



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
BIOLOGIA VEGETAL



O efeito do fogo e geadas no Cerrado sobre o mutualismo entre a planta extranectarífera *Ouratea spectabilis* (Mart.) Engl. (Ochnaceae) e formigas.

Gabriela Fraga Porto

Uberlândia – MG

Julho – 2022



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
BIOLOGIA VEGETAL



O efeito do fogo e geadas no Cerrado sobre o mutualismo entre a planta extranectarífera *Ouratea spectabilis* (Mart.) Engl. (Ochnaceae) e formigas.

Gabriela Fraga Porto

Orientador: Dr. Kleber Del Claro

Dissertação de mestrado apresentada
à Universidade Federal de Uberlândia
como pré-requisito para obtenção do
título de Mestre em Biologia Vegetal.

Uberlândia – MG

Julho – 2022



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
 Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal
 Rua Ceará s/n, Bloco 2D, Sala 19A - Bairro Umarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320
 Telefone: (34) 3225-8640 - www.ppgbv.ib.ufu.br - bioveg@inbio.ufu.br



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Biologia Vegetal				
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico nº 79 / PPGBV				
Data:	vinte e cinco de julho de dois mil e vinte e dois	Hora de início:	14:00	Hora de encerramento:	16:00
Matrícula do Discente:	12012BVE003				
Nome do Discente:	Gabriela Fraga Porto				
Título do Trabalho:	"O efeito do fogo e geadas no Cerrado sobre o mutualismo entre a planta extranectarífera <i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Engl. (Ochnaceae) e formigas"				
Área de concentração:	Biologia Vegetal				
Linha de pesquisa:	Padrões / Processo em Biologia Vegetal				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Ecologia comportamental e de interações: plantas, formigas, herbívoros e animais associados				

Reuniu-se por web conferência na sala da plataforma do Google Meet, link de acesso, <https://meet.google.com/kdc-xpcv-une> ; a Banca Examinadora, designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, assim composta: Professores Doutores: Bruno de Sousa Lopes (EE. Maria da Conceição Barbosa de Souza/SEE-MG), Orlando Cavallari de Paula (INBIO/UFU) e Kleber Del Claro (INBIO/UFU), orientador(a) do(a) candidato(a).

Iniciando os trabalhos o(a) presidente da mesa, Dr(a). Kleber Del Claro, apresentou a Comissão Examinadora e o(a) candidato(a), agradeceu a presença do público, e concedeu ao(à) Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(às) examinadores(as), que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o(a) candidato(a):

Aprovada.

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre.

O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Kleber Del Claro, Professor(a) do Magistério Superior**, em 25/07/2022, às 16:02, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **BRUNO DE SOUSA LOPES, Usuário Externo**, em 25/07/2022, às 16:03, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Orlando Cavaleri de Paula, Professor(a) do Magistério Superior**, em 25/07/2022, às 16:03, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **3773927** e o código CRC **0D1F86A6**.

Ficha Catalográfica Online do Sistema de Bibliotecas da UFU
com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

P853 Porto, Gabriela Fraga, 1994-
2022 O EFEITO DO FOGO E GEADAS NO CERRADO SOBRE O
MUTUALISMO ENTRE A PLANTA EXTRANECTARÍFERA *Ouratea
spectabilis* (Mart.) Engl. (OCHNACEAE) E FORMIGAS
[recurso eletrônico] / Gabriela Fraga Porto. - 2022.

Orientador: Kleber Del Claro.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de
Uberlândia, Pós-graduação em Biologia Vegetal.

Modo de acesso: Internet.

Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.di.2022.340>

Inclui bibliografia.

1. Botânica. I. Claro, Kleber Del, 1965-, (Orient.).

II. Universidade Federal de Uberlândia. Pós-graduação em
Biologia Vegetal. III. Título.

CDU: 581

Bibliotecários responsáveis pela estrutura de acordo com o AACR2:
Gizele Cristine Nunes do Couto - CRB6/2091
Nelson Marcos Ferreira - CRB6/3074

“É interessante contemplar a margem de um rio coberto com todo tipo de vegetação, pássaros cantando nos arbustos, vários tipos de insetos ali voando e vermes rastejantes pela terra úmida e, então, refletir sobre o fato de que estas formas construídas de maneira tão elaborada- muito diferentes e dependentes umas das outras e de maneira tão complexa foram todas produzidas por leis que agem em nosso entorno.”



“Há grandiosidade na forma de conceber a vida, com seus diversos atributos, como algo originalmente soprado em poucas formas ou em apenas uma; e é igualmente grandioso saber que, enquanto este planeta gira de acordo com a lei fixa da gravidade, infinitas formas, as mais belas e maravilhosas, tenham iniciado a partir de uma origem muito simples, e mantenham sempre em marcha sua evolução.”

A origem das espécies, Charles Darwin.

Dedico:

**A luz da minha vida,
minha vizinha Dorvalina.**

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Uberlândia e à PROPP/UFU por toda infraestrutura e suporte financeiro, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código 001, pela concessão da bolsa de mestrado.

Meus agradecimentos ao meu orientador Kleber Del Claro e a professora Helena Maura Toreza-Silingardi nossa coordenadora de Laboratório, pelo acolhimento durante o período pandêmico, por não ter duvidado desse trabalho e por ter oferecido todo suporte material e emocional para que ele acontecesse. Queria agradecer aos meus colegas de laboratório, principalmente aos que se tornaram amigos durante essa jornada. Muito obrigada Juliele, Ruan, Iasmim, Drielly e Diego e, especialmente, meu irmãozinho José. Meus dias nessa cidade só foram bons por causa de vocês, obrigada!

Queria agradecer ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal pela oportunidade e apoio, principalmente a querida Nivia, que sempre esteve a disposição quando necessitávamos de ajuda. Aos meus amigos de turma que, infelizmente, devido a pandemia tivemos pouco contato, mas aos que tive foi ótimo conhecê-los.

Agradeço aos meus amigos de coração e alma, Caroline (obrigada por tudo que você representa na minha vida), Mylena e Jean (obrigada por todo amor que me fazem sentir), Juliana e Victor (por todos esses anos que vocês me ensinaram e continuam ensinando sobre a vida) e a Rebecca por suportar meu jeitinho que, normalmente, você não suportaria. Amo todos vocês.

Agradeço aos meus familiares, principalmente minha mãe, Ana Paula, que é meu exemplo de mulher. A minha vozinha, Dorvalina (que tanto amo), meu irmão Rafael e meu momozinho, Valentina (minha priminha que é o amor da minha vida).

E, por último, mas não menos importante, agradeço a todos que conheci em Uberlândia, especialmente aos que me ensinaram sobre o amor, a espera e sobre seguir em frente.

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
INTRODUÇÃO.....	4
Os efeitos do fogo no Cerrado	6
Os efeitos das Geadas no Cerrado	7
Interações formiga-planta	8
Um cerrado com geadas e fogo.....	10
MATERIAL E MÉTODOS.....	12
Área de estudo.....	12
Sistema de estudo.....	12
Análise da rebrota	12
Análise das guildas de formigas e herbívoros.....	13
Análise da efetividade da defesa das formigas em plantas com NEFs	13
Análise da efetividade do comportamento predatório das formigas.....	14
Análises estatísticas	15
RESULTADOS	16
Tempo de rebrota	16
Herbivoria na área sob efeito de geadas e sob efeitos de geadas e fogo.....	18
Efetividade da defesa das formigas.....	19
Efetividade do comportamento predatório das formigas	19
Diversidade de formigas	21
Abundância de formigas e herbívoros	21
DISCUSSÃO	25
Tempo de rebrota	25
Taxas de herbivoria.....	26
Efetividade de defesa das formigas.....	27

Efetividade do comportamento predatório das formigas	27
CONCLUSÃO.....	29
REFERÊNCIAS	30

O EFEITO DO FOGO E GEADAS NO CERRADO SOBRE O MUTUALISMO ENTRE A PLANTA EXTRANECTARÍFERA *Ouratea spectabilis* (Mart.) Engl. (OCHNACEAE) E FORMIGAS

RESUMO

O Cerrado é uma savana com grande diversidade exposta a distúrbios como fogo e geadas, estes distúrbios agem como importante força evolutiva para espécies locais e pode ocorrer devido a eventos naturais ou não. Geadas e fogo podem desencadear mudanças em atributos que afetam a biodiversidade em diferentes níveis de interação e, com a intensificação de extremos climáticos, estudos com intuito de entender como esses fenômenos afetam as relações ecológicas é de suma importância para a preservação da biodiversidade dos ecossistemas naturais. Desse modo, este estudo teve como objetivo principal compreender os efeitos do fogo e geadas sobre uma planta com nectários extraflorais (NEFs), a Ochnaceae *Ouratea spectabilis*, e suas interações. Para isto, buscou-se investigar as seguintes questões após fogo e/ou geada: 1) o tempo de rebrota de *O. spectabilis*; 2) a variação na abundância e diversidade de formigas e herbívoros associados; 3) e os resultados das interações bióticas (planta com NEFs-formiga-herbívoro). As perguntas centrais a serem respondidas foram se: i) o período de recuperação das plantas pós geada e pós geada seguida por fogo foram diferentes? ii) esses distúrbios afetaram a fauna de formigas e herbívoros associados a *O. spectabilis* de forma diferente? iii) o comportamento protetor das formigas associadas a *O. spectabilis* variou entre as espécies sob efeito de geadas e sob efeito de geadas e fogo? iv) plantas com NEFs em rebrota sofrem menos danos por herbívoros comparado as plantas sem NEFs devido a proteção biótica fornecida pelas formigas? v) existe associação entre a diversidade e abundância de formigas e as taxas de herbivoria das plantas pós fogo e pós geadas e fogo? Os resultados mostraram que o fogo acelerou a rebrota de *O. spectabilis*, assim como de uma planta sem NEFs usada como modelo, *Aspidosperma tomentosum* (Apocynaceae), em um Cerrado previamente acometido por geadas. A rebrota nas plantas com NEFs atraiu formigas que se mostraram eficientes na remoção de herbívoros, reduzindo significativamente as taxas de herbivoria foliar nessa espécie, quando comparada com a espécie sem NEFs, ou quando o acesso de formigas foi impedido através de manipulação experimental. A fauna de formigas e herbívoros foram baixas pós-distúrbios, tendo geadas ocasionado maior redução de herbívoros e formigas. Ademais, a riqueza e a diversidade de formigas foram maiores na área que

sofreu efeito de geadas e subsequente fogo, comparado a área que sofreu apenas efeito de geadas. Esse estudo sugere que o fogo tem um papel importante no restabelecimento das interações ecológicas no Cerrado, afetando menos negativamente as plantas, formigas e herbívoros do que as geadas.

Palavras- chave: Savana, distúrbios, geadas, fogo, Nectários extraflorais.

ABSTRACT

The Cerrado is a savannah with great diversity exposed to alterations such as fire and frosts, these disturbances act as an important force and evolution for local species and can occur due to natural or not. Frosts and fires can trigger changes in attributes that affect biodiversity at different levels of interaction and with the intensification of climatic extremes studies to understand how these phenomena affect ecological relationships are of paramount importance for the biodiversity of natural ecosystems. Thus, this study aimed to understand the effects of fire and frost on a plant with extrafloral nectaries (EFNs), the Ochnaceae *Ouratea spectabilis* and their interactions. To this end, we investigate the following issues after fire and/or frost: 1) the regrowth time of *O. spectabilis*; 2) the variation in the abundance and diversity of ants and associated herbivores; 3) and the results of biotic interactions (plant with EFNs-ant-herbivore). The central questions to be answered were: i) if recovery time of plants after frost and after frost followed by fire were different? ii) did these disturbances affect the fauna of ants and herbivores associated with *O. spectabilis* differently? iii) did the protective behavior of ants associated with *O. spectabilis* vary between species under the effect of frost and under the effect of frost and fire? iv) plants with re-sprouting EFNs suffer less damage by herbivores compared to plants without NEFs due to the biotic protection provided by the ants? v) is there an association between ant diversity and abundance and plant herbivory rates after fire and after frost and fire? The results showed that fire accelerated the regrowth of *O. Spectabilis* and the plant without EFNs used as a model, *Aspidosperma tomentosum* (Apocynaceae), in a Cerrado previously affected by frost. Regrowth in plants with EFNs attracted ants that proved to be efficient in removing herbivores, significantly reducing foliar herbivory rates in this species, compared to the species without EFNs, or when ant access was prevented through experimental manipulation. The fauna of ants and herbivores were low post-disturbances, with frosts causing a reduction of herbivores and ants. Furthermore, the richness and diversity of ants were higher in the area that suffered the effect of frost and subsequent fire,

compared to the area that suffered only the effect of frost. This study suggests that fire is important in restoring ecological interactions in the Cerrado, affecting plants, ants and herbivores less negatively than frost.

Keywords: Savanna, disturbances, frost, fire, extrafloral nectaries.

INTRODUÇÃO

O surgimento e a propagação de plantas vasculares resultaram na queda dramática de dióxido de carbono (CO₂) na atmosfera durante o Paleozoico (Algeo et al. 1995; Algeo & Scheckler, 1998; Kenrick & Crane, 1997; Algeo et al. 2001), esse declínio de CO₂ atmosférico teria resultado na evolução e diversificação das plantas vasculares (Beerling et al. 2001; Pryer et al. 2004). Com a conquista das plantas ao ambiente terrestre, ecossistemas continentais complexos se estabeleceram, evento que coincide com a origem das linhagens de insetos alados (Peter et al. 2014; Misof et al. 2014). A coexistência de tais episódios resultaram no desenvolvimento de complexas relações ecológicas entre plantas, principalmente as Angiospermas, e insetos ao longo da história evolutiva (Del-Claro & Torezan-Silingardi, 2021), de tal forma que a diversidade biológica de um grupo está diretamente relacionada a diversidade biológica de outro (Shoohnoven et al. 2006).

Em seu modelo evolutivo Ehrlich & Raven (1964) propuseram que uma corrida armamentista entre insetos herbívoros e suas plantas hospedeiras pode ter resultado em um processo crescente de especialização e diversificação de linhagens. O modelo descreve que novidades fitoquímicas liberam as plantas da pressão dos herbívoros, colocando-as em uma "nova zona adaptativa" e facilitando a radiação evolutiva, enquanto a evolução de uma característica em um inseto herbívoro que o permite tolerar essas defesas químicas da planta pode resultar em sua diversificação e radiação conjunta às plantas hospedeiras (Ehrlich & Raven, 1964). Entretanto, apesar do papel central do paradigma da corrida armamentista nas teorias sobre a diversificação de plantas e insetos, essa teoria foi alvo de várias críticas por envolver apenas dois níveis tróficos. A visão moderna de coevolução considera as adaptações como produto de um processo mais difuso, o que implica que cada espécie está sujeita a pressões seletivas oriundas de diferentes espécies de organismo mutualistas, inimigos naturais, fatores ambientais e características do ambiente em que os organismos se encontram (e.g., disponibilidade recursos) (Hoffmann & Hercus, 2000; Lewinsohn et al. 2012). Sendo assim, adaptações desenvolvidas pelas plantas e insetos ocorrem em resposta a pressões seletivas oriundas de diferentes grupos de espécies, além de mudanças temporais e espaciais de fatores abióticos.

As forças da seleção natural variam no tempo e no espaço, sendo que as condições ambientais específicas podem resultar no desenvolvimento de novas características

adaptativas (Thompson, 1994, 1999; Kawecki & Ebert, 2004). Nas plantas, por exemplo, as espécies lenhosas savânicas são notavelmente resistentes aos efeitos do fogo, um elemento comum nesses sistemas. Essas plantas desenvolveram a capacidade de rebrotar rapidamente devido suas reservas de carboidrato armazenadas em órgãos subterrâneos e suas cascas suberosas espessas que conferem proteção ao floema da ação do fogo (February et al. 2019). Devemos considerar que essas adaptações demandaram longo tempo evolutivo para se estabelecerem. Porém, estudos recentes sugerem que mudanças rápidas no clima e no ambiente, provocadas por exemplo, pela ação humana, podem impactar negativamente essas adaptações estabelecidas ao longo do tempo (Hoffmann & Sgrò, 2011; Ahrens et al. 2019). Novas condições ambientais estressantes, persistentes, podem levar a uma redução acentuada na aptidão das populações quando as espécies não tem o tempo evolutivo necessário para produzir uma resposta adequada e, conseqüentemente, reduzem drasticamente sua capacidade reprodutiva (Hoffmann & Hercus, 2000).

O clima possui papel chave na distribuição das espécies (Woodward, 1987), fatores climáticos como precipitação e temperatura são determinantes da composição das populações naturais (Box 1996). Os insetos, por exemplo, como outros pequenos animais ectotérmicos, são extremamente suscetíveis a mudanças abióticas do ambiente (Harvey et al. 2020). Esses organismos possuem características que refletem as respostas evolutivas de longo prazo a condições locais de pequena escala (microclimas) que podem ser distintas das condições macroclimáticas de grande escala (Angilletta, 2009; Pincebourde & Casas, 2015; Harvey et al. 2020). Muitos insetos têm ciclos de vida que variam sazonalmente, como espécies anuais que apresentam diapausa de ovos ou pupas, e larvas ou adultos que são ativos durante a primavera e verão (Harvey et al. 2020). Desta forma, mudanças bruscas nas condições climáticas podem alterar o modo de vida desses animais afetando sua sobrevivência e reprodução, além de afetar as espécies de outros níveis tróficos que são intimamente associadas a eles (Gillespie et al. 2012; Robinson et al. 2017). Contudo, nem sempre os organismos irão sucumbir ou apresentar mudanças em traços morfológicos ou fisiológicos frente a estresses ambientais, muitas populações de animais apenas migram para longe de ambientes estressantes (Cooper, 1979; Hoffmann & Hercus, 2000). Condições ambientais desfavoráveis, sendo naturais ou não, são fatores importantes que afetam a sobrevivência, reprodução, dispersão e distribuição geográfica das espécies (Ayres & Lom-Bardero, 2000; Bale et al. 2002).

Os efeitos do fogo no Cerrado

O Cerrado é uma savana com grande diversidade que inicialmente ocupava mais de 25% do território brasileiro, contudo, hoje restam menos de 8% de sua área preservada (Oliveira & Marquis, 2002; Strassburg et al. 2017). Sua flora possui mais de 7.000 espécies, onde aproximadamente 44% são endêmicas (Klink & Machado, 2005). Esse bioma é considerado um dos hotspots mundiais para a conservação da biodiversidade (Myers et al. 2000) e o segundo maior bioma brasileiro, excedido apenas pela Floresta Amazônica (Mittermeier et al. 2005). Em conformidade com outras savanas tropicais, o Cerrado brasileiro também é dominado por gramíneas e possui uma flora com típicas características de pirofitismo, apresentando árvores baixas e de forma contorcida (Furley & Ratter, 1988; Parr et al. 2014). Apesar de outros fatores ambientais como disponibilidade de nutrientes no solo e água ser de grande importância para estruturação vegetal do Cerrado, o fogo tem sido apontado como o mais importante fator na manutenção do gradiente de biomassa e tipos de formação vegetal (Durigan & Ratter, 2016; Baronio et al. 2021). O fogo é uma importante força evolutiva para espécies locais e pode ocorrer devido a eventos naturais, como descargas elétricas atmosféricas (e.g., raios) ou pode ser criado intencionalmente, como aqueles relacionados a restauração de ecossistemas e manejo de pastagens (Eloy et al. 2018). No entanto, um dos maiores impactos do fogo advém de ações antrópicas, estes comumente são mais intensos e descontrolados e ocorrem principalmente devido ao desmatamento e uso da terra (Del-Claro & Dirzo, 2021). Nas últimas décadas o Cerrado vem sofrendo devido a ações de diversos distúrbios antropogênicos, como fragmentação de habitats, extração de produtos naturais madeireiros e não-madeireiros, criação de gado, invasão de espécies exóticas, alterações nos regimes de queimadas e desequilíbrio no ciclo do carbono (Ratter et al. 1997; Klink & Machado, 2005; Coelho et al. 2020).

O desenvolvimento humano está mudando as paisagens terrestres e as comunidades biológicas associadas (Titcomb et al. 2021) no mundo todo, o que tem contribuído para mudanças climáticas e aumento de eventos climáticos extremos (IPCC Climate Change, 2021). Dentre as principais consequências das mudanças climáticas estão o aumento da temperatura média do planeta, eventos de seca prolongada e ondas de calor (Marlon et al. 2021). Estudos projetam um cenário futuro com o aumento da frequência de fogo devido a períodos mais longos de secas (Maciel et al. 2021; Beerling & Osborne, 2006). O fogo é uma das principais fontes de desmatamento em biomas

tropicais e as consequências de seus eventos podem gerar mudanças nas propriedades do solo e nas características das paisagens, causando a destruição da fauna e flora em um curto período de tempo e resultando na liberação de toneladas de carbono que contribuem para mudanças na atmosfera terrestre (Kauffman et al. 1994; Matos et al. 2002; Van der Werf et al. 2010). Além disso, a perda da cobertura vegetal também pode contribuir para o aumento da suscetibilidade do fogo por ocasionar mudanças no ciclo hidrológico ao desacelerar a evapotranspiração e a formação de nuvens, efeito que reduz a precipitação regional (Sud et al. 1988; Beerling & Osborne, 2006). Com alertas e projeções futuras para intensificação de queimadas e sabendo que o fogo pode desencadear mudanças em atributos que afetam a biodiversidade em diferentes níveis de interação (García et al. 2016; Carbone & Aguilar, 2017), realizar estudos com intuito de entender as interações locais e como fogo e clima as afetam, é de suma importância para a compreensão e preservação da biodiversidade dos ecossistemas naturais.

Os efeitos das Geadas no Cerrado

Apesar do fogo ser um dos fatores mais importantes para determinar a estrutura de comunidades do Cerrado, esse bioma também está sujeito a geadas, evento que pode ser considerado relativamente frequente nas savanas do Hemisfério Sul. No Brasil, eventos de geada ocorrem quase anualmente, mas em baixa intensidade (Antonio et al. 2019), embora eventos severos também sejam reportados (Brando & Durigan, 2005). Um estudo realizado no Sul da Austrália demonstrou que apesar da tendência global ao aumento da temperatura, a duração da estação da geada também aumentou (Crimp et al. 2016). Zheng e colaboradores (2015) mostram eventos de geadas ocorrendo geralmente durante os anos de El Niño, onde os períodos de seca são maiores do que a média, e apontam que tais eventos podem tender a se tornar mais frequentes devido a mudanças climáticas (Stone et al. 1996; Alexander & Hayman, 2008). Os efeitos das geadas são importantes para agricultura e geram impactos econômicos e ecológicos significativos e de longo prazo nas comunidades vegetais (Inouye, 2000). O efeito das baixas temperatura nas plantas, podem levar a destruição de membranas e paredes celulares como consequência do congelamento e da desnaturação de proteínas (Holopainen & Holopainen, 1988). Além disso, geadas podem causar mudanças na fenologia das plantas (Morin & Chuine, 2014; Meier et al. 2018) e influenciar nas interações das plantas com outros organismos (Lombardero et al. 2021). Entretanto, a maior parte dos estudos que avaliam as respostas de organismos à geadas são restritos a regiões temperadas, sendo

particularmente poucos em biomas tropicais, tendo os poucos estudos focado na resposta da vegetação a esse evento (Silberbauer-Gottsberger et al. 1977; Vuono et al. 1982; Childes & Walker, 1987; Filgueiras & Pereira, 1987; Bannister, 2007), o que evidência o pouco conhecimento desses estresse físico nos animais e nas interações em regiões tropicais.

Interações formiga-planta

Formigas são organismos que estão presentes em todos os ecossistemas terrestres, com exceção apenas da Antártica (Tuma et al. 2020). Estes organismos constituem a maior parte da fauna de artrópodes encontrada na vegetação de muitos habitats (Del-Claro, 2004) e, quando presente nos ambientes, podem se comportar como predadoras, dispersoras, oportunistas e se destacam por suas associações mutualísticas com as plantas (Holldobler & Wilson, 1990). As formigas usam superfícies de plantas tanto como substrato de forrageamento para procurar presas vivas e/ou mortas, como para buscar recursos alimentares derivados das plantas (Carroll & Janzen, 1973). O recurso mais comum que as plantas oferecem às formigas é o néctar extrafloral (NEF). Os NEFs, nectários extraflorais, são glândulas presentes nas estruturas vegetativas das plantas (Elias & Gelband, 1976) que produzem uma substância que pode ser muito rica em hidratos de carbono, como sacarose e/ou frutose (Del-Claro et al. 2016), mas pode apresentar também compostos de lipídios, enzimas, aminoácidos, fenóis, alcaloides e compostos orgânicos voláteis (Koptur, 1994; Blüetgen et al. 2004; González-Teuber & Heil, 2009). O néctar produzido nessas glândulas é muitas vezes utilizado como estratégia de defesa pelas plantas em associações mutualísticas com as formigas e outros predadores (Moura et al. 2021). Nesse tipo de defesa, as plantas utilizam NEFs para atrair inimigos naturais de herbívoros (e.g., formigas, aranhas) que, quando presentes nas plantas, são capazes de predação, remover ou expulsá-los (Del-Claro et al. 2016; Moura et al. 2021).

Nas interações mutualísticas entre formigas e plantas mediada por NEFs, as plantas podem se beneficiar do comportamento agressivo e predatório das formigas, que agem como predadores, podendo influenciar a abundância e o nível de ataque por herbívoros (Rico-Gray & Oliveira, 2007; Pires & Del-Claro, 2014). Por sua vez, os NEFs também podem beneficiar formigas aumentando a chance de sobrevivência, crescimento e tamanho dos indivíduos em suas colônias (Byk & Del-Claro, 2011; Calixto et al. 2021b). Esses sistemas podem variar entre obrigatórios (mirmecófitos; Pacheco et al. 2022), associações especializadas, onde a interação ocorre com uma

ou poucas espécies de formigas, ou podem ser facultativos (mirmecófilos) onde as associações são generalizadas, com diversas espécies de formigas e apresentando pouca fidelidade na interação (Bronstein et al. 2006; Kessler & Heil, 2011). Geralmente formigas apresentam maior fidelidade em sistemas que recebem recompensas mais valiosas da planta hospedeira (Bronstein et al. 2006) como estruturas físicas que servem como locais de nidificação ou refúgio (Heil, 2008; Pacheco et al. 2022). Entretanto, estas associações raramente são espécie-específicas (Guimarães et al. 2007), na maioria das vezes, por exemplo, domácias são ocupadas por formigas oportunistas (Djieto-Lordon et al. 2004; Santos et al. 2019). Estudos apontam a redução de atividades de herbívoros, além do aumento do sucesso reprodutivo de plantas visitadas por formigas (Nascimento & Del-Claro, 2010; Calixto et al. 2020). No entanto, nem sempre interações mutualísticas entre plantas e formigas irão ser favoráveis para plantas (Bronstein 1992, 1994; Alves-Silva & Del-Claro, 2016), um exemplo disso é que nem todas as formigas atraídas por NEFs conferem benefício para a planta (Mackay & Whalen, 1998; Freitas et al. 2000). Variações no comportamento das formigas, na capacidade de patrulhamento e na predação, são importantes para promover proteção eficiente, embora tal eficiência dependa da dinâmica e contexto de cada interação (Lange & Del-Claro, 2014; Fagundes et al. 2017).

Os resultados das interações em associações de formigas e plantas contendo NEFs podem variar devido a diversos fatores, como: a pressão dos herbívoros (Kwok & Laird, 2012), abundância de formigas (Dáttilo et al. 2014a), condições ambientais (Kersch & Fonseca, 2005; Yamawoet et al. 2014), e outros fatores bióticos e abióticos (Rico-Gray et al. 2012; Dáttilo et al. 2013b; Lange et al. 2014). Além disso, a eficácia da proteção de formigas em interações mutualísticas mediadas por NEFs também varia devido a outros fatores como: a identidade taxonômica das espécies de formigas associadas (Del-Claro & Marquis, 2015), a frequência na qual formigas utilizam o néctar (Apple & Feener, 2001; Cuautle et al. 2005) e a capacidade competitiva das espécies (Dáttilo et al. 2014a; Dáttilo et al. 2014b) como vem mostrando os estudos focados em compreender a estrutura e dinâmica coevolutiva das redes de interações formiga e planta (Del-Claro et al. 2018).

Estudos apontam mais espécies de plantas extranectaríferas em biomas tropicais, comparado a biomas temperados (Koptur, 1992; Oliveira & Freitas, 2004; Rico-Gray & Oliveira, 2007). No cerrado, ao menos 25% das espécies lenhosas da flora arbórea apresentam NEFs (ver Oliveira & Freitas 2004 e referências). Em plantas sujeitas a

queimadas, folhas novas em rebrota tendem a ter melhor qualidade nutricional e geralmente são acompanhadas pela secreção do néctar dos NEFs (Price, 1991; Vieira et al. 1996; Alves-Silva & Del-Claro, 2014). A rápida rebrota e nutrição foliar pode favorecer muitas espécies de herbívoros (Andrade et al. 2018), entretanto, nem todos os herbívoros obtêm sucesso ao explorar sua hospedeira devido aos mecanismos de defesa utilizados pelas plantas. Eventos contínuos de fogo podem ocasionar mudanças nas interações entre organismos (Vieira & Briani, 2013; Banza et al. 2021; Baronio et al. 2021), estas variações incluem os resultados das interações mutualísticas entre formigas e plantas com nectários extraflorais (Pires & Del-Claro 2014; Alves-Silva & Del-Claro, 2014; Del-Claro & Marquis, 2015; Moura et al. 2021). Assim como as geadas podem afetar espécies vegetais e animais (Agrawal et al. 2004; Marquis et al. 2019; Lombardero et al. 2021) podendo levar a variações nas interações entre formigas e plantas com nectários extraflorais, efeito ainda desconhecido na savana brasileira.

Um cerrado com geadas e fogo

Durante o final do mês de julho de 2021 duas geadas fortes atingiram a reserva de cerrado do Clube Caça e Pesca Itororó, Uberlândia. A geadas resultaram na queima pelo frio e queda das folhas de quase a totalidade das plantas, sejam ervas, arbustos ou árvores da reserva, dentre elas, a espécie *Ouratea spectabilis* (Mart.) Engl. (Figura 1). Em aproximadamente um mês após os eventos de geadas o clube foi acometido por um enorme incêndio com a duração de três dias que atingiu quase toda área da reserva (Figura 1), restando apenas uma pequena área, inferior a 10%, inatingida pelo fogo. Esses eventos geraram a oportunidade de avaliarmos simultaneamente os efeitos de geadas e de fogo sobre as plantas e suas interações em uma mesma área de cerrado.

Assim, com a finalidade de compreender como o fogo e as geadas afetam as interações e influenciam as comunidades biológicas no Cerrado, este estudo teve como objetivo principal compreender os efeitos desses dois distúrbios sobre uma planta com NEFs e suas interações. Para isto, foi escolhida como modelo a Ochnaceae, *Ouratea spectabilis*, por ser uma planta com NEFs, abundante na área e para a qual já há dados de interações da mesma área disponíveis na literatura. Buscou-se responder os seguintes tópicos após fogo e/ou geada: 1) o tempo de rebrota de *O. spectabilis*; 2) a variação na abundância e diversidade de formigas e herbívoros associados; 3) e os resultados das interações bióticas (planta com NEFs-formiga-herbívoro), medido pela perda de área foliar. As perguntas centrais a serem respondidas foram se: i) o período de recuperação

das plantas pós geadas e pós geadas e fogo foram diferentes? ii) esses distúrbios afetaram a fauna de formigas e herbívoros associados a *O. spectabilis* de forma diferente? iii) o comportamento protetor das formigas associadas a *O. spectabilis* variou entre as espécies sob efeito de geadas e sob efeito de geadas e fogo? iv) plantas com NEFs em rebrota sofrem menos danos por herbívoros comparado as plantas sem NEFs devido a proteção biótica fornecida pelas formigas? v) existe associação entre a diversidade e abundância de formigas e as taxas de herbivoria das plantas pós fogo e pós geadas e fogo?



a)



b)

Figura 1. Reserva Legal do Clube de Caça e Pesca Itororó em Uberlândia pós geadas **(a)** e pós geadas e fogo **(b)**.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado em uma área de Cerrado dentro da Área de Reserva Legal do Clube de Caça e Pesca Itororó em Uberlândia (18°59'569"S- 48°18'351"W), localizado no município de Uberlândia, Minas Gerais. Segundo a classificação de Koppen, o clima da região é do tipo AW, com duas estações bem definidas: a seca de maio a setembro e a chuvosa de outubro a abril, com temperatura média anual de 22 ° C e média precipitação de 1.500 mm (Ferreira & Torezan-Silingardi, 2013). A vegetação da reserva inclui fitofisionomias de campo limpo, campo sujo, cerradão, veredas e pequenas manchas de floresta mesófila (ver Reu & Del-Claro, 2005, para detalhes sobre a área). Durante o final do mês de julho de 2021 duas geadas fortes atingiram a reserva e um mês após a área foi acometida por um enorme incêndio com a duração de três dias.

Sistema de estudo

A família Ochnaceae é composta por 27 gêneros e 500 espécies tropicais distribuídas entre as zonas tropicais e subtropicais em todo o mundo (Schneider et al. 2014). Na Savana brasileira, a família Ochnaceae é popularmente conhecida como "folhas de serra" (Mecina et al. 2011) e o gênero *Ouratea* se apresenta como o mais diverso dessa família, com cerca de 300 espécies tropicais aparecendo principalmente na América do Sul e na África tropical (Dahlgren, 1980). Dentre as inúmeras espécies de plantas que ocorrem no Cerrado, a *Ouratea spectabilis* se destaca por ser uma das espécies mais abundantes e comuns (Oliveira & Marquis, 2002). Esta espécie é caracterizada como caducifólia heliófita (Paulo et al. 1986), com porte podendo variar de arbustivo a arbóreo dependendo das condições edáficas. A *O. spectabilis* possui NEFs na base das estípulas de suas folhas, estimulando a visita de diversas espécies de formigas (Byk, 2006) e promovendo interações entre formigas e herbívoros (Bächtold, 2010).

Análise da rebrota

Para a análise do tempo de rebrota das folhas, selecionamos aleatoriamente 15 indivíduos de *Ouratea spectabilis* na área sob efeito de geadas e outros 15 indivíduos

foram selecionados aleatoriamente na área sob efeito de geadas e fogo. Os indivíduos possuíam tamanhos semelhantes (3 m) e estavam separadas por pelo menos 10 metros de distância. As espécies foram inspecionadas por um período de oito meses durante o período matutino. Neste intervalo de tempo foram registrados os dados da intensidade da presença de folhas novas de indivíduos de cada área. A metodologia usada para a padronização dos registros foi proposta por Fournier (1974), este que foi adaptado e utilizada anteriormente em outros estudos (Ribeiro & Castro, 1986). Este sistema é baseado em um método de avaliação semi-quantitativo, onde notas são atribuídos a cada fase fenológica. Cada indivíduo recebe valores de 0 a 4, sendo 0: ausente, 1: presente de 1 a 25%, 2: presente de 26 a 50%, 3: presente de 51 a 75% e 4: presente de 76 a 100%.

Análise das guildas de formigas e herbívoros

As formigas e os herbívoros foram registrados por três meses pós-distúrbios através de observações visuais e com auxílio de dispositivos fotográficos. As coletas foram realizadas com a utilização de potes com álcool 70%, e todos os herbívoros e formigas foram quantificados e qualificados e, sempre que possível, um espécime de cada espécie de formiga e herbívoro foi coletado para posterior identificação no Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações (LECI).

Análise da efetividade da defesa das formigas em plantas com NEFs

Para testar se plantas com NEFs em rebrota apresentam menores taxas de herbivoria comparado a plantas sem NEFs em rebrota (devido a presença de recursos atrativos a inimigos naturais de herbívoros), nós selecionamos aleatoriamente 15 indivíduos de *O. spectabilis* de mesmo tamanho (3 m) e estado fenológico na área sob efeito de geadas e outros 15 indivíduos seguindo o mesmo critério de mesmo tamanho (3 m) e estado fenológico na área sob efeito de geadas e fogo. Nós utilizamos uma espécie que não possui NEFs para comparação, desta forma, 15 indivíduos de *Aspidosperma tomentosum* Mart. (Apocynaceae) de mesmo tamanho (3 m) e estado fenológico foram selecionados na área sob efeito de geadas e outros 15 indivíduos seguindo o mesmo critério de mesmo tamanho (3 m) e estado fenológico na área sob efeito de geadas e fogo. Nós utilizamos essa espécie por ter sido a única que rebrotou simultaneamente a *O. spectabilis* e em número suficiente. Adicionalmente, com o objetivo de avaliar se a taxa de herbivoria é influenciada pela presença e ausência das formigas nas plantas com NEFs e pelos eventos de geada e fogo, utilizamos os 15 indivíduos de *O. spectabilis* marcados

nas áreas sob efeito das geadas e os outros 15 indivíduos sob efeito de geadas e fogo e impedimos o acesso das formigas. Nós usamos uma resina atóxica (Formifuu®) para evitar o acesso das formigas em um dos ramos de cada indivíduo, mas permitimos o acesso de formigas a outras partes da planta. Minuciosamente, nós retiramos as formigas equisquer ramos próximos que possibilitassem o acesso das mesmas ao ramo de tratamento (com Formifuu®). Para analisar a herbivoria, em cada uma das 15 plantas marcadas tanto com NEFs e sem NEFs na área sob efeito de geadas e na área sob efeito de geadas e fogo nós marcamos três folhas no início do desenvolvimento com linhas de algodão de cores diferentes (para facilitar a posterior identificação), com a finalidade de analisar a perda de área foliar nas mesmas folhas em diferentes fases de desenvolvimento. O mesmo foi feito nas três folhas de cada ramo de *O. spectabilis* selecionado no experimento de presença e ausência de formigas. A taxa de herbivoria foi medida de acordo com Calixto et al. (2015), usando imagens fotográficas das folhas digitalizadas analisadas no programa ImageJ 1.50e. Os níveis de herbivoria foram expressos como a porcentagem de área foliar perdida, estimado pela fórmula: Herbivoria = [área perdida/total área foliar]*100.

Análise da efetividade do comportamento predatório das formigas

Para analisar o efeito indireto das formigas sobre herbívoros e seu comportamento em plantas com e sem NEFs, nós selecionamos aleatoriamente 15 indivíduos de *O. spectabilis* na área sob efeito de geadas e outros 15 indivíduos na área sob efeito de geadas e fogo. Nós utilizamos novamente *A. tomentosum* para representar a espécie sem NEFs e sem herbívoro throphobionte, desta forma, 15 indivíduos de *A. tomentosum* foram selecionados na área sob efeito de geadas e outros 15 indivíduos na área sobre efeito de geadas e fogo. Para o teste de agressividade e remoção de herbívoros pelas formigas visitantes, os herbívoros utilizados foram operários de cupins *Nasutitermes* sp., estes que são presas geralmente utilizadas em experimentos de análise de comportamento predatório de formigas (Fagundes et al. 2017; Calixto et al. 2021a). Os cupins utilizados no experimento foram facilmente encontrados próximos as plantas experimentais, nós utilizamos três cupins vivos de cada vez por planta experimentada, cada cupim foi colocado em folhas de três ramos diferentes, contudo, as plantas deveriam ter pelo menos uma espécie de formiga forrageando para que o experimento fosse iniciado. Utilizamos cola branca comum e atóxica para evitar a locomoção dos cupins, tendo cuidado em não exagerar na quantidade para não impedir a remoção dos cupins pelas formigas. Dois

pesquisadores foram responsáveis por observar as interações entre as formigas e os cupins e registrar a quantidade de formiga presente na planta durante cada experimento, o tempo que as formigas levaram para encontrar o cupim e qual o comportamento realizado (e.g., removeu, expulsou ou ignorou). Cada planta selecionada foi analisada durante 20 minutos entre 08:00 e 12:00 da manhã.

Análises estatísticas

Os testes circulares para análise da rebrota entre as áreas sob diferentes distúrbios foram realizados no pacote Circular do programa R e todas as demais análises foram feitas utilizando o software R. 4.1.2. Para analisar se as taxas de herbivoria mudou com as espécies de plantas com e sem NEFs e com área sob efeito de geadas e da área sob efeito de geadas e fogo foi utilizado GLM com distribuição binomial negativa para controlar a superdispersão. Para análise das suposições de normalidade e homoscedasticidade nos usamos o pacote DHARMA do programa R (Hartig, 2022) seguido por testes a posteriori com médias marginais estimadas usando o pacote “emmeans” (Lenth, 2022). Os fatores analisados foram Espécies (com NEF e sem NEFs) e a área (sob efeito de geadas e sob efeito de geadas e fogo), além da interação entre ambos. Foram aceitas as diferenças como significativas quando $p \leq 0,05$.

Para compararmos a eficiência de exclusão de formigas entre plantas com e sem NEFs foi feita uma análise de sobrevivência com distribuição de Weibull utilizando o pacote survival (Therneau, 2021) para o R. Para esse modelo de sobrevivência utilizamos os eventos de exclusão do cupim (variável de caráter binário, sendo 1 = remoção e 0 = sem remoção) e o tempo para a exclusão como variáveis resposta e as plantas sobre efeito de geadas e geadas e fogo como variáveis preditoras. Para esta análise foi utilizada a família G-rho de Harrington e Fleming (1982) usando a função survdiff no pacote “survival” e, em seguida, foram conduzidas comparações pareadas usando o teste Log-Rank e correção do valor p de Benjamini e Hochberg no pacote “survminer” (Kassambara & Kosinski, 2018).

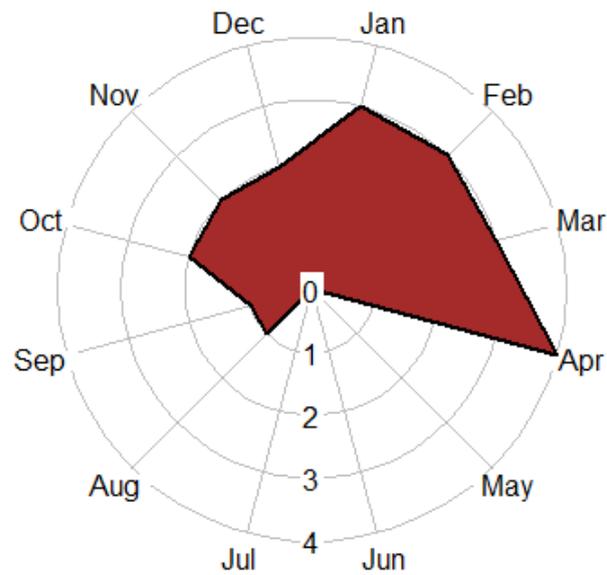
A fim de comparar a diversidade de espécies de formigas nas áreas sob os diferentes distúrbios utilizamos como abordagem o perfil de diversidade de Hill. Os números de Hill são uma família de índices de diversidade que integram a riqueza de espécies e abundância de espécies em classes de medidas de diversidade (Hill, 1973). Comumente diferentes valores de entropia de Hill obtidos equivalem a diferentes índices de diversidade variando de acordo com a ordem q , onde: $q=0$ (equivale a riqueza), $q=1$ (é equivalente diversidade através do índice de Shannon), $q=2$ (é equivalente a dominância de espécies através do índice de Simpson) e $q=3;4;5$ (equivalem ao peso das espécies raras). Nós também conduzimos ANOVA e GLM com distribuição binomial negativa para compararmos a média da abundância de espécies de formigas e herbívoros em ambas as áreas respectivamente.

RESULTADOS

Tempo de rebrota

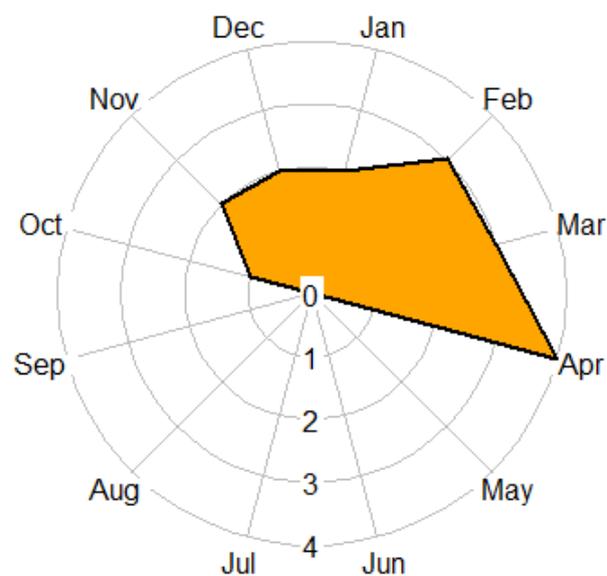
A rebrota dos indivíduos de *O. spectabilis* analisados sob efeito de geadas e fogo ocorreram numa velocidade superior aos indivíduos sob efeito apenas de geadas (Figura 2). Um mês após o fogo, as plantas que sofreram ação do fogo já apresentavam intensidade de rebrota de até 25% e dois meses depois apresentavam intensidade de até 50%. Enquanto isso, as plantas sob efeito apenas de geadas precisaram de três meses para alcançar uma intensidade de rebrota de até 50% (Figura 2). Apesar dessa diferença inicial no período de rebrota, em ambas as áreas a recuperação pós-distúrbios se mantiveram constantes, tendo os indivíduos de ambas as áreas alcançado maior intensidade de rebrota no mesmo período, de fevereiro a abril do ano seguinte.

Área sob efeito de geadas



a)

Área sob efeito de geadas e fogo



b)

Figura 2. Rebrotas de *Ouratea spectabilis* sob efeito de geadas (a) e sob efeito de geadas e fogo (b). No gráfico a intensidade da rebrota de indivíduos está representada de 0 a 4, sendo 0= ausente, 1= presente de 1 a 25%, 2= presente de 26 a 50%, 3= presente de 51 a 75% e 4= presente de 76 a 100%.

Herbivoria na área sob efeito de geadas e sob efeitos de geadas e fogo

Os resultados mostraram que quando analisado isoladamente, o fator (Espécie) foi significativo, ou seja, influenciou na taxa de herbivoria (GLM: $\chi^2 = 49,4242$; $df=1$; $p < 0,05$). No entanto, o fator (Área) não mostrou-se significativo (GLM: $\chi^2 = 0,3356$; $df=1$; $p = 0,5624$), assim como a interação entre os fatores (Espécie*Área) (GLM: $\chi^2 = 0,0465$; $df=1$; $p = 0,8293$) (Figura 3). A taxa média de herbivoria das espécies com e sem NEFs na área sob efeito de geadas foram respectivamente (*O. Spectabilis*, $1,22 \pm 0,200$ e *A. tomentosum*, $2,55 \pm 0,188$; média \pm desvio padrão) e na área sob geadas e subsequente fogo (*O. Spectabilis*, $1,06 \pm 0,203$ e *A. tomentosum* $2,48 \pm 0,188$; média \pm desvio padrão). Dessa forma, a taxa média de herbivoria foi maior na espécie sem NEFs nas áreas sob efeito de ambos distúrbios.

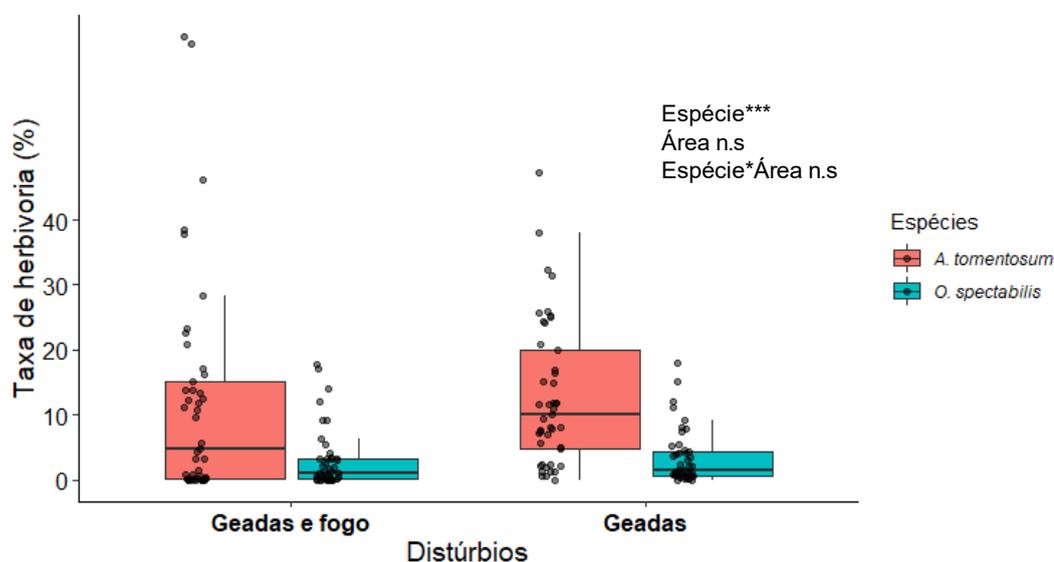


Figura 3. Taxas de herbivoria de plantas com NEFs (*Ouratea spectabilis*) e sem NEFs (*Aspidosperma tomentosum*) na área sob efeito de geadas e na área sob efeito de geadas e fogo. As barras representam valores de mediana com interquartil, máximos e mínimos e dados brutos (pontos). O sinal gráfico *** significa diferenças significativas e (n.s) não significativas.

Efetividade da defesa das formigas

Os resultados de herbivoria mostraram que não houve diferença significativa na taxa de herbivoria entre o grupo controle e tratamento (formigas ausentes) de *O. spectabilis* na área sob efeito de geadas (GLM: $\chi^2 = 1,8186$; $p = 0,1775$; controle 1.10 ± 0.18 ; tratamento 1.44 ± 0.17 ; média \pm desvio padrão; Figura 4). Já para área sob efeito de geadas e fogo os resultados mostraram que houve diferença significativa entre o grupo controle e tratamento (GLM: $\chi^2 = 0,975$; $p = 0,0019$), plantas sem formigas tiveram maior herbivoria foliar (controle $1,37 \pm 0,21$; tratamento 2.35 ± 0.21 ; média \pm desvio; Figura 4).

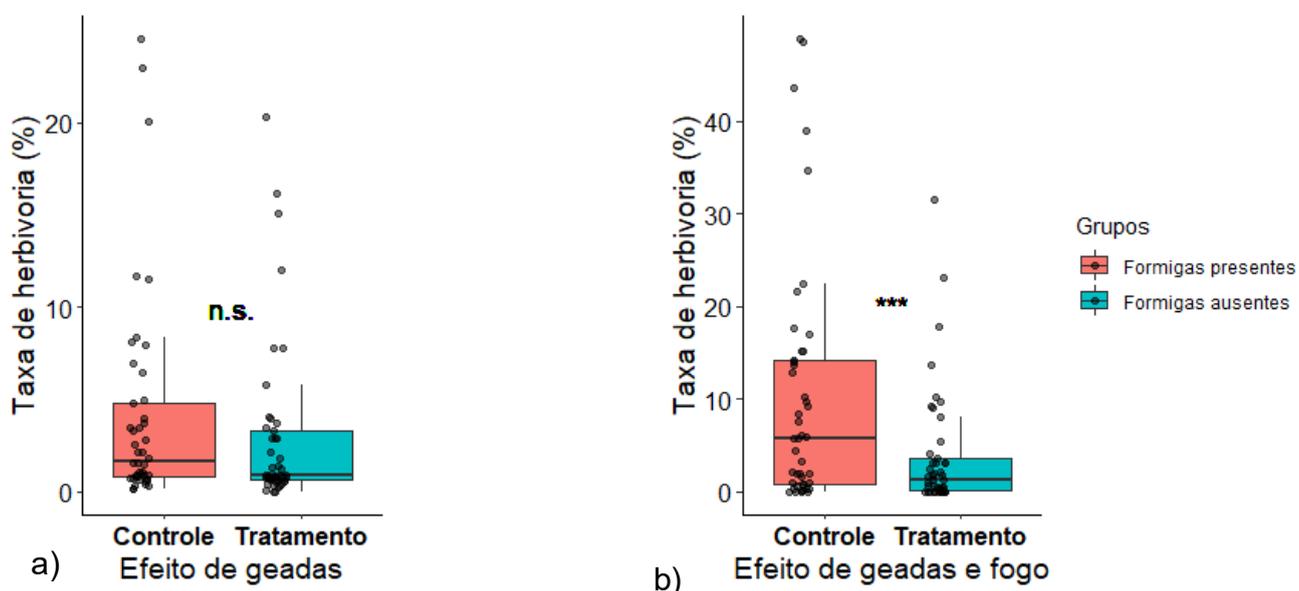


Figura 4. Herbivoria comparada em *Ouratea spectabilis*, ramos controle (formigas com acesso livre as plantas) e tratamento (formigas excluídas das plantas) sob efeito de geadas (a) e geadas e fogo (b). As barras representam valores de mediana com interquartil, máximos e mínimos e dados brutos (pontos). O sinal gráfico *** significa diferenças significativas e (n.s) não significativas.

Efetividade do comportamento predatório das formigas

Os resultado mostraram diferenças significativas na agressividade das formigas entre as espécies com e sem NEFs da área sobre efeito de geadas (G) e da área sobre efeito de geadas e fogo (G+F) ($\chi^2 = 68.2$, $df = 3$, $p < 0.05$; Figura 5). Nenhum dos cupins utilizados no experimento de remoção foi predado na espécie sem NEFs tanto da área sob efeito de geadas quanto na área sob efeito de geadas e fogo. Em contraste, na espécie com NEFs as formigas se mostraram eficientes na remoção de cupins em ambas as áreas, apenas um cupim não foi predado na área sob efeito de geadas e fogo e, em 240

segundos de experimento, mais de 50% dos cupins já haviam sido predados em ambos os locais. Contudo, a média do tempo da probabilidade de sobrevivência foi um pouco menor para os cupins experimentados na área sob efeito de geadas comparado aos da área sob efeito de geadas e fogo.

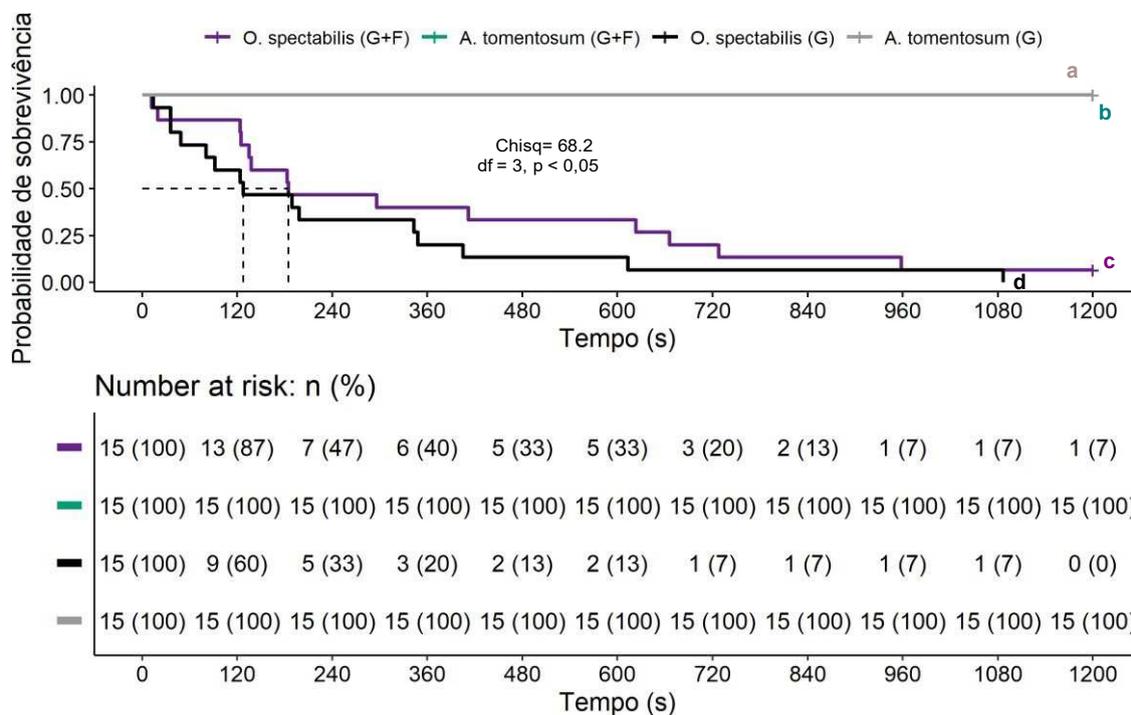


Figura 5. Tempo gasto pelas formigas para remover os cupins vivos das plantas. Letras diferentes ao final da curva diferenciam umas das outras pelo teste pareado de Log-Rank com valor de p com correção de Benjamini and Hochberg. Os números da tabela “Number

at risk” significam número absoluto e porcentagem de indivíduos sobreviventes, respectivamente.

Diversidade de formigas

O perfil de diversidade estimado pelo número de Hill evidenciou uma maior riqueza e dominância de espécies de formigas para área sob efeito de geadas e fogo para todos os índices de diversidade calculados (Figura 6).

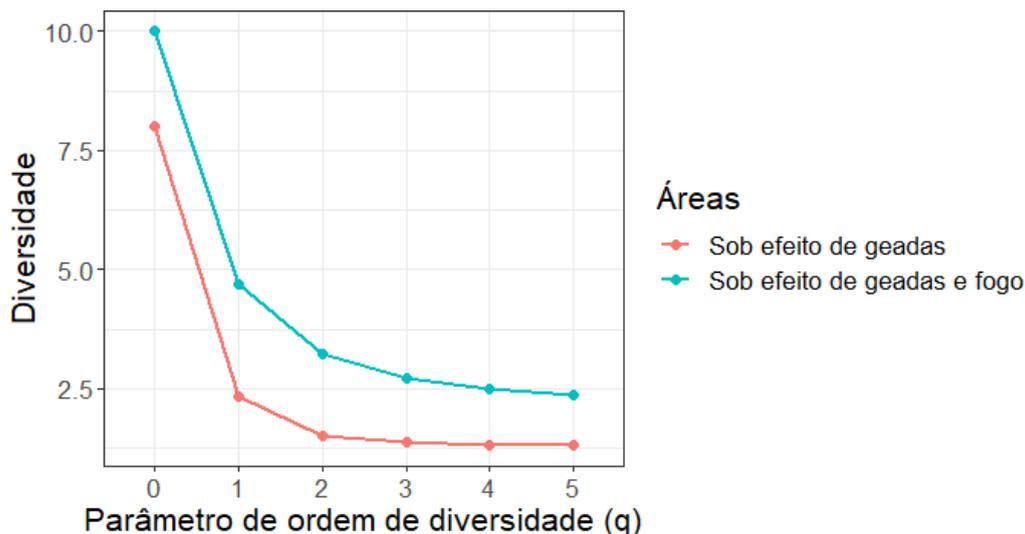


Figura 6. Perfil de diversidade de formigas para duas áreas sob efeito de distúrbios ocasionados por geadas e geadas e fogo. Parâmetro $q=0$ equivale a riqueza de espécies, $q=1$ equivale a diversidade através do índice de Shannon e $q=2$ equivale a dominância de espécies através do índice de Simpson.

Abundância de formigas e herbívoros

Durante os três meses de observações e coletas de formigas e herbívoros foram reportados um total de oito espécies de formigas na área sob efeito de geadas e onze espécies de formigas na área sob efeito de geadas e fogo (Tab.3), sendo *Camponotus crassus* (Mayr, 1862) a espécie mais abundante em ambos os locais. Dos herbívoros reportados, treze foram coletados na área sob efeito de geadas e vinte seis na área sob efeito de geadas e fogo (Tab.4). O GLM evidenciou diferenças significativas para as médias de abundância de herbívoros entre as áreas (GLM: $\chi^2 = 0,799$; $df=16$; $p= 0,05$; sob efeito de geadas $0,26 \pm 0,30$ e sob efeito de geadas e fogo $1,06 \pm 0,23$; média \pm desvio padrão). Já a ANOVA não evidenciou diferenças significativas para as médias de abundância de formigas (sob efeito de geadas $1,06 \pm 0,40$ e sob efeito de geadas e fogo $1,84 \pm 0,40$; média \pm desvio padrão; Figura 7).

Tabela 3. Número de registros e frequência absoluta de formigas em *Ouratea spectabilis* nas áreas sob efeito de geadas e geadas e fogo em 3 meses pós-distúrbios.

Distúrbio	Espécie	Nº de reportes	Frequência absoluta %
Geadas	<i>Camponotus crassus</i> (Mayr, 1862)	123	80,92%
	<i>Paratrechina</i> sp.	5	3,3%
	<i>Cephalotes pusillus</i> (Klug, 1824)	2	1,31%
	<i>Pseudomyrmex pallidus</i> (Smith, 1855)	6	3,94%
	<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804)	2	1,31%
	<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792)	3	1,98%
	<i>Neoponera verenae</i> (Forel, 1922)	5	3,3%
	<i>Tapinoma</i> sp.	6	3,94%
	Total	152	100%
	Geadas e Fogo	<i>Camponotus crassus</i> (Mayr, 1862)	180
<i>Camponotus melanoticus</i> (Emery, 1894)		27	7,54%
<i>Camponotus leydigi</i> (Forel, 1886)		24	6,70%
<i>Camponotus blandus</i> (Smith, 1858)		30	8,38%
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804)		1	0,28%
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792)		69	19,27%
<i>Crematogaster victima</i> (Smith, 1858)		7	1,96%
<i>Crematogaster</i> sp		7	1,96%
<i>Brachymyrmex</i> sp		12	3,35%
<i>Neoponera villosa</i> (Fabricius, 1804)		1	0,28%
Total		358	100%

Tabela 3. Número de registros e herbívoros em *Ouratea spectabilis* nas áreas sob efeito de geadas e geadas e fogo em 3 meses pós-distúrbios.

Tipo de herbívoro	Ordem	Família/Gênero ou Espécie	Nº de reportes	Distúrbio	
Endofítico	Diptera	Cecidomyiidae sp.	3	Geadas	
	Coleoptera	Chrysomelidae sp.	1		
Exofítico	Lepidoptera	<i>Udranomia</i> sp.	1		
	Hemiptera	Membrancidae sp.	1		
	Orthoptera	<i>Acridoidea</i> sp.	2		
	Orthoptera	<i>Amblytropidia</i> sp.	1		
	Orthoptera	<i>Dasyscelus</i> sp.	1		
	Hemiptera	<i>Edessa rufomarginata</i> (De Geer, 1773)	1		
	Orthoptera	Tettigoniidae sp. 1	1		
Orthoptera	Tettigoniidae sp. 2	1			
Total			13		
Endofítico	Diptera	Cecidomyiidae sp.	9		Geadas e Fogo
Exofítico	Coleoptera	Chrysomelidae sp.1	4		
	Coleoptera	Chrysomelidae sp.2	2		
	Hemiptera	<i>Crinocerus</i> sp.	1		
	Lepidoptera	<i>Oospila</i> sp	1		
	Coleoptera	<i>Anthonomus</i> sp.1	2		
	Coleoptera	<i>Anthonomus</i> sp.2	5		
Lepidoptera	Geometridae	1			
Exofítico	Lepidoptera	Megalopygidae sp.	1		
Total			26		

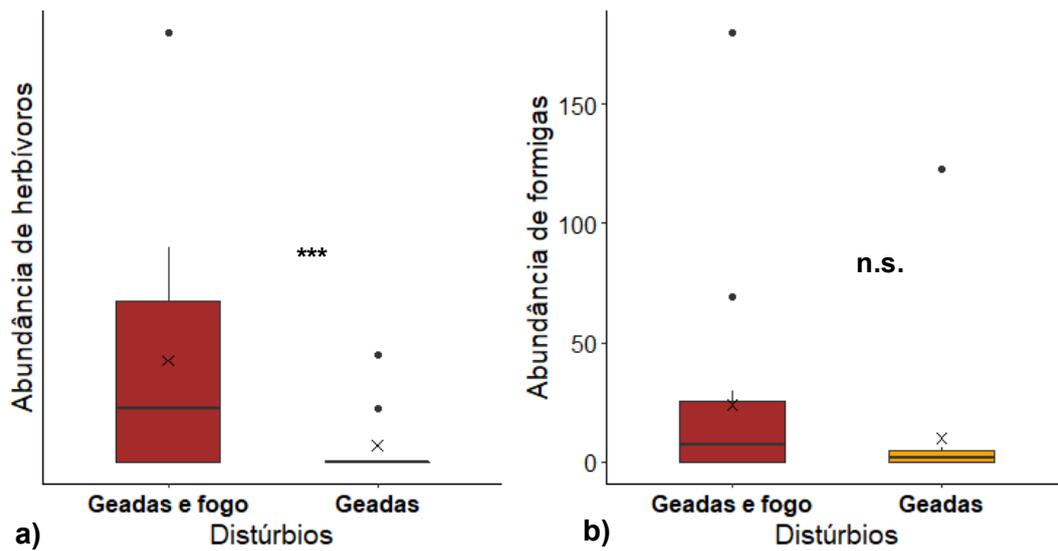


Figura 7. Comparação entre as médias de abundância de herbívoros (a) e formigas (b) em áreas sob efeito de geadas e fogo e geadas. O GLM apontou diferenças significativas na abundância de herbívoros entre as áreas sob os diferentes distúrbios $p=0,05$. A ANOVA não apontou diferenças significativas entre as médias de abundância de formigas $p > 0,05$. As médias estão representados pelo símbolo \times . Os símbolos $**$ e $n.s.$ significam diferenças significativas e não significativas, respectivamente.

DISCUSSÃO

O fogo acelerou a rebrota de *O. spectabilis* e *A. tomentosum* em um Cerrado previamente acometido por geadas. A rebrota nas plantas com NEFs atraiu formigas que se mostraram eficientes na remoção de herbívoros, reduzindo significativamente as taxas de herbivoria foliar nessa espécie, quando comparada com uma espécie sem NEFs, ou quando o acesso de formigas foi impedido através de manipulação experimental. A fauna de formigas e herbívoros foram baixas com os distúrbios, tendo as geadas ocasionado maior redução de herbívoros e formigas. Ademais, a riqueza e a diversidade de formigas foram maiores na área que sofreu efeito de geadas e subsequente fogo. Esse estudo sugere que o fogo tem um papel importante no restabelecimento das interações ecológicas no Cerrado, afetando menos negativamente as plantas, formigas e herbívoros do que a geada. Porém, o fogo, obviamente causa uma clara redução na fauna em geral.

Tempo de rebrota

A rebrota dos indivíduos observados na área sob efeito de geadas e fogo ocorreu mais rápido comparado a área que sofreu apenas efeitos de geadas, isso pode estar ocorrendo devido as plantas do Cerrado serem melhores adaptadas ao fogo (Simon et al. 2009; Simon & Pennington, 2012), mesmo que lesões por geadas compartilhem características importantes com os danos causados pelo fogo (Hoffmann et al. 2019), especialmente em relação à morte interna do caule, ramos e tecidos foliares (Brando & Durigan, 2005), estes que afetam a rebrota, o crescimento e a persistência da planta (Hoffmann et al. 2019). Além disso, sugerimos que o fogo intenso pode ter removido as folhas mortas antecedentes ao fogo que sofreram efeito das geadas, isso poderia justificar a rebrota acelerada na área onde ocorreu fogo comparado aquela que apenas sofreu ações das geadas. Hoffmann et al. (2019) cita que eventos de geada ocorrem nas savanas com frequência e gravidade suficientes para agir como um filtro ambiental e fator seletivo evolutivo para algumas das espécies mais sensíveis a este evento. Árvores presentes em climas mais quentes podem experimentar um risco maior dos efeitos das geadas como consequência da baixa resistência a temperaturas mais baixas (Kellomäki et al. 1995; Leinonen, 1996; Linkosalo et al. 2000). No entanto, um estudo recente sugere que características individuais de espécies vegetais como propriedades da casca e proteção do botão podem ser duas estratégias importantes para o proteção e persistência de árvores de savana sob condições extremas de temperatura, *O. Spectabilis* foi uma das espécies

analisadas nesse estudo e considerada resistente a geadas portando gemas com alto grau de proteção para isolamento a temperatura extremas (Antonio et al. 2019). Contudo, ainda não é bem conhecido a capacidade das plantas tolerarem temperaturas mais baixas nesses locais e, menos conhecido ainda, são os efeitos das baixas temperaturas nas interações das plantas com outros organismos. Estudos conduzidos em regiões temperadas apontam, por exemplo, alterações na morfologia foliar, na composição do néctar e nas defesas químicas de plantas pós-geadas (St. Clair et al. 2009; Akšić et al. 2014). Tais mudanças nas características das plantas em decorrência de geadas podem resultar em alterações na dinâmica de interações das plantas com outros organismos que ainda são pouco conhecidas, principalmente na savana brasileira, tornando-se relevante a realização de estudos que considerem o efeito desses distúrbio nas interações.

Taxas de herbivoria

Na comparação intraespecífica entre folhas jovens e expandidas só houve diferença significativa nas taxas de herbivoria na espécie sem NEFs, na área que sofreu ação do fogo. Nessa área as folhas expandidas apresentaram maior herbivoria que as folhas jovens de *A. tomentosum*. Na comparação interespecífica, as folhas das plantas sem NEFs sofreram sempre maiores taxas de herbivoria em ambas as áreas, com uma única exceção das folhas jovens na área com fogo. Esse resultado corrobora com estudos (Oliveira & Freitas, 2004; Rosumek et al. 2009; Calixto et al., 2020; Calixto et al. 2021) que apontam NEFs como uma defesa biótica eficiente contra a ação de herbívoros. É importante ressaltar que ambas espécies mostraram baixas taxas de herbivoria, mesmo considerando o surgimento de tecidos frescos um cenário favorável a herbívoros durante a rebrota pós-fogo (Prince, 1991; Vieira et al. 1996). Baixos níveis de herbivoria em plantas em rebrota pós-fogo também foram relatados em outros estudos (Wan et al. 2014; Hood et al. 2015; Andrade et al. 2018), algumas vezes associados com a maior disponibilidade de nutrientes (eg., nitrogênio) que resultam em alterações de metabólicos secundários aumentando a produção de compostos de defesas nas plantas (Bryant et al. 1983). No entanto, Del-Claro & Marquis, (2015), mostram que as interações entre formigas e plantas com NEFs são resilientes a ação do fogo e que a espécie de formiga associada parece ser mais importante que o fogo. Visto que a formiga *Camponotus crassus* Mayr, 1862, uma espécie predadora importante no Cerrado foi a mais abundante em ambas as áreas (Tab. 3), sugere-se que a baixa herbivoria esteja associada a defesa biótica fornecida por formigas, principalmente na área que sofreu ação do fogo.

Efetividade de defesa das formigas

Os resultados do experimento que investigava o papel dos NEFs como defesa biótica evidenciam que formigas foram eficientes em proteger as plantas na área sob efeito de geadas e fogo, corroborando com estudos que apontam interações entre formigas e plantas com NEFs resilientes ao fogo (Del-Claro & Marquis, 2015). Todavia, na área sob efeito de geadas as taxas de herbivoria não diferiram entre o tratamento, onde as formigas não tiveram acesso as plantas e o controle onde as formigas continuavam com livre acesso as mesmas. Sugere-se que esse resultado pode estar associado ao baixo número de herbívoros encontrados nessa área (Tab.4), outros estudos também apontam redução de herbívoros após eventos de geadas (Marquis et al. 2019; Lombardero et al. 2021). Estudos mostram que as geadas podem afetar diretamente a fauna de insetos por interromper seu metabolismo e ocasionar a morte de células por meio da formação de cristais de gelo (Sinclair et al. 2013) e indiretamente por matar a folhagem e reduzir o recurso alimentar dos mesmos (Augspurger, 2013; Marquis et al. 2019). Apenas um estudo até agora havia avaliado os efeitos das geadas na comunidade de herbívoros em vegetações do Cerrado, Lopes (1995) relatou o declínio de ninfas e adultos de membrácídeos em plantas hospedeiras, de um a dois meses pós-geadas. Esse único estudo nos alerta para a escassez de conhecimento sobre como esse distúrbio pode afetar direta e indiretamente a fauna de insetos e, conseqüentemente, as interações ecológicas que esta classe promove com organismos de outros níveis tróficos.

Efetividade do comportamento predatório das formigas

O experimento de análise de comportamento predatório das formigas apoiou os resultados de herbivoria que evidencia a eficiência dos NEFs como defesa biótica e o papel ativo das formigas nessa interação. Durante o experimento todos os cupins foram removidos pelas formigas em plantas com NEFs na área sob efeito de geadas enquanto apenas um não foi removido na área sob efeito de geadas e fogo, na espécie sem NEFs nenhum cupim foi removido em ambas as áreas. A formiga *C. crassus* foi a responsável pela remoção de todos os cupins na área sob efeito de geadas, essa espécie foi predominante nessa área, o que pode explicar sua maior capacidade de predação durante a análise do comportamento predatório das formigas.

A espécie *C. crassus* é dominante no Cerrado e exhibe comportamento extremamente agressivo contra insetos herbívoros (Lange & Del Claro, 2014; Lange et al. 2019). Em um estudo recente essa mesma espécie foi considerada a mais rápida e

eficientemente na captura de cupins em plantas nectaríferas, o que demonstra sua capacidade de agir como defesa biótica (Fagundes et al. 2017). Calixto et al. (2021) também investigou o comportamento predatório dessa espécie e mostrou a mesma sendo eficiente na remoção de cupins em cinco espécies de plantas simpátricas e com NEFs. Estudos têm demonstrado maiores benefícios protetivos para plantas visitadas por uma única espécie dominante e agressiva comparado a plantas visitadas por múltiplas espécies de formigas (Miller, 2007; Del-Claro & Marquis, 2015). No nosso estudo, a riqueza e a diversidade de formigas das duas áreas diferiram, os resultados mostraram que a riqueza e a diversidade de espécies foram maiores na área sob efeito de geadas e fogo. E se por um lado nenhum estudo até agora havia avaliado os efeitos das geadas na abundância e diversidade de formigas do Cerrado, estudos já conduzidos que avaliaram o efeito do fogo, apontaram formigas como resistentes e resilientes a este distúrbio (Frizzo et al. 2012; Costa-Milanez et al. 2015; Fagundes et al. 2018; Alcolea et al. 2021) mostrando que esses organismos podem ter se adaptado ao longo do tempo, o que explicaria a maior riqueza e diversidade de formigas na área onde ocorreram geadas e posterior fogo.

Estudos mostram que baixas temperaturas podem influenciar negativamente formigas por afetar as taxas de mortalidade, enquanto temperaturas altas e médias podem permitir que formigas tenham melhor acesso a recursos, se alimentando mais, diminuindo assim as taxas de mortalidade (Sanders et al. 2007; Hurlbert et al. 2008; Dunn et al. 2009), isto é, a temperatura é um fator limitante para sobrevivência e atividade desses organismos. Desta forma, pensando em um contexto atual de mudanças climáticas, se algumas espécies possuem nichos climáticos mais conservados do que outras, como têm demonstrado alguns estudos (Machac et al. 2011; Smith et al. 2014), essas linhagens podem falhar em desenvolver as características necessárias para se adaptar às mudanças climáticas drásticas (Jenkins et al. 2011; Arnan et al. 2018). Portanto, fica evidente que o aumento de distúrbios antropogênicos e eventos de extremos climáticos vistos hoje podem trazer significativas implicações para funcionalidade de ecossistemas, já que formigas possuem papel chave em processos ecossistêmicos como ciclagem de nutrientes, dispersão de sementes e estruturação da comunidade de invertebrados por meio da predação e competição (Del Toro et al. 2012; Parr & Bishop, 2022). E, por formigas possuírem tal importância, como sua função protetiva mediada por NEFs, variações em sua abundância e diversidade pode influenciar nas interações que as mesmas promovem com outros organismos. Em um estudo recente, por exemplo, Yamawo et al.

(2021) encontraram relações negativas entre a riqueza de espécies de formigas e a força das interações de espécies de formigas agressivas, os autores observaram que a eficácia da defesa indireta por formigas foi baixa em locais onde a riqueza de espécies de formigas foi alta. Esse mesmo padrão foi relatado em outros estudos (Rudgers & Strauss, 2004; Anjos et al., 2017), neles os autores sugerem que a limitação de recursos, espaço ou tempo pode reduzir a capacidade de interação de algumas espécies. Moura et al. (2022) também encontraram associações negativas entre riqueza de ninhos de formigas e a taxa de herbivoria das plantas nectaríferas, estes autores sugerem que a competição intensificada pela alta riqueza de ninhos podem distrair as formigas visitantes dos NEFs da presença de herbívoros que estão presentes nas plantas.

Neste estudo não foi encontrado associações diretas entre diversidade local de formigas e as taxas de herbivoria, provavelmente devido ao baixo número de herbívoros encontrados em ambas áreas. No entanto, a maior eficiência no tempo de predação na área sob efeito de geadas, onde a formiga *C. crassus* foi predominante, pode ser indicativo de que uma formiga dominante e agressiva sozinha em um sistema mutualista entre plantas com NEFs e formigas pode levar a resultados mais eficientes para a relação mutualista estabelecida. Entretanto, pouco ainda se sabe sobre como distúrbios como geadas podem influenciar as interações e, por isso, destacamos a importância de promover novos estudos com intuito de avaliar o efeito desse e de outros distúrbios no ambiente.

CONCLUSÃO

Este estudo foi o primeiro a avaliar os efeitos de geadas e geadas e subsequente fogo nas interações mutualísticas entre formigas e plantas com NEFs. Tais distúrbios, apesar de comuns no Cerrado, estão sendo intensificados devido ações antrópicas e requerem atenção por sua interferência direta na dinâmica dos ecossistemas. Aqui, mostramos como as geadas e o fogo podem afetar a riqueza e a diversidade de formigas e, conseqüentemente, as interações que esses organismos promovem com indivíduos de outros níveis tróficos. O fogo acelerou a rebrota de *O. spectabilis* e *A. tomentosum* em um Cerrado previamente acometido por geadas. Com a rebrota, as plantas com NEFs atraíram formigas que foram eficientes na remoção de herbívoros, reduzindo significativamente as taxas de herbivoria foliar nessa espécie quando comparada com uma espécie sem NEFs, ou quando o acesso de formigas foi impedido através de manipulação experimental. Sendo assim, o estudo sugere que o fogo tem um papel importante no restabelecimento das interações ecológicas no Cerrado, afetando menos

negativamente as plantas do que a geada, mesmo o fogo ocasionando uma clara redução na fauna de herbívoros. Concluímos que distúrbios como fogo e geadas afetam as espécies, podendo trazer consequências para dinâmicas de organismos que promovem serviços ecossistêmicos importantes. Portanto, este estudo nos alerta que diante das rápidas mudanças que o planeta vem enfrentando, conhecer e entender como tais fenômenos impactam os organismos e suas interações é imprescindível para ajudar-nos a prevenir e/ou mitigar seus efeitos.

REFERÊNCIAS

Algeo, T.J., Berner, R., Maynard, J.B. & Scheckler, S.E. 1995. Late Devonian oceanic anoxic events and biotic crises: “rooted” in the Evolution of vascular land plants? *GSA Today* 5,45,64–66.

Algeo, T. J., & Scheckler, S. E. (1998). Terrestrial-marine teleconnections in the Devonian: links between the evolution of land plants, weathering processes, and marine anoxic events. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 353(1365), 113–130. doi:10.1098/rstb.1998.0195

Algeo, T.J., Scheckler, S.E., Maynard, J.B. 2001. Effects of the Middle to Late Devonian spread of vascular land plants on weathering regimes, marine biotas and global climate. In: PG Gensel, D Edwards, eds. *Plants invade the land. Evolutionary & environmental perspectives*. New York, NY, USA: Columbia University Press, 213– 236.

Agrawal, A. A., Conner, J. K., & Stinchcombe, J. R. (2004). Evolution of plant resistance and tolerance to frost damage. *Ecology Letters*, 7(12), 1199–1208. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.006

Ahrens, C. W., Andrew, M. E., Mazanec, R. A et al. (2019). Plant functional traits differ in adaptability and are predicted to be differentially affected by climate change. *Ecology and Evolution*, 10(1), 232–248. doi:10.1002/ece3.5890

Akšić, M. F., Tosti, T., Nedić, N et al. (2014). Influence of frost damage on the sugars and sugar alcohol composition in quince (*Cydonia oblonga* Mill.) floral nectar. *Acta Physiologiae Plantarum*, 37(1). doi:10.1007/s11738-014-1701-y

Alcolea, M.; Durigan, G.; Christianini, A.V. (2021). Prescribed fire enhances seed removal by ants in a Neotropical savanna. *Biotropica*, (54), 125-134.

Alexander, B. & Hayman P. 2008. Can we use forecasts of El Nino and La Nina for frost management in the Eastern and Southern grains belt? In: Unkovich M, ed. *Proceedings of 14th Agronomy Conference*. Adelaide, South Australia.

Alves-Silva E (2011) Post-fire resprouting of *Banisteriopsis malifolia* (Malpighiaceae) and the role of extrafloral nectaries on the associated ant fauna in a Brazilian savanna. *Sociobiology* 58:327–339.

Alves-Silva, E., & Del-Claro, K. (2014). Fire triggers the activity of extrafloral nectaries, but ants fail to protect the plant against herbivores in a neotropical savanna. *Arthropod-Plant Interactions*,

8(3), 233–240. doi:10.1007/s11829-014-9301-8

Angilletta M. J. (2009). *A Theoretical and Empirical Synthesis*: Oxford University Press is a department of the University of Oxford.

Andrade, J. F., Batista, J. C., Pereira, H. S et al. (2018). Fire mediated herbivory and plant defense of a neotropical shrub. *Arthropod-Plant Interactions*. doi:10.1007/s11829-018-9657-2

De Antonio, A. C., Scalon, M. C., & Rossatto, D. R. (2019). The role of bud protection and bark density in frost resistance of savanna trees. *Plant Biology*. doi:10.1111/plb.13050

Apple, J. & Feener, D. (2001). Ant visitation of extrafloral nectaries of *Passiflora*: the effects of nectary attributes and ant behavior on patterns in facultative ant-plant mutualisms. *Oecologia*, 127(3), 409–416. doi:10.1007/s004420000605

Annan, X., Arcoverde, G. B., Pie, M. R et al. (2018). Increased anthropogenic disturbance and aridity reduce phylogenetic and functional diversity of ant communities in Caatinga dry forest. *Science of The Total Environment*, 631-632, 429-438.

Augspurger, C.K. (2013). Reconstructing patterns of temperature, phenology, and frost damage over 124 years: spring damage risk is increasing. *Ecology*. (1):41-50. doi: 10.1890/12-0200.1

Ayres, M. P., & Lombardero, M. J. (2000). Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Science of The Total Environment*, 262(3), 263–286. doi:10.1016/s0048-9697(00)00528-3

Bächtold, Alexandra. 2010. Ecology of interactions between *Udranomia spitzi* (Lepidoptera, Hesperiidae) and ants on *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) in a savanna from Minas Gerais state, Brazil. MS c.thesis UFU. Uberlândia-MG, p. 33.

Bale, J. S. (1996). Insect cold hardiness: a matter of life and death. *Eur. J. Ent.* 93, 369–382.

Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., ... Whittaker, J. B. (2002). Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1), 1–16. doi:10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x

Banza, P., Evans, D. M., Medeiros, R., Macgregor, C. J., & Belo, A. D. F. (2021). Short-term positive effects of wildfire on diurnal insects and pollen transport in a Mediterranean ecosystem. *Ecological Entomology*. doi:10.1111/een.13082

Bannister, P. (2007). Godley review: A touch of frost? Cold hardiness of plants in the southern hemisphere. *New Zealand Journal of Botany*, 45(1), 1–33. doi:10.1080/00288250709509700

Baronio, G. J., Souza, C. S., Maruyama, P. K., Raizer, J., Sigrist, M. R., & Aoki, C. (2021). Natural fire does not affect the structure and beta diversity of plant-pollinator networks, but diminishes floral-visitor specialization in Cerrado. *Flora*, 281, 151869.

Beerling, D., Osborne, C. & Chaloner, W. (2001). Evolution of leaf-form in land plants linked to atmospheric CO₂ decline in the Late Palaeozoic era. *Nature* 410, 352–354.

Beerling, D. J. & Osborne, C. P. (2006). The origin of the savanna biome. *Global Change Biology*, 12(11), 2023–2031. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01239.x

Brando, P.M. & Durigan, G. (2005). Changes in cerrado vegetation after disturbance by frost (São Paulo State, Brazil). *Plant Ecology* 175: 205-215.

Box, E. O. (1996). Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science*, 7(3), 309–320. doi:10.2307/3236274

Blüthgen, N.; Stork, N.E.; Fiedler, K. (2004). Bottom-up control and cooccurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos* 106:344–358. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.12687.x

Bryant, J. P.; Chapin III, F.S.; Klein, D.R. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 40: 357-368.

Bronstein, J. L. (1991). The Nonpollinating Wasp Fauna of *Ficus pertusa*: Exploitation of a Mutualism? *Oikos*, 61(2), 175. doi:10.2307/3545335

Bronstein, J.L. 1994. Our current understanding of mutualism. *The Quarterly Review of Biology*, 69: 31-51.

Bronstein, J.L., Alárcon, R., Geber, M. (2006). The evolution of plant-insects mutualisms. *New Phytologist*, 172,412-428.

Byk J. (2006). Interações entre formigas e *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) na vegetação de cerrado: variação sazonal e efeito do fogo. Universidade Federal de Juiz de Fora, Minas Gerais. Dissertação de Mestrado. 35p.

Byk, J. & Del-Claro, K. (2011). Ant-plant interaction in the neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. *Pop Ecol* 53:327–332.

Calixto, E. S., Lange, D., & Del-Claro, K. (2015). Foliar anti-herbivore defenses in *Qualea multiflora* Mart. (Vochysiaceae): Changing strategy according to leaf development. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 212, 19- 23. doi:10.1016/j.flora.2015.02.001

Calixto, E. S., Lange, D., Bronstein, J., Torezan-Silingardi, H. M., & Del-Claro, K. (2020). Optimal Defense Theory in an ant-plant mutualism: extrafloral nectar as an induced defense is maximized in the most valuable plant structures. *Journal of Ecology*. doi:10.1111/1365-2745.13457

Calixto, E. S.; Lange, D.; Moreira, X. & Del-Claro, K. (2021a). Plant species specificity of ant-plant mutualistic interactions: Differential predation of termites by *Camponotus crassus* on five species of extrafloral nectaries plants. *Biotropica*, 53(5), 1406– 1414. doi:10.1111/btp.12991

Calixto, E. S., Lange, D., & Del-Claro, K. (2021b). Net benefits of a mutualism: Influence of the quality of extrafloral nectar on the colony fitness of a mutualistic ant. *Biotropica*, 53(3), 846–856. doi:10.1111/btp.12925

Carbone, L.M., & R. Aguilar. (2017). Fire frequency effects on soil and pollinators: what shapes

- sexual plant reproduction? *Plant Ecology* 218: 1283–1297. <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0768-0>
- Coleman, T.W. & Rieske, L.K. (2006). Arthropod response to prescription burning at the soil-litter interface in oak-pine forests. *Forest Ecol Manag* 233: 52–60.
- Costa - Milanez, C. B., Ribeiro, F. F., Castro, P. de T. A., Majer, J. D., & Ribeiro, S. P. (2015). Effect of Fire on Ant Assemblages in Brazilian Cerrado in Areas containing Vereda Wetlands. *Sociobiology*, 62(4), 494–505.
- Carroll, C.R. & D.H. Janzen. (1973). Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 231-257.
- Childes, S. L. & Walker, B. H. (1987). Ecology and dynamics of the woody vegetation on the Kalahari Sands in Hwange National Park, Zimbabwe. *Vegetatio* 72, 111–128.
- Coelho, A. J. P., Magnago, L. F. S., Matos, F. A. R., Mota, N. M., Diniz, É. S., & Meira-Neto, J. A. A. (2020). Effects of anthropogenic disturbances on biodiversity and biomass stock of Cerrado, the Brazilian savanna. *Biodiversity and Conservation*. doi:10.1007/s10531-020-02013-6
- Coope, G. R. (1979). Late Cenozoic Fossil Coleoptera: Evolution, Biogeography, and Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10(1), 247–267. doi:10.1146/annurev.es.10.110179
- Crawley, M. J. (2002). *Statistical Computing: an Introduction to Data Analysis Using S-Plus*, Chichester, John Wiley & Sons, 761 p.
- Crimp, S. J., Zheng, B., Khimashia, N., Gobbett, D. L., Chapman, S., Howden, M., & Nicholls, N. (2016). Recent changes in southern Australian frost occurrence: implications for wheat production risk. *Crop and Pasture Science*, 67(8), 801. doi:10.1071/cp16056
- Cuautle, M. & Rico-Gray, V. (2003). The effect of wasps and ants on their productive success of the extrafloral nectaried plant *Turnera ulmifolia* (Turneraceae). *Funct Ecol* 17:417–423.
- Dahlgren, R. M. T. (1980). A revised system of classification of the angiosperms. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 80(2), 91–124. doi:10.1111/j.1095-8339.1980.tb01661.x
- Dáttilo, W., Rico-Gray, V., Rodrigues, D. J et al. (2013b). Soil and vegetation features determine the nested pattern of ant-plant networks in a tropical rainforest. *Ecological Entomology*, 38, 374–380.
- Dáttilo, W.; Díaz-Castelazo, C.; Rico-Gray, V. (2014a). Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant–plant networks. *Biological Journal of the Linnean Society* 113:405-414.
- Dáttilo, W.; Marquitti, F.M.D.; Guimarães, P.R.; Izzo, T.J. (2014b) The structure of ant–plant ecological networks: is abundance enough? *Ecology* 95:475–485.
- Del-Claro, K. (2004). Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. *Neotropical Entomology*, 33(6). doi:10.1590/s1519-566x2004000600002
- Del-Claro, K. & Marquis, R. J. (2015). Ant Species Identity has a Greater Effect than Fire on the Outcome of an Ant Protection System in Brazilian Cerrado. *Biotropica*, 47(4), 459–467. doi:10.1111/btp.12227

Del-Claro, K., Rico-Gray, V., Torezan-Silingardi, H. M. et al. (2016). Loss and gains in ant–plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. *Insectes Sociaux*, 63(2), 207–221. doi:10.1007/s00040-016-0466-2

Del-Claro, K. et al. (2018). The Complex Ant–Plant Relationship Within Tropical Ecological Networks. In: Dáttilo, W., Rico-Gray, V. (eds) *Ecological Networks in the Tropics*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-68228-0_5

Del-Claro, K. & Torezan-Silingardi, H. M. An Evolutionary Perspective on Plant-Animal Interactions. In: K, Del-Claro.; H. M. Torezan-Silingardi (Eds.). *Plant-Animal interactions*, Springer Nature Switzerland AG, 2021, p. 349.

Del-Claro, K., Dirzo, R. (2021). Impacts of Anthropocene Defaunation on Plant-Animal Interactions. In: Del-Claro, K., Torezan-Silingardi, H.M. (eds) *Plant-Animal Interactions*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-66877-8_13

Del Toro, I., Ribbons, R. R., & Pelini, S. L. (2012). The little things that run the world revisited: A review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 17, 133–146.

Djipto-Lordon, C. et al. (2004). Symbiotic mutualism with a community of opportunistic ants: protection, competition, and ant occupancy of the myrmecophyte *Barteria nigritana* (Passifloraceae). *Acta Oecologica* 26 (2): 109-116.

Dunn, R. R., Agosti, D., Andersen, A. N., et al. (2009). Climatic drivers of hemispheric asymmetry in global patterns of ant species richness. *Ecology Letters*, 12(4), 324–333. doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01291.x

Durigan, G. & Ratter, J.A. (2016). The need for a consistent fire policy for Cerrado conservation. *J. Appl. Ecol.* 53, 11–15. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12559>

Ehrlich, P.R. & Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution, *Evolution*, 18:5 86–608.

Elias, T. S., & Gelband, H. (1976). Morphology and anatomy of floral and extrafloral nectaries in *campsis* (Bignoniaceae). *American Journal of Botany*, 63(10), 1349–1353. doi:10.1002/j.1537-2197.1976.tb13220.x

Eloy, L., Schmidt, I. B., Borges, S. L et al. (2018). Seasonal fire management by traditional cattle ranchers prevents the spread of wildfire in the Brazilian Cerrado. *Ambio*. doi:10.1007/s13280-018-1118-8

Fagundes, R., Dáttilo, W., Ribeiro, S. P et al. (2017). Differences among ant species in plant protection are related to production of extrafloral nectar and degree of leaf herbivory. *Biological Journal of the Linnean Society*, 122(1), 71–83. doi:10.1093/biolinnean/blx059

Fagundes, R., Lange, D., Anjos, D. V et al. (2018). Limited effects of fire disturbances on the species diversity and structure of ant–plant interaction networks in Brazilian Cerrado. *Acta Oecologica*, 93, 65– 73. doi:10.1016/j.actao.2018.11.001

February, E. C., Coetsee, C., Cook, G. D et al. (2019). Physiological Traits of Savanna Woody Species. *Savanna Woody Plants and Large Herbivores*, 309–329. doi:10.1002/9781119081111.ch11

Ferreira, C. A. & Torezan-Silingardi, H. M. (2013). Implications of the floral herbivory on Malpighiaceae plant fitness: visual aspect of the flower affects the attractiveness to pollinators. *Sociobiology*, 60:323–328. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v60i3>

Filgueiras, T.S. & Pereira, B.A.S. (1987). Efeito de uma geada sobre a flora do cerrado na Reserva Ecológica do IBGE, DF-Brasil. *Cadernos de Geociências*, 2, 67–70.

Fournier, L.A. (1974). Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas em árboles. *Turrialba* 24:422–423.

Frizzo, T. L. M., Campos, R. I., & Vasconcelos, H. L. (2011). Contrasting Effects of Fire on Arboreal and Ground-Dwelling Ant Communities of a Neotropical Savanna. *Biotropica*, 44(2), 254–261. doi:10.1111/j.1744-7429.2011.00797.x

Freitas, L.; Galetto, L.; Bernardello, G. & Paoli, A. A. S. 2000. Ant exclusion and reproduction of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Flora* 195:398-402. Furley, P. A., & Ratter, J. A. (1988). Soil Resources and Plant Communities of the Central Brazilian Cerrado and Their Development. *Journal of Biogeography*, 15(1), 97. doi:10.2307/2845050

García, Y., M.C. Castellanos, & J.G. Pausas. (2016). Fires can benefit plants by disrupting antagonistic interactions. *Oecologia* 182: 1165–1173. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3733-z>.

Gillespie D. R., Nasreen, A., Moffat, C. E et al. (2012). Effects of simulated heat waves on an experimental community of pepper plants, green peach aphids and two parasitoid species. *Oikos*, 121(1), 149-159. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19512.x.

González-Teuber, M.; Heil, M. (2009) Nectar chemistry is tailored for both attraction of mutualists and protection from exploiters. *Plant Signal Behav* 4:809-813.

Harrington, D. P. & Fleming, T. R. 1982. A Class of Rank Test Procedures for Censored Survival Data. *Biometrika*, 69(3), 553–566.

Harvey, J. A., Heinen, R., Gols, R., & Thakur, M. P. (2020). Climate change-mediated temperature extremes and insects: from outbreaks to breakdowns. *Global Change Biology*. doi:10.1111/gcb.15377

Hartig, F. (2022). DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (MultiLevel /Mixed) Regression Models. R package version 0.4.5. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>

Heil, M. (2008). Indirect defence via tritrophic interactions. *New Phytologist*, 178: 41-61.

Hill, M. O. (1973). Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, 54(2), 427–432. doi:10.2307/1934352

Hoffmann, A. A. & Hercus, M. J. (2000). Environmental Stress as an Evolutionary Force. *BioScience*, 50(3), 217. doi:10.1641/0006-3568(2000)050[

Hoffmann, A. A., & Sgrò, C. M. (2011). Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470(7335), 479–485. doi:10.1038/nature09670

Hoffmann, W.A., Flake S.W., Abreu R.C.R et al. (2019). Rare frost events reinforce the distribution of tropical biomes. *Journal of Ecology*, 107, 468–477. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13047>.

Holopainen, J. K. & Holopainen, T. (1988). Cellular responses of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings to simulated summer frost. *Forest Pathology*, 18(3-4), 207– 216. doi:10.1111/j.1439-0329.1988.tb0

Holldobler, B. & Wilson, E.O. 1990, *The Ants* (Springer Verlag, Berlin).

Hood, S., Sala, A., Heyerdahl, E. K. & Boutin, M. (2015). Low-severity fire increases tree defense against bark beetle attacks. *Ecology*, 96(7), 1846–1855. doi:10.1890/14-0487.1

Hurlbert, A. H., Ballantyne, F., & Powell, S. (2008). Shaking a leg and hot to trot: the effects of body size and temperature on running speed in ants. *Ecological Entomology*, 33(1), 144–154. doi:10.1111/j.1365-2311.2007.00962.x

Inouye, D. W. (2000). The ecological and evolutionary significance of frost in the context of climate change. *Ecology Letters*, 3(5), 457–463. doi:10.1046/j.1461-0248.2000.00

IPCC Climate Change 2021: The Physical Science Basis (eds Masson-Delmotte, V. et al.) (Cambridge Univ. Press, in the press).

Jenkins, C. N., Sanders, N. J., Andersen, A. N et al. (2011). Global diversity in light of climate change: the case of ants. *Diversity and Distributions*, 17(4), 652–662. doi:10.1111/j.1472-4642.2011.00770.x

Kassambara, A. & M. Kosinski. (2018). *Survminer: Drawing Survival Curves using “ggplot2”*. R package version 0.4.3. <https://cran.r-project.org/package=survminer>.

Kawecki, T. J., & Ebert, D. (2004). Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7(12), 1225–1241. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.0068

Kauffman, J.B., Cummings, D.L. & Ward, D.E. (1994). Relationships of fire, biomass and nutrient dynamics along a vegetation gradient in the Brazilian Cerrado. *J Ecol* 82:519–531.

Kellomäki, S., H. Hänninen, and M. Kolström. (1995). Computations on frost damage to scots pine under climatic warming in boreal conditions. *Ecological Applications* 5:42-52.

Kenrick, P., & Crane, P. R. (1997). The origin and early evolution of plants on land. *Nature*, 389(6646), 33–39. doi:10.1038/37918

Kersch, M. F. & C. R. Fonseca. (2005). Abiotic factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. *Ecology* 86: 2117–2126.

Kessler A. & Heil, M. (2011). The multiple faces of indirect defences and their agents of natural selection. *Functional Ecology* 25, 348–357.

Klink, C. A., & Machado, R. B. (2005). Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, 19(3), 707–713. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00702

Kwok, K.E.; R.A Laird. (2012). Plant age and the inducibility of extrafloral nectaries in *Vicia faba*. *Plant Ecol* 213:1823–1832.

Koptur, S. (1992). Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: Bernays E. ed. *Insect–plant interactions*. Boca Raton, FL: CRC Press, 81–129.

Koptur, S. (1994). Floral and extrafloral nectars of neotropical *Inga* trees: a comparison of their constituents and composition. *Biotropica* 26:276–284.

Lange, D. & Del-Claro, K. (2014.) Ant–plant interaction in a tropical savanna: may the network structure vary over time and influence on the outcomes of associations? *PLoS One* 9:e105574. doi:10.1371/journal.pone.0105574

Leinonen, I. (1996). A simulation model for the annual frost hardiness and freeze damage of Scots Pine. *Annals of Botany* 78:687-693.

Linkosalo, T., T. R. Carter, R. Hakkinen, & P. Hari. (2000). Predicting spring phenology and frost damage risk of *Betula* spp. under climatic warming: a comparison of two models. *Tree Physiology* 20:1175-1182. Lombardero, M.J.; Castedo-Dorado, F.; Ayres, M.P. (2021). Extreme climatic events affect populations of Asian chestnut gall wasps, *Dryocosmus kuriphilus*, but do not stop the spread. *Agricultural and Forest Entomology*. DOI: 10.1111/afe.12448.

Lopes, B. C. 1995. Treehoppers (Homoptera: Membracidae) in the Southeast Brazil: Use of host plants. *Rev. Bras. Zool.* 12:595–608.

Machac, A., Janda, M., Dunn, R. R., & Sanders, N. J. (2011). Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography*, 34(3), 364–371. doi:10.1111/j.1600- 0587.2010.06629.x

Mackay, D. A.; Whalen, M. A. (1998). Associations between ants (Hymenoptera: Formicidae) and *Adriana Gaudich* (Euphorbiaceae) in East Gippsland. *Aust. J. Entomol.* 37: 335-39.

Maciel, E. A., Martins, V. F., de Paula, M. D. et al. (2021). Defaunation and changes in climate and fire frequency have synergistic effects on aboveground biomass loss in the brazilian savanna. *Ecological Modelling*, 454, 109628. doi:10.1016/j.ecolmodel.2021.1096

Macnair M. R. 1993. The genetics of metal tolerance in vascular plants. *New Phytologist* 124:541–559.

Marlon, J. R., Wang, X., Mildenerger, M., et al. (2021). Hot dry days increase perceived experience with global warming. *Global Environmental Change*, 68, 102247. doi:10.1016/j.gloenvcha.2021.102247

Marquis, R. J., Lill, J. T., Forkner, R. E et al. (2019). Declines and Resilience of Communities of Leaf Chewing Insects on Missouri Oaks Following Spring Frost and Summer Drought. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. doi:10.3389/fevo.2019.00396

Matos, D.M.S.; Santos, C.J. & Chevalier, D.R. (2002). Fire and restoration of the largest urban forest of the world in Rio de Janeiro City, Brazil. *Urban Ecosystems* 6:151–161.

McKenzie J. A. & Batterham P. (1994). The genetic, molecular and phenotypic consequences of selection for insecticide resistance. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 166–169.

Mecina, G. F., Santos, V. H. M., Dokkedal, A. L., Saldanha, L. L., Silva, L. P., & Silva, R. M. G

. (2014). Phytotoxicity of extracts and fractions of *Ouratea spectabilis* (Mart. ex Engl.) Engl. (Ochnaceae). *South African Journal of Botany*, 95, 174–180. doi:10.1016/j.sajb.2014.10.002

Meier, M., Fuhrer, J., & Holzkämper, A. (2018). Changing risk of spring frost damage in grapevines due to climate change? A case study in the Swiss Rhone Valley. *International Journal of Biometeorology*, 62(6), 991–1002. doi:10.1007/s00484-018-1501-y

Miller, T. E. X. (2007). Does having multiple partners weaken the benefits of facultative mutualism? A test with cacti and cactus-tending ants. *Oikos*, 116(3), 500–512. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.15317.x

Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffman, M et al. (2005). Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. Conservation international, Arlington, Virginia.

Morin, X., & Chuine, I. (2014). Will tree species experience increased frost damage due to climate change because of changes in leaf phenology? *Canadian Journal of Forest Research*, 44(12), 1555–1565. doi:10.1139/cjfr-2014-0282

Moura, R.F. et al. (2021). Biotic Defenses Against Herbivory. In: Del-Claro, K., Torezan-Silingardi, H.M. (eds). *Plant-Animal Interactions*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-66877-8_5

Moura, R. F.; Couto, C. M. V.; Del-Claro, K. (2022). Ant nest distribution and richness have opposite effects on a Neotropical plant with extrafloral nectaries. *Ecological Entomology*, 48:1-10.

Myers, N.; Mittermeier, R. A.; Mittermeier, C. G.; Da Fonseca, G. A.; & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.

Nascimento, E. A. & Del-Claro, K. 2010. Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a neotropical savanna. *Flora* 205: 754 - 756.

Oliveira, P. S., & R. J. Marquis. (2002). *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. New York, Columbia University Press.

Oliveira, P.S. & Freitas, A.V.L. (2004) Ant plant herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. *Naturwissenschaften* 91:557–570. doi:10.1007/s00114-004-0585-x

Paulo, M.Q., Lima, E.O., Maia, R.F. & Xavier Filho, L. (1986). Atividade antimicrobiana do óleo dos frutos de *Ouratea parviflora* Baill (Ocnaceae) 8. CCS, João Pessoa, p. 1921.

Parr, C. L., Lehmann, C. E. R., Bond, W. J et al. (2014). Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(4), 205–213. doi:10.1016/j.tree.2014.02.004

Parr, C. & Bishop, T., (2022) The response of ants to climate change. *Global Change Biology*. doi: 10.1111/gcb.16140

Pelini, S. L., Maran, A. M., Chen, A. R., Kaseman, J., & Crowther, T. W. (2015). Higher trophic levels overwhelm climate change impacts on terrestrial ecosystem functioning. *PLoS ONE*, 10(8). doi: 10.1371/journal.pone.0136344

Pincebourde, S. & Casas, J. (2015). Warming tolerance across insect ontogeny: influence of

joint shifts in microclimates and thermal limits. *Ecology*, 96(4), 986–997. doi:10.1890/14-0744.1

Pires, L. P. & Del-Claro, K. (2014). Variation in the outcomes of an ant-plant system: fire and leaf fungus infection reduce benefits to plants with extrafloral nectaries. *J Insect Sci* 14:84. <https://doi.org/10.1093/jis/14.1.84>

Price, P.W. (1991). The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos* 62:244–251. <https://doi.org/10.2307/3545270>

Pacheco, P.S.M.J., Anjos, D.V. & Del-Claro, K. (2022). Natural history and daily rhythm activity of the myrmecophytic ant, *Pseudomyrmex concolor* Smith (Hymenoptera, Formicidae). *Insect. Soc.* 69, 81–92. <https://doi.org/10.1007/s00040-022-00847-7>

Ratter J. A., Ribeiro J. F. & Bridgewater S. (1997) The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Annals of Botany*, 80, 223-230.

Reu, W. F. & Del-Claro, K. (2005). Natural History and Biology of *Chlamisus minax* Lacordaire (Chrysomelidae: Chlamisinae). *Neotrop. Entomol.*, 34: 357-362.

Ribeiro, S. P, Braga, A. O, Silva, C, & Fernandes, G. W. (1999). Leaf polyphenols in Brazilian melastomataceae: sclerophylly, habitats, and insect herbivores. *Ecotropica* 5:137–146.

Ribeiro, J. F. & Castro, L. H. R. 1986. Método quantitativo para avaliar características fenológicas de arvores. *Revista Brasileira de Botânica*, (9): 7-11.

Rico-Gray, V. & Oliveira, P.S. (2007). *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. The University of Chicago Press, Chicago.

Rico-Gray, V. et al. 2012. Abiotic factors shape temporal variation in the structure of an ant – plant network. *Arth. Plant. Interac.* 6: 289-295.

Robinson A., Inouye, D. W., Ogilvie, J. E., & Mooney, E. H. (2017). Multitrophic interactions mediate the effects of climate change on herbivore abundance. *Oecologia*, 185(2), 181-190.

Rosumek, F.B; Silveira FAO, Neves FS, Barbosa NP, Diniz L, Oki Y, Pezzini F, Fernandez WG, Cornelissen T (2009) Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia* 160:537–549. doi:10.1007/s00442-009-1309-x

Sanders, N. J., Lessard, J.-P., Fitzpatrick, M. C., & Dunn, R. R. (2007). Temperature, but not productivity or geometry, predicts elevational diversity gradients in ants across spatial grains. *Global Ecology and Biogeography*, 16(5), 640– 649. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00316.x

Santos, M. G., Porto, G. F., Lancellotti, I. R., & Feitosa, R. M. (2019). Ant fauna associated with *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota (Polypodiaceae) fern galls. *Revista Brasileira de Entomologia*, 63(2), 101–103. doi:10.1016/j.rbe.2019.02.004

Schoonhoven, L.M., van Loon, J.J.A., Dicke, M. (2005). *Insect-Plant Biology* Oxford University Press, Oxford.

Schneider, J. V., Bissiengou, P., Amaral, M et al. (2014). Phylogenetics, ancestral state reconstruction, and a new infrafamilial classification of the pantropical Ochnaceae (Medusagynaceae, Ochnaceae s.str., Quinaceae) based on five DNA regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 78, 199-

214. doi:10.1016/j.ympev.2014.05.018

Silberbauer-Gottsberger, I., Morawetz W. & Gottsberger G. (1977). Frost damage of cerrado plants in Botucatu, Brazil, as related to the geographical distribution of species. *Biotropica* 94: 253–261.

Sinclair, B. J., Ferguson, L. V., Salehipour-shirazi, G., & MacMillan, H. A. (2013). Cross-tolerance and cross-talk in the cold: relating low temperatures to desiccation and immune stress in insects. *Integrat. Comp. Biol.* 53, 545–556. doi: 10.1093/icb/ict004

Simon, M. F., Grether, R., de Queiroz, L. P et al. (2009). Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(48), 20359–20364. doi:10.1073/pnas.0903410106

Simon, M. F., & Pennington, T. (2012). Evidence for Adaptation to Fire Regimes in the Tropical Savannas of the Brazilian Cerrado. *International Journal of Plant Sciences*, 173(6), 711–723. doi:10.1086/665973
 Smith, M. A., Hallwachs, W., & Janzen, D. H. (2014). Diversity and phylogenetic community structure of ants along a Costa Rican elevational gradient. *Ecography*, 37(8), 720–731. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00631.x

St. Clair, S.B., Monson, S.D., Smith, E.A et al. (2009). Altered leaf morphology, leaf resource dilution and defense chemistry induction in frost-defoliated aspen (*Populus tremuloides*). *Tree Physiology*, 29, 1259–1268.

Strassburg, B. B. N., Brooks, T., Feltran-Barbieri, R et al. (2017). Moment of truth for the Cerrado hotspot. *Nature Ecology & Evolution*, 1(4), 0099. doi:10.1038/s41559-017-0099

Solbrig, O.T.& Orians, G.H., 1977. The adaptive characteristics of desert plants: a cost/benefit analysis of photosynthesis leads to predictions about the types and distributions of desert plants. *American Scientist*, *Am. Sci.* 65, 412–421.

Stone, R.; Nicholls, N. & Hammer G. 1996. Frost in Northeast Australia: trends and influences of phases of the Southern Oscillation. *Journal of Climate* 9, 1896–1909.

Souza, R. F., Anjos, D. V., Carvalho, R., & Del-Claro, K. (2015). Availability of food and nesting-sites as regulatory mechanisms for the recovery of ant diversity after fire disturbance. *Sociobiology*, 62(1), 1–9.

Sud, Y. C., Shukla, J., & Mintz, Y. (1988). Influence of Land Surface Roughness on Atmospheric Circulation and Precipitation: A Sensitivity Study with a General Circulation Model. *Journal of Applied Meteorology*, 27(9), 1036–1054. doi:10.1175/1520-0450(1988)027

Titcomb, G. C., Amooni, G., Mantas, J. N., & Young, H. S. (2021). The effects of herbivore aggregations at water sources on savanna plants differ across soil and climate gradients. *Ecological Applications*. doi:10.1002/eap.2422

Therneau, T. M. (2021). *Survival Analysis version 3.2-14*. Retrieved from: <https://github.com/therneau/survival>

Thompson, J.N. (1994) *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago.

Thompson, J.N. (1999.) Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *Am Nat* 153:1–14. doi:10.1086/303208

Torezan-Silingardi, H. M. A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpigiaceae em um cerrado de Minas Gerais. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto. 2007. p. 180.

Tuma, J., Eggleton, P., & Fayle, T. M. (2020). Ant-termite interactions: an important but under-explored ecological linkage. *Biological Reviews*, 95:555- 572. doi:10.1111/brv.12577

Vasconcelos, H. L., Pacheco, R., Silva, R. C., Vasconcelos, P. B., Lopes, C. T., Costa, A. N., & Bruna, E. M. (2009). Dynamics of the Leaf-Litter Arthropod Fauna Following Fire in a Neotropical Woodland Savanna. *PLoS ONE*, 4(11), e7762. doi:10.1371/journal.pone.0007762

Vasconcelos, H. L.; Maravalhas, J. B. & Cornelissen, T. (2016). Effects of fire disturbance on ant abundance and diversity: a global meta-analysis. *Biodiversity and Conservation*, 26(1), 177–188. doi:10.1007/s10531-016-1234-3

Vasconcelos, H. L., Koch, E. B., Camarota, F., Tito, R., Zuanon, L. A., & Maravalhas, J. (2020). Severe fires alter the outcome of the mutualism between ants and a Neotropical savanna tree. *Biological Journal of the Linnean Society*. doi:10.1093/biolinnean/blaa132

Vieira, E. M., Andrade, I. & Price, P. W. (1996). Fire effects on a *Palicourea rigida* (Rubiaceae) Gall Midge: a test of the plant vigor hypothesis. *Biotropica* 28:210. <https://doi.org/10.2307/2389075>

Vieira, E. M. & Briani, D. C. (2013). Short-term effects of fire on small rodents in the Brazilian Cerrado and their relation with feeding habits. *Int J Wildland Fire* 22:1063–1071.

Vuono, Y. S.; Barbosa, L. M.; Batista, E. A. & Gurgel Filho O. A. (1982). Efeitos biológicos da geada na vegetação do cerrado. *Silvicultura em São Paulo* 16A1: 545–547.

Wan, H. Y., Rhodes, A. C., & St. Clair, S. B. (2014). Fire severity alters plant regeneration patterns and defense against herbivores in mixed aspen forests. *Oikos*, 123(12), 1479–1488. doi:10.1111/oik.01521

Wardle D. A., Bardgett, R. D., Callaway, R. M., & Van der Putten, W. H. (2011). Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses. *Science*, 332(6035), 1273- 1277.

Woodward, F.I. (1987). *Climate and Plant Distribution*. Cambridge University Press, Cambridge. Yamawo, A., J. Tagawa, Y. Hada, & N. Suzuki. (2014). Different combinations of multiple defence traits in an extrafloral nectary-bearing plant growing under various habitat conditions. *J. Ecol.* 102: 238–247.

Zheng, B., Chapman, S.C., Christopher, J.T., Frederiks, T.M., Chenu, K. (2015). Frost trends and their estimated impact on yield in the Australian wheatbelt. *J. Exp. Bot.* 66, 3611–3623. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv163>.