo W, Guevara R, Fernandes GW (2021) Habitat generalists drive nestedness in a tropical mountaintop insect metacommunity. *Biological Journal of the Linnean Society* 133: 577–586. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa059>
- Novais SMA, Monteiro GF, Macedo-Reis LE, Leal CRO, Neves FS (2019) Changes in the insect herbivore fauna after the first rains in a tropical dry forest. *Oecologia Australis* 23:381–387. <https://doi.org/10.4257/oeco.2019.2302.16>
- Oliveira CS, Messeder JVS, Teixido AL, Arantes MRR, Silveira FAO (2021) Vegetative and reproductive phenology in a tropical grassland–savanna–forest gradient. *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.1111/jvs.12997>

- Oliveira RS, Galvão HC, Campos MCR, Eller CB, Pearse SJ, Lambers H (2015) Mineral nutrition of *campos rupestres* plant species on contrasting nutrient-impooverished soil types. *New Phytologist* 205:1183–1194. doi.org/ 10.1111/nph.13175
- Oliveira RS, Abrahão A, Pereira C, Teodoro GS, Brum M, Alcantara S, Lambers H (2016) Ecophysiology of *campos rupestres* Plants. In Fernandes GW (ed.) *Ecology and Conservation of Mountaintop grasslands in Brazil*. Stanford, US: Springer International Publishing, pp 227–272 https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_11
- Ordoñez JC, van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R (2009) A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18:137–149. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x>
- Pagel M (1999) Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401:877–884 <https://doi.org/10.1038/44766>
- Pinto DV, Badia CCV, Soares GR, Sousa HC, Cornelissen T, Ribeiro SP (2021) How do soil resources affect herbivory in tropical plants along environmental gradients? A test using contrasting congeneric species. *Plant Ecology* 222:1281–1295. <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01177-7>
- Pierce S, Guo WY, Cerabolini BEL, Negreiros D, Faoro F, Magoga G, Montagna M, Fernandes GW, Spada A (2021) Plant secondary metabolite diversity reflects both phylogeny and ecological adaptation. <https://doi.org/10.1101/2021.10.26.465835>
- Pierce S, Negreiros D, Cerabolini BEL, Kattge J, Díaz S, Kleyer M, “...” Tampucci D (2017) A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology* 31:444–457. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>
- Poorter L, Kitajima K, Mercado P, Chubiña J, Melgar I, Prins HHT (2010) Resprouting as a persistence strategy of tropical forest trees: relations with carbohydrate storage and shade tolerance. *Ecology*, 91:2613–2627. <https://doi.org/10.1890/09-0862.1>
- Poorter L, Plassche M, Willems S, Boot RGA (2004) Leaf Traits and Herbivory Rates of Tropical Tree Species Differing in Successional Status. *Plant Biology* 6:746–754. <https://doi.org/10.1055/s-2004-821269>
- R Development Core Team (2021) R: A Language and Environment for statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>

- Raij BV, Andrade JC, Cantarella H, Quaggio JA (2001) Análise química para avaliação da fertilidade de solos tropicais. Campinas, BR: Instituto Agrônomo de Campinas.
- Rand TA (2002) Variation in insect herbivory across a salt marsh tidal gradient influences plant survival and distribution. *Oecologia* 132:549–558. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0989-2>
- Reich PB (2014) The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102:275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Rhoades DF (1979) Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: Rosenthal GA, Janzen DH (eds) *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, London, pp 4–54
- Rodrigues PMS, Schaefer CEGR, Silva JO, Ferreira Júnior WG, dos Santos RM, Neri AV (2016) The influence of soil on vegetation structure and plant diversity in different tropical savannic and forest habitats. *Journal of Plant Ecology* 11:226–236. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw135>
- Ruggiero PGC, Batalha MA, Pivello VR, Meirelles ST (2002) Vegetation-soil relationships in Cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, southeastern Brazil. *Plant Ecology* 160:1–16. <https://doi.org/10.1023/a:1015819219386>
- Schaefer CEGR, Corrêa GR, Candido HG, Arruda DM, Nunes JA, Araujo RW, “...” Neri AV (2016) The physical environment of rupestrian Grasslands (*campos rupestres*) in Brazil: geological, geomorphological and pedological characteristics, and interplays. In: GW Fernandes (ed) *Ecology and Conservation of Mountaintop grasslands in Brazil*. Springer, Cham, pp 15–53. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29808-5_2
- Schiestl FP, Kirk H, Bigler L, Cozzolino S, Desurmont GA (2014) Herbivory and floral signaling: phenotypic plasticity and trade-offs between reproduction and indirect defense. *New Phytologist* 203:257–266. <https://doi.org/10.1111/nph.12783>
- Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* 9:671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- Silveira FAO, Negreiros D, Barbosa NPU, Buisson E, Carmo FF, Carstensen DW, “...” Lambers H (2016) Ecology and evolution of plant diversity in the endangered *campo rupestre*: a neglected conservation priority. *Plant and Soil* 403:129–152. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2637-8>

- Silveira FAO, Barbosa M, Beiroz W, Callisto M, Macedo DR, Morellato LPC, Neves FS, Nunes YRF, Solar RR, Fernandes GW (2019) Tropical mountains as natural laboratories to study global changes: a long-term ecological research project in a megadiverse biodiversity hotspot. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 38:64–73. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.04.001>
- Smilanich AM, Fincher RM, Dyer LA (2016) Does plant apparency matter? Thirty years of data provide limited support but reveal clear patterns of the effects of plant chemistry on herbivores. *New Phytologist* 210:1044–1057. <https://doi.org/10.1111/nph.13875>
- Smith SA, Brown JW (2018) Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. *American Journal of Botany* 105:302–314. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1019>
- Solar RRC, Barlow J, Andersen AN, Schoereder JH, Berenguer E, Ferreira JN, Gardner TA (2016) Biodiversity consequences of land-use change and forest disturbance in the Amazon: A multi-scale assessment using ant communities. *Biological Conservation* 197:98–107. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.03.005>
- Turcotte MM, Davies TJ, Thomsen CJM, Johnson MTJ (2014) Macroecological and macroevolutionary patterns of leaf herbivory across vascular plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0555>
- Turner IM (1994) Sclerophylly: Primarily Protective? *Functional Ecology*, 8:669. <https://doi.org/10.2307/2390225>
- Venables WN, Ripley BD (2013) *Modern Applied Statistics with S-Plus*. Springer, Berlin.
- Zhang S, Zhang Y, Ma K (2017) The association of leaf lifespan and background insect herbivory at the interspecific level. *Ecology* 98:425–432. <https://doi.org/10.1002/ecy.1649>
- Zhang S, Zhang Y, Ma K. (2016). Latitudinal variation in herbivory: hemispheric asymmetries and the role of climatic drivers. *Journal of Ecology* 104:1089–1095. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12588>
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, “...” Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Wright IJ, Dong N, Maire V, Prentice IC, Westoby M, Díaz S, “...” Wilf P (2017) Global climatic drivers of leaf size. *Science* 357:917–921. <https://doi.org/10.1126/science.aal4760>

Informações de suporte do artigo: Oliveira, C. S. *et al.* Soil resource availability shapes plants functional traits and modulates herbivory along a tropical grassland-savanna-forest gradient. Plant and Soil.

Apêndice 1A. Porcentagem de área foliar removida (%AFR), área foliar específica (SLA) e área foliar (AF) médios das espécies amostradas em três áreas de *campo rupestre* (CR1, CR2, CR3) na Serra do Cipó (Sudoeste do Brasil).

Espécie	Autor	Família	Forma de vida	Área amostral	AFR (%)	SLA (mm ² /mg)	AF (cm ²)
<i>Barbacenia flava</i>	Mart. ex Schult. & Schult.f.	Velloziaceae	shrub	CR1	2.5%	27.23	23.13
<i>Byrsonima dealbata</i>	Griseb.	Malpighiaceae	shrub	CR1	3.9%	38.24	10.58
<i>Calea grazielae</i>	J.U.Santos.	Asteraceae	shrub	CR1	3.4%	40.29	3.81
<i>Kiellmeyera regalis</i>	Saddi.	Clusiaceae	shrub	CR1	0.7%	53.05	6.52
<i>Mikania leiolaena</i>	DC.	Asteraceae	shrub	CR1	1.7%	46.52	4.62
<i>Neea theifera</i>	Oerst.	Nyctaginaceae	shrub	CR1	2.1%	79.59	17.19
<i>Peixotoa cipoana</i>	C.E.Anderson	Malpighiaceae	shrub	CR1	1.0%	43.26	16.87
<i>Trembleya laniflora</i>	(D.Don) Cogn.	Melastomataceae	tree	CR1	4.8%	26.78	3.96
<i>Trigonia cipoensis</i>	Fromm & E. Santos	Trigoniaceae	shrub	CR1	1.4%	51.33	9.43
<i>Vochysia pygmaea</i>	Bong.	Vochysiaceae	shrub	CR1	3.3%	34.67	5.31
<i>Byrsonima dealbata</i>	Griseb.	Malpighiaceae	shrub	CR2	9.1%	37.38	9.29
<i>Dasyphyllum reticulatum</i>	(DC.) Cabrera.	Asteraceae	shrub	CR2	1.3%	69.35	2.56
<i>Diplusodon orbicularis</i>	Koehne.	Malpighiaceae	shrub	CR2	2.7%	43.20	0.35
<i>Kiellmeyera regalis</i>	Saddi.	Clusiaceae	shrub	CR2	4.2%	55.02	8.08
<i>Lavoisiera cordata</i>	Cogn.	Melastomataceae	shrub	CR2	0.1%	45.95	1.36
<i>Mikania leiolaena</i>	DC.	Asteraceae	shrub	CR2	1.6%	47.76	6.32
<i>Neea theifera</i>	Oerst.	Nyctaginaceae	shrub	CR2	1.9%	59.60	15.88
<i>Trembleya laniflora</i>	(D.Don) Cogn.	Melastomataceae	tree	CR2	8.0%	30.40	8.60
<i>Vochysia thyrsoidea</i>	Pohl.	Vochysiaceae	tree	CR2	1.3%	35.87	7.23
<i>Vochysia pygmaea</i>	Bong.	Vochysiaceae	shrub	CR2	2.9%	33.36	35.92
<i>Aulonemia effusa</i>	(Hack.) McClure	Poaceae	shrub	CR3	0.6%	47.19	22.49
<i>Eremanthus incanus</i>	(Less.) Less.	Asteraceae	shrub	CR3	7.5%	56.24	16.60
<i>Lavoisiera cordata</i>	Cogn	Melastomataceae	shrub	CR3	1.3%	48.59	10.70
<i>Microlicia fasciculata</i>	Mart. ex Naudin	Melastomataceae	shrub	CR3	3.0%	69.45	0.41
<i>Ocotea langsdorffii</i>	(Meisn.) Mez	Lauraceae	shrub	CR3	0.5%	46.78	5.47
<i>Proteopsis argentea</i>	Mart. & Zucc.	Asteraceae	shrub	CR3	0.7%	51.81	39.60
<i>Pseudobriellia brasiliensis</i>	(Spreng.) R. M. King & H. Rob.	Asteraceae	shrub	CR3	0.1%	63.41	0.28
<i>Symphypappus reticulatus</i>	Baker.	Asteraceae	shrub	CR3	2.1%	58.29	2.14
<i>Vellozia nivea</i>	L.B.Sm. & Ayensu.	Velloziaceae	shrub	CR3	0.9%	25.18	15.95
<i>Vochysia thyrsoidea</i>	Pohl.	Vochysiaceae	tree	CR3	4.6%	56.17	27.49

Informações de suporte do artigo: Oliveira, C. S. *et al.* Soil resource availability shapes plants functional traits and modulates herbivory along a tropical grassland-savanna-forest gradient. Plant and Soil.

Apêndice 1B. Porcentagem de área foliar removida (%AFR), área foliar específica (SLA) e área foliar (AF) médios das espécies amostradas em três áreas de cerrado *stricto sensu* (CE1, CE2, CE3) na Serra do Cipó (Sudoeste do Brasil).

Espécie	Autor	Família	Forma de vida	Área amostral	AFR (%)	SLA (mm ² /mg)	AF (cm ²)
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	(L.) DC.	Malpighiaceae	tree	CE1	4.5%	64.51	146.50
<i>Campomanesia adamantium</i>	(Cambess.) O.Berg.	Myrtaceae	shrub	CE1	1.2%	55.69	15.80
<i>Dalbergia miscolobium</i>	Benth.	Fabaceae	tree	CE1	2.0%	70.36	7.55
<i>Jacaranda caroba</i>	(Vell.) DC.	Bignoniaceae	tree	CE1	0.4%	65.53	14.30
<i>Mandevilla velame</i>	A.St.-Hil.	Apocynaceae	shrub	CE1	0.1%	82.98	5.37
<i>Myrsine monticola</i>	Mart.	Primulaceae	shrub	CE1	9.8%	62.38	11.59
<i>Ruellia villosa</i>	(Nees) Lindau	Acanthaceae	shrub	CE1	2.1%	104.55	3.34
<i>Solanum lycocarpum</i>	A.St.-Hil.	Solanaceae	tree	CE1	9.4%	72.30	43.11
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	(Martius) Coville	Fabaceae	tree	CE1	1.8%	62.53	18.42
<i>Aspilia hispidantha</i>	H.Rob.	Asteraceae	shrub	CE2	3.3%	54.17	2.72
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	(L.) DC.	Malpighiaceae	tree	CE2	5.3%	53.27	123.09
<i>Campomanesia adamantium</i>	(Cambess.) O.Berg.	Myrtaceae	shrub	CE2	1.2%	51.03	8.45
<i>Davilla elliptica</i>	A. St.-Hil.	Dilleniaceae	tree	CE2	1.8%	56.18	9.28
<i>Dimerostemma lippoides</i>	(Baker) S.F.Blake	Asteraceae	shrub	CE2	4.5%	65.73	6.27
<i>Erythroxylum suberosum</i>	A. St.-Hil.	Erythroxylaceae	tree	CE2	1.9%	47.41	49.18
<i>Kielmeyera coriacea</i>	Mart. Cork	Clusiaceae	tree	CE2	1.1%	44.95	52.04
<i>Lippia lupulina</i>	Cham.	Verbenaceae	shrub	CE2	3.9%	56.42	7.51
<i>Merremia tomentosa</i>	(Choisy) Hall. f.	Convolvulaceae	shrub	CE2	0.7%	64.62	5.22
<i>Solanum lycocarpum</i>	A.St.-Hil.	Solanaceae	tree	CE2	6.6%	74.93	38.03
<i>Andira fraxinifolia</i>	Benth.	Fabaceae	shrub	CE3	4.8%	49.41	85.84
<i>Cuphea sp.</i>	-	Lythraceae	shrub	CE3	1.6%	73.22	0.50
<i>Erythroxylum tortuosum</i>	Mart.	Erythroxylaceae	tree	CE3	3.6%	57.01	36.41
<i>Kielmeyera coriacea</i>	Mart. Cork	Clusiaceae	tree	CE3	2.9%	44.26	31.45
<i>Lepidaploa rufogrisea</i>	(St. Hil.) H. Rob.	Asteraceae	shrub	CE3	2.9%	82.68	1.20
<i>Maprounea brasiliensis</i>	A.St.-Hil.	Euphorbiaceae	shrub	CE3	2.2%	67.60	12.49
<i>Miconia albicans</i>	(Sw.) Triana	Melastomataceae	shrub	CE3	2.7%	79.70	26.33
<i>Myrsine monticola</i>	Mart.	Primulaceae	shrub	CE3	3.1%	45.17	12.66
<i>Tetrapteryx microphylla</i>	(A.Juss.) Nied.	Malpighiaceae	shrub	CE3	1.8%	37.86	1.40
<i>Tocoyena formosa</i>	(Cham. & Schltld.) K. Schum.	Rubiaceae	tree	CE3	6.9%	44.05	92.15

Informações de suporte do artigo: Oliveira, C. S. *et al.* Soil resource availability shapes plants functional traits and modulates herbivory along a tropical grassland-savanna-forest gradient. *Plant and Soil*.

Apêndice 1C. Porcentagem de área foliar removida (%AFR), área foliar específica (SLA) e área foliar (AF) médios das espécies amostradas em três áreas de floresta (FO1, FO2, FO3) na Serra do Cipó (Sudoeste do Brasil).

Espécie	Autor	Família	Forma de vida	Área amostral	AFR (%)	SLA (mm ² /mg)	AF (cm ²)
<i>Calophyllum brasiliense</i>	(Guanandi)	Calophyllaceae	tree	FO1	1.8%	99.43	42.75
<i>Guatteria australis</i>	A.St.-Hil.	Annonaceae	tree	FO1	5.1%	122.00	3.79
<i>Marlierea clauseniana</i>	(O.Berg) Kiaersk.	Myrtaceae	tree	FO1	1.4%	106.16	57.52
<i>Miconia pepericarpa</i>	DC.	Melastomataceae	shrub	FO1	0.3%	108.89	15.36
<i>Miconia</i> sp.	-	Melastomataceae	tree	FO1	8.7%	63.02	86.10
<i>Myrcia amazonica</i>	DC.	Myrtaceae	tree	FO1	0.9%	63.53	15.89
<i>Myrcia venulosa</i>	DC.	Myrtaceae	tree	FO1	2.1%	75.39	15.98
<i>Psychotria carthagenensis</i>	Jacq.	Rubiaceae	tree	FO1	4.0%	150.24	14.99
<i>Ruellia villosa</i>	Pohl ex. Nees	Acanthaceae	shrub	FO1	1.0%	113.04	65.44
<i>Xylopia emarginata</i>	Mart.	Annonaceae	tree	FO1	1.0%	109.10	57.88
<i>Annona sylvatica</i>	A.St.-Hil.	Annonaceae	tree	FO2	7.1%	86.33	37.00
<i>Calophyllum brasiliense</i>	(Guanandi)	Calophyllaceae	tree	FO2	7.0%	82.80	36.93
<i>Guarea guidonia</i>	(L.) Sleumer	Meliaceae	tree	FO2	3.1%	149.34	59.13
<i>Hedyosmum brasiliense</i>	Miq.	Chloranthaceae	tree	FO2	7.9%	119.55	29.81
<i>Miconia chamissois</i>	Naudin.	Melastomataceae	tree	FO2	4.8%	112.04	61.26
<i>Miconia prasina</i>	(Sw.) DC.	Melastomataceae	tree	FO2	4.1%	72.90	67.66
<i>Smilax fluminensis</i>	Steud.	Smilacaceae	liana	FO2	3.5%	234.22	35.09
sp1.	-	-	tree	FO2	3.6%	86.98	38.55
<i>Trembleya parviflora</i>	(Don) Cogn.	Melastomataceae	tree	FO2	4.3%	91.77	3.62
<i>Xylopia brasiliensis</i>	Spreng.	Annonaceae	tree	FO2	0.6%	133.91	38.34
<i>Bauhinia longifolia</i>	(Bong.) Steud	Fabaceae	tree	FO3	6.4%	211.39	26.32
<i>Dasyphyllum sprengelianum</i>	(Gardner) Cabrera	Asteraceae	tree	FO3	4.9%	147.45	13.61
<i>Erythroxylum pelleterianum</i>	A.St.-Hil.	Erythroxylaceae	tree	FO3	10.9%	224.23	5.52
<i>Lippia stachyoides</i>	Cham.	Verbenaceae	shrub	FO3	1.4%	152.02	12.01
<i>Miconia pepericarpa</i>	DC.	Melastomataceae	shrub	FO3	4.8%	85.72	11.40
<i>Myrcia splendens</i>	(Sw.) DC.	Myrtaceae	tree	FO3	2.7%	122.54	4.37
<i>Psychotria capitata</i>	Ruiz & Pav.	Rubiaceae	shrub	FO3	1.5%	128.20	12.28
<i>Psychotria hoffmannseggiana</i>	(Willd. ex Roem. & Schult.) Müll. Arg.	Rubiaceae	shrub	FO3	4.4%	182.81	6.73
<i>Ruellia macrantha</i>	(Mart. ex Ness) Lindau	Acanthaceae	shrub	FO3	4.1%	144.91	37.97

Informações de suporte do artigo: Oliveira, C. S. *et al.* Soil resource availability shapes plants functional traits and modulates herbivory along a tropical grassland-savanna-forest gradient. Plant and Soil.

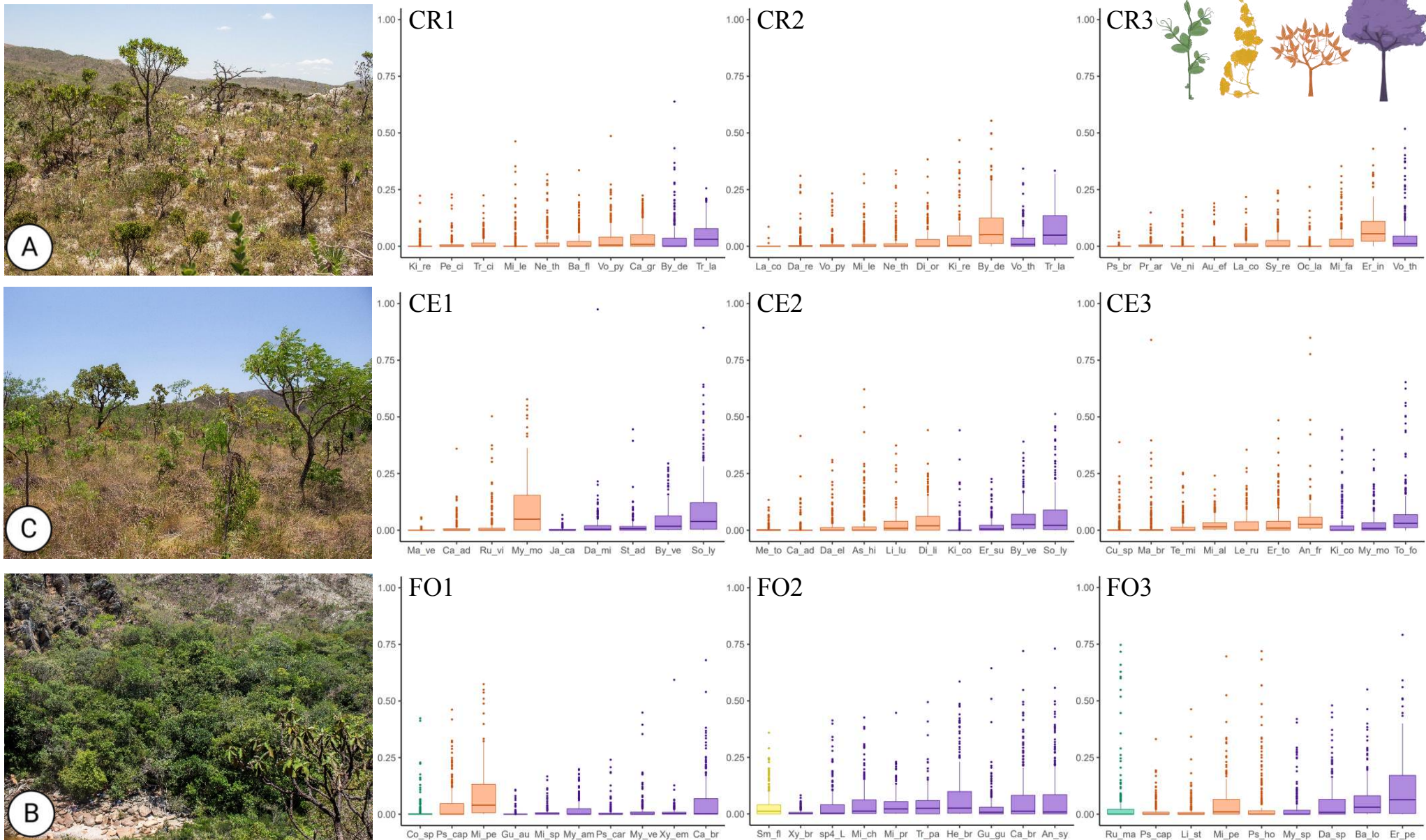
Apêndice 2. Caracterização química dos solos das três vegetações - *campo rupestre*, cerrado e floresta – quanto ao pH; às concentrações médias de nutrientes: boro (B), cálcio (Ca), cobre (Cu), ferro (Fe), fósforo (P), hidrogênio + alumínio (H + Al), potássio (K), matéria orgânica (M.O.), nitrogênio (N), magnésio (Mg), manganês (Mn) e zinco (Zn), e em relação aos indicadores de fertilidade: capacidade de troca catiônica (CTC), soma de bases trocáveis (SB) e saturação por bases (V%). Os valores correspondem à média das nove amostras coletadas em cada vegetação. SD = desvio padrão. Letras diferentes indicam $P < 0,05$ no teste post hoc de Tukey.

	Média	DP	F	p
Boro (mg/dm³)			42.29	<0.001
<i>Campo rupestre</i>	0.34 ^a	0.08		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	0.33 ^a	0.04		
Floresta	0.62 ^b	0.07		
Cálcio (mmolc/dm³)			2.90	0.234
<i>Campo rupestre</i>	2.0	0.50		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	15.89	20.68		
Floresta	3.67	1.58		
Cobre*			3.03	0.22
<i>Campo rupestre</i>	0	0.00		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	0.68	1.02		
Floresta	0.9	1.14		
Ferro			11.31	0.003
<i>Campo rupestre</i>	62.66 ^a	47.15		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	55.0 ^a	28.56		
Floresta	189.44 ^b	99.41		
Fósforo (mg/dm³)			41.18	<0.001
<i>Campo rupestre</i>	3.0 ^a	1.73		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	2.55 ^a	0.88		
Floresta	18.88 ^b	11.62		
Hidrogênio + alumínio (mmolc/dm³)			3.75	0.152
<i>Campo rupestre</i>	47.66	18.91		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	47.11	24.16		
Floresta	72.11	18.06		
Potássio (mmolc/dm³)			218.87	<0.001
<i>Campo rupestre</i>	0.58 ^a	0.12		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	0.76 ^b	0.12		
Floresta	2.18 ^c	0.58		

	Média	DP	F	p
Matéria orgânica (g/dm³)			12.93	0.001
<i>Campo rupestre</i>	50.77 ^a	17.31		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	50.88 ^a	18.74		
Floresta	127.0 ^b	57.06		
Nitrogênio (g/Kg)*			12.02	0.002
<i>Campo rupestre</i>	0.88 ^a	0.25		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	1.04 ^a	0.52		
Floresta	3.23 ^b	2.05		
Magnésio (mmolc/dm³)			10.17	0.006
<i>Campo rupestre</i>	1.0 ^a	0.00		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	1.33 ^a	0.70		
Floresta	2.22 ^b	1.09		
Manganês*			3.10	0.212
<i>Campo rupestre</i>	0.27	0.55		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	0.56	0.83		
Floresta	14.11	21.99		
Zinco			12.83	0.001
<i>Campo rupestre</i>	0.65 ^a	0.48		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	0.26 ^a	0.08		
Floresta	3.61 ^b	5.91		
C.T.C. (mmolc/dm³)			3.24	0.198
<i>Campo rupestre</i>	51.25	18.88		
Cerrado	65.1	23.82		
Floresta	80.18	20.18		
S.B. (mmolc/dm³)			3.36	0.186
<i>Campo rupestre</i>	3.58	0.48		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	17.98	21.16		
Floresta	8.07	2.63		
V%			1.76	0.415
<i>Campo rupestre</i>	8.22	3.80		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	24.88	25.52		
Floresta	10.11	2.14		
pH			6.73	0.034
<i>Campo rupestre</i>	3.77 ^a	0.18		
Cerrado <i>stricto sensu</i>	4.23 ^b	0.54		
Floresta	3.66 ^a	0.09		

Informações de suporte do artigo: Oliveira, C. S. *et al.* Soil resource availability shapes plants functional traits and modulates herbivory along a tropical grassland-savanna-forest gradient. *Plant and Soil*.

Apêndice 3. As fotografias A-C ilustram a vista geral dos três tipos vegetacionais (*campo rupestre* - CR, cerrado - CE e floresta - FO, respectivamente) estudados na Serra do Cipó (Sudoeste do Brasil). Os gráficos por unidade amostral permitem comparar o índice de herbivoria das espécies (barras) e as formas de vida predominantes em cada vegetação (cores: verde-erva, amarelo-liana, laranja-arbustos, roxo-árvore).



CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nesta tese, demonstramos através de dados empíricos que a escassez de recursos edáficos atua como filtro ambiental selecionando características funcionais fenológicas e morfofisiológicas, que promovem maior aquisição e conservação de recursos em ambientes sazonalmente secos e inférteis.

Mudanças na fenologia vegetativa e reprodutiva das plantas ao longo do gradiente de recursos campo rupestre < cerrado < floresta apontam que as plantas que se estabelecem sobre solos mais férteis e úmidos (cerrado e floresta) tiveram estratégias fenológicas semelhantes, enquanto as espécies do *campo rupestre* mostraram estratégias que maximizam a aquisição e conservação de recursos. As principais estratégias encontradas foram:

- Plantas do *campo rupestre* apresentaram padrão de senescência foliar mais contínuo quando comparado às plantas dos cerrados e florestas, que descartam suas folhas no auge da estação seca. Isso sugere que em ambientes inférteis, evoluem estratégias de tolerância à períodos de limitação hídrica sem senescência foliar total, promovendo a conservação de nutrientes.
- As espécies do *campo rupestre* mostraram capacidade de responder a pulsos de precipitação com brotamento de folhas, mesmo quando esses pulsos foram pequenos. Essa estratégia pode indicar a maximização da absorção de água e o escape temporal de herbívoros.
- Frutos maduros foram encontrados ao longo de todo o ano nas três vegetações, mas no *campo rupestre* eles estavam concentrados no final da estação seca. A dispersão das sementes no final da estação seca é uma estratégia que permite a germinação nos primeiros eventos de chuva da estação chuvosa, o que maximiza o período de crescimento das mudas e, portanto, aumenta suas chances de estabelecimento.

Mudanças nos traços funcionais foliares, área foliar específica (SLA) e na área foliar total (AF), ao longo do gradiente, indicaram que a disponibilidade de recursos favorece estratégias de crescimento, enquanto a restrição de recursos favorece estratégias de conservação, sendo as principais encontradas:

- Os tamanhos médios e a robustez das folhas aumentaram ao longo do gradiente de disponibilidade de água e nutrientes. Dessa forma, os solos florestais favorecem o crescimento e ciclagem de nutrientes, enquanto a restrição de recursos dos solos dos *campos rupestres* torna a conservação de nutrientes indiscutivelmente mais importante,

favorecendo o investimento em defesas. Essa estratégia se reflete em níveis de herbivoria crescentes ao longo do gradiente de recursos.

- Arbustos, forma de vida de crescimento lento (leia-se: maior investimento em defesas), apresentam menores níveis de herbivoria que árvores (forma de vida de crescimento rápido).

Esta tese deixa mais perguntas em aberto do que perguntas respondidas. Portanto, sugiro que estudos futuros que investiguem a influência dos fatores edáficos sobre a herbivoria e a fenologia das plantas devam considerar a exploração: da longevidade foliar, da diversidade de metabólitos secundários e a pressão que herbívoros generalistas e especialistas provocam nos diferentes ambientes analisados.