



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E
BIODIVERSIDADE**

RAMON MARQUES MACEDO

**RELAÇÃO HETEROGENEIDADE DA VEGETAÇÃO E
DIVERSIDADE DE ARTRÓPODES PODE SER MODULADA
PELA SAZONALIDADE NO CERRADO**

2025

RAMON MARQUES MACEDO

**RELAÇÃO HETEROGENEIDADE DA VEGETAÇÃO E
DIVERSIDADE DE ARTRÓPODES PODE SER MODULADA
PELA SAZONALIDADE NO CERRADO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia, Conservação e Biodiversidade.

Orientador:

Prof. Dr. Alan Nilo da Costa

UBERLÂNDIA – MG
2025

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

M141r
2025 Macedo, Ramon Marques, 1998-
 Relação heterogeneidade da vegetação e diversidade de artrópodes
 pode ser modulada pela sazonalidade no Cerrado [recurso eletrônico] /
 Ramon Marques Macedo. - 2025.

Orientador: Alan Nilo da Costa.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade.

Modo de acesso: Internet.

Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.di.2025.5162>

Inclui bibliografia.

Inclui ilustrações.

1. Ecologia. I. Costa, Alan Nilo da, 1979-, (Orient.). II. Universidade
Federal de Uberlândia. Programa de Pós-graduação em Ecologia,
Conservação e Biodiversidade. III. Título.

CDU: 574

André Carlos Francisco
Bibliotecário-Documentalista - CRB-6/3408

RAMON MARQUES MACEDO

**RELAÇÃO HETEROGENEIDADE DA VEGETAÇÃO E DIVERSIDADE DE
ARTRÓPODES PODE SER MODULADA PELA SAZONALIDADE NO CERRADO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia, Conservação e Biodiversidade.

Aprovado em 22 de Julho de 2025.

Prof. Dr. Ernane Henrique Monteiro Viera-Neto
Universidade Estadual de Utah (EUA)

Prof. Dr. Lino Abdelnour Zuanon
Universidade Federal de Uberlândia- UFU

Prof. Dr. Alan Nilo da Costa
Universidade Federal de Uberlândia - UFU
(Orientador)

UBERLÂNDIA – MG
2025



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia,
Conservação e Biodiversidade

Av. Pará, 1720, Bloco 2D, Sala 26 - Bairro Umuarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320
Telefone: (34) 3225-8641 - www.ppgeco.ib.ufu.br - ecologia@umuarama.ufu.br



ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de PósGraduação em:	Ecologia, Conservação e Biodiversidade				
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico, número 355, PPGEGB				
Data:	vinte e dois de julho de dois mil e vinte e cinco	Hora de início:	13:07	Hora de encerramento:	15:24
Matrícula do Discente:	12322ECR006				
Nome do Discente:	Ramon Marques Macedo				
Título do Trabalho:	Relação heterogeneidade da vegetação e diversidade de artrópodes pode ser modulada pela sazonalidade no Cerrado				
Área de concentração:	Ecologia				
Linha de pesquisa:	Ecologia aplicada e conservação				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Interações herbívoro-planta e seus impactos sobre a estrutura e dinâmica da vegetação do Cerrado: subsídios para recomposição de ambientes alterados				

Reuniu-se por videoconferência a Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade assim composta pelos doutores: Lino Abdelnour Zuanon - UFU; Ernane Henrique Monteiro Viera Neto - Utah State University e Alan Nilo da Costa - INBIO/UFU, orientador(a) do(a) candidato(a).

Iniciando os trabalhos o(a) presidente da mesa, Dr(a). Alan Nilo da Costa, 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(a) Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o(a) 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):

Aprovado.

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 **Alan Nilo da Costa, Professor(a) do Magistério Superior**, em 22/07/2025, às 15:34, 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 **Lino Abdelnour Zuanon, Usuário Externo**, em 22/07/2025, às 15:45, 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 **Ernane Henrique Monteiro Vieira Neto, Usuário Externo**, em 24/07/2025, às 16:13, 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 **6492852** e o código CRC **E0D98B06**.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao professor Alan, por ter aceitado me orientar e por todo o apoio, paciência e dedicação ao longo dessa jornada. Sua orientação foi essencial para o desenvolvimento deste trabalho.

Aos membros da banca examinadora, agradeço por gentilmente aceitarem o convite e por contribuírem com seu tempo.

Aos colegas de laboratório, Ana, Dani, Dyessica, Eduarda, Emy, Fabio, Leni, Roberta, Taciara, Tamires, Vanessa e Vavá, meu sincero agradecimento pelo companheirismo, pelas conversas e pelo suporte em diferentes momentos do mestrado. Em especial, agradeço à Roberta pela ajuda incansável na triagem dos artrópodes, sem sua dedicação, esse trabalho não teria sido possível. À Dyessica, pelas divertidas e constantes ajudas no campo, que tornaram até os dias mais difíceis mais leves.

Agradeço também ao Alexandre, Lino e Ruthe, pelas conversas, discussões e amizade ao longo desse período.

À Nataly, minha companheira, pelo amor, compreensão e apoio constantes, em campo e em casa. À minha família, mãe, pai, avô, irmãs e irmão, por estarem sempre ao meu lado, mesmo à distância, torcendo por mim e me incentivando.

Aos colegas da pós-graduação, obrigado pelo companheirismo e pela troca de experiências que tornaram essa caminhada mais rica e acolhedora.

Agradeço à FAPEMIG pela concessão da bolsa de estudos.

Por fim, minha profunda gratidão à comunidade científica, a centenas de autores e autoras cujos trabalhos, ideias e dados publicados foram fundamentais para a construção deste estudo. Cada artigo lido e citado representou um alicerce indispensável para esta construção coletiva do conhecimento.

A todos, meu mais profundo agradecimento!

“Tudo que amamos, tudo que conhecemos e tudo aquilo que este trabalho se dedica a compreender existe em um minúsculo e pálido ponto azul perdido na vastidão do cosmos. Estudar o Cerrado, seus ciclos e suas criaturas é lembrar que não estamos separados da natureza. Somos a própria natureza tentando se compreender.”

— *Inspirado em **Pale Blue Dot**, de Carl Sagan*

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	12
2. MATERIAL E MÉTODOS	14
2.1. <i>Área de estudo</i>	14
2.2. <i>Levantamento Florístico</i>	15
2.3. <i>Coleta e Identificação de Artrópodes</i>	16
2.4. <i>Análise dos dados</i>	16
3. RESULTADOS	17
4. DISCUSSÃO	22
5. CONCLUSÃO.....	27
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	27

RESUMO

Macedo, R. M. Relação heterogeneidade da vegetação e diversidade de artrópodes pode ser modulada pela sazonalidade no Cerrado. Dissertação de Mestrado em Ecologia, Conservação e Biodiversidade. UFU. Uberlândia – MG. 29 p. 2025.

Compreender os fatores que moldam a diversidade de artrópodes em ecossistemas sazonais é fundamental para avançar no entendimento dos processos que estruturam as comunidades biológicas. Dois dos principais mecanismos que explicam essa dinâmica são a heterogeneidade ambiental e a sazonalidade climática, que atuam como filtros ecológicos, influenciando diretamente a distribuição, a abundância e a riqueza das espécies. Nesse contexto, este trabalho avaliou como atributos estruturais da vegetação lenhosa: densidade, biomassa e riqueza de espécies, juntamente com a variação sazonal ao longo do ano, afetam a diversidade de artrópodes em uma área de cerrado *sensu stricto*. O estudo foi realizado na Reserva Ecológica do Panga, onde foi estabelecido um gride com 12 parcelas espaçadas por 200m em uma área de cerrado típico. A fauna de artrópodes foi amostrada bimestralmente durante um ano, utilizando coletas padronizadas com rede entomológica de arrasto na vegetação. Paralelamente, a estrutura da vegetação foi caracterizada por meio de um censo florístico em cada parcela, no qual foram registrados todos os indivíduos lenhosos com altura superior a um metro, e os dados obtidos foram utilizados para estimar a densidade, a biomassa aérea e a riqueza de espécies lenhosas por parcela. Os resultados indicam que, de forma geral, a abundância e a riqueza de artrópodes apresentaram forte variação temporal, com aumentos expressivos durante a estação chuvosa (outubro a abril) e quedas acentuadas na estação seca (maio a setembro). A resposta às variações estruturais da vegetação foi menos consistente e restrita a determinados períodos. Parcelas com maior densidade e maior riqueza de plantas lenhosas tenderam a apresentar menor abundância de artrópodes em meses específicos, especialmente nas transições sazonais, sugerindo que a vegetação mais densa e diversificada pode funcionar como uma barreira física, restringindo o deslocamento, a forrageio e a comunicação sensorial dos artrópodes. Por outro lado, a biomassa vegetal exerceu efeitos positivos pontuais sobre a diversidade, particularmente durante a estação chuvosa, quando as condições microclimáticas são mais favoráveis e a oferta de recursos, como abrigo e micro-habitats, se torna mais abundante. Apesar desses efeitos espaciais observados, os padrões sazonais se mostraram preponderantes, com a variação temporal exercendo um papel dominante na regulação da abundância e da riqueza de artrópodes no Cerrado. A elevação expressiva da diversidade durante a estação chuvosa reflete uma resposta direta às melhores condições ambientais, enquanto a estação seca impõe restrições severas, resultando em quedas significativas na atividade e na diversidade das comunidades. Portanto, este trabalho reforça que, em ecossistemas altamente sazonais como o Cerrado, a dinâmica temporal funciona como um filtro ecológico mais robusto do que a heterogeneidade estrutural da vegetação, sendo imprescindível integrar, de forma conjunta, as dimensões espaciais e temporal para compreender os processos que moldam a biodiversidade nesses ambientes.

Palavras-chave: Gradiente estrutural, heterogeneidade ambiental, filtros ecológicos, savana tropical.

ABSTRACT

Macedo, R. M. Relação heterogeneidade da vegetação e diversidade de artrópodes pode ser modulada pela sazonalidade no Cerrado. Master's Dissertation in Ecology, Conservation and Biodiversity. UFU. Uberlândia – MG. 29 p. 2025.

Understanding the drivers of arthropod diversity in seasonal ecosystems is fundamental to advancing our knowledge of the ecological processes that structure biological communities. Two of the main mechanisms that explain this dynamic are environmental heterogeneity and climatic seasonality, which act as ecological filters directly influencing species distribution, abundance, and richness. In this context, this study evaluated how structural attributes of woody vegetation: density, biomass, and species richness, combined with seasonal variation throughout the year, affect the diversity of terrestrial arthropods in a cerrado *sensu stricto* area. The study was conducted at the Reserva Ecológica do Panga, where a grid of 12 plots spaced 200 meters apart was established in a typical Cerrado area. Arthropod fauna was sampled bimonthly over one year using standardized sweep net sampling in the vegetation. Simultaneously, vegetation structure was characterized through a floristic survey in each plot, recording all woody individuals taller than one meter. These data were then used to estimate the density, aboveground biomass, and species richness of woody plants in each plot. The results indicate that, overall, the abundance and richness of terrestrial arthropods showed strong temporal variation, with sharp increases during the rainy season (October to April) and pronounced declines in the dry season (May to September). In contrast, the response to structural variations in vegetation was less consistent and limited to specific periods. Plots with higher density and species richness of woody plants tended to show lower arthropod abundance in certain months, particularly during seasonal transitions, suggesting that denser and more diverse vegetation may act as a physical barrier, restricting arthropod movement, foraging, and sensory communication. On the other hand, plant biomass had occasional positive effects on diversity, particularly during the rainy season when microclimatic conditions are more favorable, and the availability of resources such as shelter and microhabitats is higher. Despite these spatial effects, seasonal patterns proved to be predominant, with temporal variation playing a dominant role in regulating arthropod abundance and richness in the Cerrado. The substantial increase in diversity during the rainy season reflects a direct response to improved environmental conditions, while the dry season imposes severe constraints, resulting in significant reductions in community activity and diversity. Therefore, this study reinforces that, in highly seasonal ecosystems such as the Cerrado, temporal dynamics function as a stronger ecological filter than vegetation structural heterogeneity, highlighting the need to jointly integrate spatial and temporal dimensions to fully understand the processes that shape biodiversity in these environments.

Keywords: Structural gradient, environmental heterogeneity, ecological filters, tropical savanna.

1. INTRODUÇÃO

A heterogeneidade ambiental é reconhecida como um dos principais fatores determinantes da diversidade biológica, moldando a distribuição das espécies e a composição das comunidades em diferentes escalas espaciais e temporais (Kerr & Packer, 1997; Field et al., 2009; Stein et al., 2014; Udy et al., 2021). Em geral, ambientes estruturalmente complexos oferecem uma maior diversidade de nichos ecológicos, ampliando a variedade de habitats, recursos e refúgios, o que favorece a coexistência de espécies e minimiza a competição (MacArthur, 1965; Ricklefs, 1977; Stein et al., 2014). Essa complexidade ambiental pode ser modulada por fatores abióticos como clima, solo e topografia, além de fatores bióticos, incluindo composição florística e estrutura da vegetação, determinando diferentes regimes de disponibilidade de recursos e condições ecológicas locais (Stein et al., 2014). A multiplicidade de condições geradas por essa variabilidade ambiental resulta na formação de microambientes que suportam a especialização de espécies com diferentes requisitos ecológicos (Brouat et al., 2004). Dessa forma, torna-se essencial compreender de que maneira essa variedade de condições ambientais influencia a organização e a estrutura das comunidades.

A estrutura da vegetação desempenha um papel decisivo na modulação da diversidade local de artrópodes, influenciando diretamente a organização e composição dessas comunidades. Ambientes com elevada diversidade estrutural oferecem múltiplos habitats e variadas opções alimentares, promovendo a segregação espacial e facilitando a coexistência de diferentes espécies (Tews et al., 2004). No entanto, ambientes com estrutura excessivamente densa podem impor limitações físicas significativas aos artrópodes, dificultando sua mobilidade e reduzindo a eficiência na busca por recursos essenciais (Randlkofer et al., 2010). Além disso, a densidade estrutural elevada pode dificultar a comunicação química e visual entre os artrópodes, alterando comportamentos fundamentais como reprodução e forrageamento.

Portanto, a estrutura vegetal poderia atuar tanto como um fator promotor quanto limitante da diversidade local, dependendo das condições específicas do ambiente.

Por sua vez, a heterogeneidade temporal da vegetação associada às mudanças sazonais também pode exercer influência sobre os padrões de diversidade biológica, ocorrendo especialmente em regiões com sazonalidade climática pronunciada (Tonkin et al., 2017). Eventos fenológicos como perda de folhas, floração e frutificação alteram sazonalmente a disponibilidade de recursos e habitats, influenciando diretamente a dinâmica ecológica das comunidades (Caparros-Santiago et al., 2021). Durante períodos úmidos, a maior abundância e diversidade de recursos proporciona condições favoráveis para a manutenção de populações elevadas e comunidades mais diversas (Marquis et al., 2002). Em contrapartida, períodos secos são caracterizados por limitações muitas vezes severas, incluindo escassez de alimentos, redução dos habitats disponíveis e aumento das pressões ecológicas, como competição e predação (Wolda, 1988; Marquis et al., 2002). Essa dinâmica temporal complexa sugere que a variação sazonal pode ser um fator determinante na estruturação das comunidades biológicas.

O Cerrado representa um sistema ideal para investigar como a interação entre heterogeneidade espacial e temporal pode afetar a diversidade biológica, devido à alta variabilidade estrutural e sua acentuada sazonalidade climática, respectivamente (Hoffmann et al., 2012). Este bioma é caracterizado por um mosaico de fisionomias, onde a vegetação resulta de um balanço entre componentes herbáceos e lenhosos, que variam em abundância e dominância ao longo da paisagem (Ribeiro & Walter, 2008). Além disso, a forte sazonalidade provoca alterações marcantes nos recursos ambientais, como na disponibilidade hídrica, luz solar e nutrientes, afetando diretamente a estrutura das comunidades locais (Marquis et al., 2002; Rabeling et al., 2019). Alguns estudos documentaram mudanças significativas na composição das comunidades biológicas associadas às flutuações sazonais típicas deste bioma (Pinheiro et al., 2002; Silva et al., 2011). Diante desse contexto, torna-se relevante avaliar como

essas dinâmicas espaciais e temporais interagem para moldar a diversidade biológica do Cerrado.

Neste trabalho, investigamos como a heterogeneidade estrutural da vegetação influencia a diversidade de artrópodes em uma área de cerrado sensu stricto. Para isso, monitoramos artrópodes em parcelas que apresentam gradientes estruturais distintos, desde áreas abertas dominadas por vegetação herbácea até áreas mais fechadas com predominância de vegetação lenhosa. Realizamos coletas bimensais, permitindo avaliar a influência de fatores sazonais na diversidade observada. Nossas hipóteses são que (i) a complexidade estrutural da vegetação lenhosa afete a diversidade de artrópodes, (ii) mas que esse efeito varia sazonalmente. Especificamente, esperamos que o aumento da heterogeneidade tenha um efeito positivo sobre a diversidade, com efeito mais acentuado na estação chuvosa, quando a disponibilidade de recursos é maior, e menos pronunciada na estação seca, quando a limitação de recursos pode restringir a diversidade da comunidade.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Ecológica do Panga (REP), localizada no município de Uberlândia, Minas Gerais (19°10'51"S, 48°23'30"W). O clima na região é categorizado como subtropical (Alvares et al., 2013), com duas estações bem definidas: uma seca, de maio a setembro, e outra chuvosa, de outubro a abril. A temperatura média anual varia entre 22 e 24 °C, com pluviosidade anual acumulada entre 1300 e 1600 mm. A reserva é um remanescente de Cerrado, que possui uma vegetação que se distingue por sua diversidade estrutural e florística que varia ao longo da paisagem. A fisionomia predominante na área de estudo é o cerrado sensu stricto, que varia em função da densidade da vegetação lenhosa entre cerrado ralo, o cerrado

típico e o cerrado denso (Figura 1; Ribeiro & Walter, 1998). No cerrado ralo, há baixa cobertura arbórea (< 20%), predominando gramíneas e arbustos esparsos, o que confere um aspecto mais aberto ao ambiente. Já o cerrado típico teria uma densidade intermediária de arbustos e árvores pequenas (cobertura aprox. 50%). Por fim, o cerrado denso seria a savana com vegetação lenhosa mais adensada (cobertura > 60%), resultando em uma vegetação mais fechada com pouca ou nenhuma presença de gramíneas.

2.2. Levantamento Florístico

Em uma área representativa do cerrado sensu stricto foi estabelecido um gride composto por 12 parcelas de 10 x 10 m, separadas por uma distância de 200 m (Figura 1). A localização e distância entre as parcelas foi determinado propositalmente para que a vegetação apresentasse perceptível variação ao longo do gride. Em cada parcela, realizamos um censo florístico, no qual registramos todas as plantas lenhosas (arbustos e árvores) com altura superior a 1 m. Para cada indivíduo, mediu-se a altura total e o diâmetro do tronco a 30 cm do solo. A biomassa da parte aérea (AGB, em kg) foi estimada a partir do diâmetro do tronco a 30 cm do solo (DAP, em cm) e da altura total da planta (H, em m), utilizando a equação alométrica $\ln(AGB) = -2.6538 + 0.8786 \cdot \ln(DAP^2 \cdot H)$ conforme proposta por Pinheiro et al. (2008) e aplicada para fisionomias savânicas do Cerrado (Miranda et al., 2014).

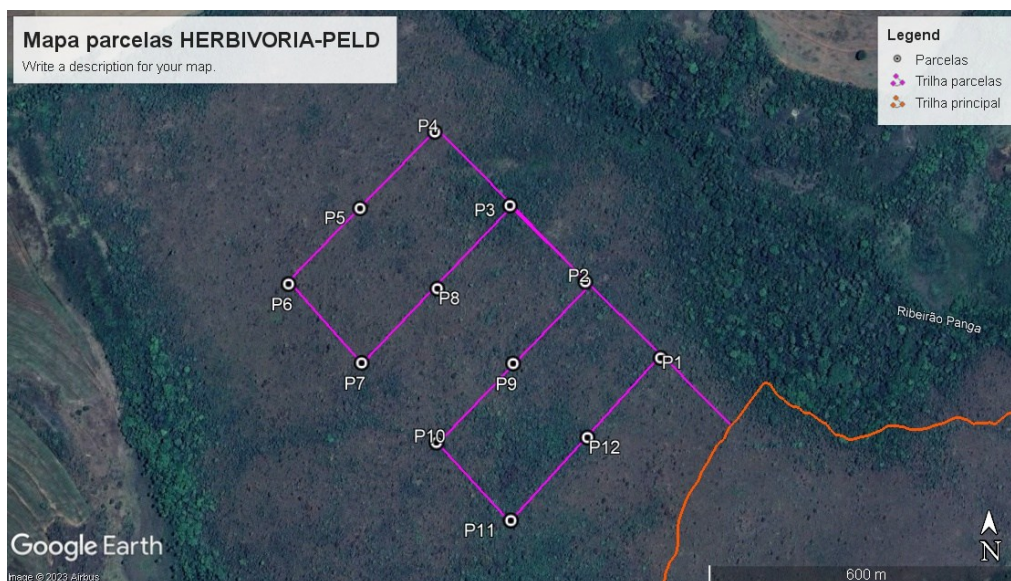


Figura 1. Grid de parcelas estabelecido em área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia-MG.

2.3. Coleta e Identificação de Artrópodes

A diversidade de artrópodes predadores foi medida por meio de coletas generalistas realizadas com uma rede entomológica de arrasto (puçá). A coleta foi padronizada com 100 batimentos de rede na vegetação ao redor cada parcela, em uma faixa entre 0,5–1,5 m de altura. As coletas foram efetuadas bimensalmente ao longo de 12 meses (totalizando seis campanhas) e ocorreram em dias ensolarados, no período de maior atividade dos artrópodes no ambiente entre 9h e 16h. Os indivíduos coletados foram acondicionados em álcool 70% e no laboratório os espécimes adultos foram separados em morfoespécie e identificados até o nível de ordem.

2.4. Análise dos dados

Para avaliar os efeitos da estrutura da vegetação lenhosa sobre a diversidade de artrópodes ao longo do tempo, ajustamos modelos lineares generalizados (GLMs) com distribuição binomial negativa utilizando a função `glm.nb` do pacote MASS. Cada variável estrutural (densidade, biomassa e riqueza de plantas lenhosas) foi padronizada com z-score e testada separadamente como preditora da abundância e da riqueza de artrópodes, para cada

período de coleta e para o total acumulado. Modelos com distribuição Poisson foram inicialmente ajustados, mas testes diagnósticos com o pacote DHARMA (`testDispersion()`) revelaram superdispersão significativa em 39 dos 42 modelos, tornando-os inadequados. A escolha da família binomial negativa foi validada pela ausência de superdispersão e pela uniformidade dos resíduos, além de apresentar redução do AIC em 39 modelos ($\Delta\text{AIC} > 2$).

Adicionalmente, ajustamos modelos lineares mistos generalizados (GLMMs) com distribuição binomial negativa (via pacote `glmmTMB`) para avaliar os efeitos conjuntos dos atributos estruturais e do tempo (fator com seis níveis) sobre a diversidade de artrópodes, incluindo a identidade da parcela como efeito aleatório. Essa abordagem permitiu isolar os efeitos marginais do tempo ao controlar a variação espacial. Os coeficientes dos modelos, com intervalos de confiança de 95%, foram extraídos utilizando a função `tidy()` do pacote `broom` (Robinson & Hayes, 2021), e os efeitos marginais foram obtidos com o pacote `ggeffects`. A incerteza dos coeficientes foi representada por intervalos de confiança de 95%, e os resultados foram visualizados por meio de gráficos de coeficientes e efeitos marginais com o pacote `ggplot2`.

3. RESULTADOS

No total, coletamos 8.222 artrópodes adultos, distribuídos em 1.264 morfoespécies pertencentes a 17 ordens taxonômicas. Entre os grupos amostrados, as com maiores valores de abundância e riqueza foram Hymenoptera, Hemiptera, Araneae, Diptera, Coleoptera e Orthoptera, enquanto Odonata, Opiliones, Pseudoscorpiones e Siphonaptera tiveram apenas um indivíduo coletado (Figura 2). Ao longo das seis coletas realizadas, os dados obtidos indicam que a diversidade de artrópodes apresenta uma variação espaço-temporal (Figura 3). No geral, a abundância total variou entre 532 e 816 indivíduos coletados por parcela (média = $685,2 \pm$

46,9 IC), enquanto a riqueza total variou entre 252 e 319 morfoespécies por parcela (média = $287,7 \pm 11,6$ IC). Temporalmente, a abundância total variou de 693 a 2.537 indivíduos por coleta (média = $1.370,3 \pm 528,5$ IC), enquanto a riqueza total variou entre 239 e 648 morfoespécies por coleta (média = $426,7 \pm 164,8$ IC).

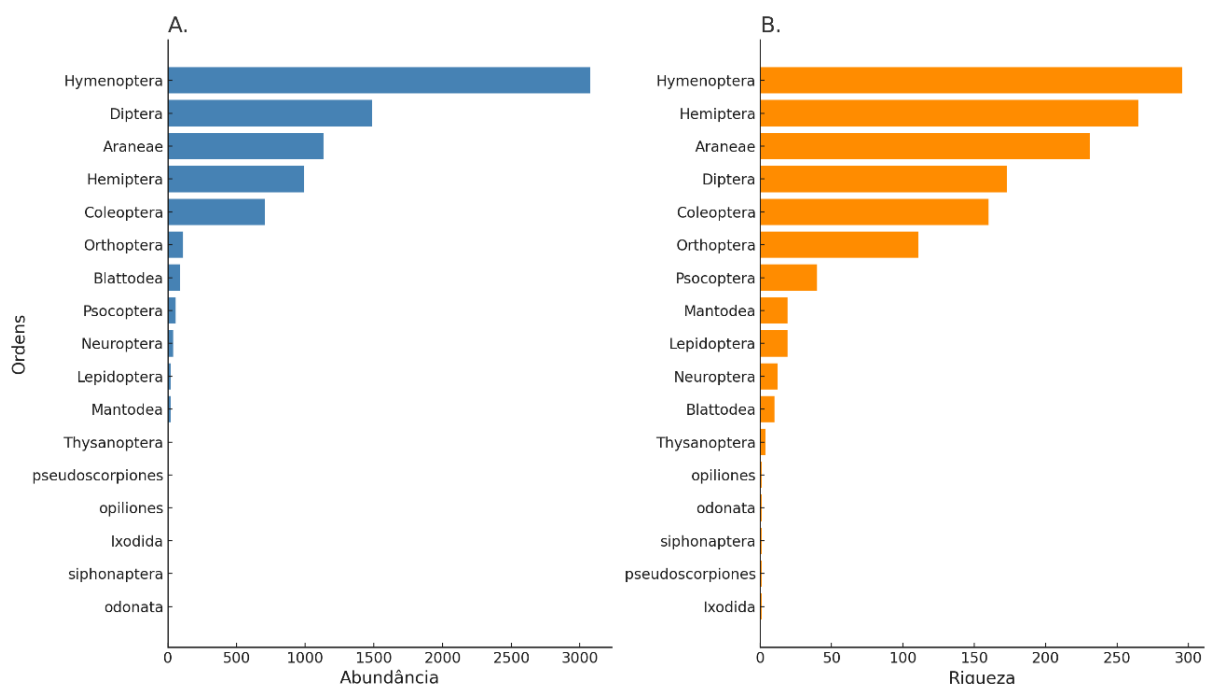


Figura 2: Abundância (A) e riqueza (B) de morfoespécies de artrópodes por ordem taxonômica, coletados entre agosto de 2023 e junho de 2024 em uma área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do Panga.

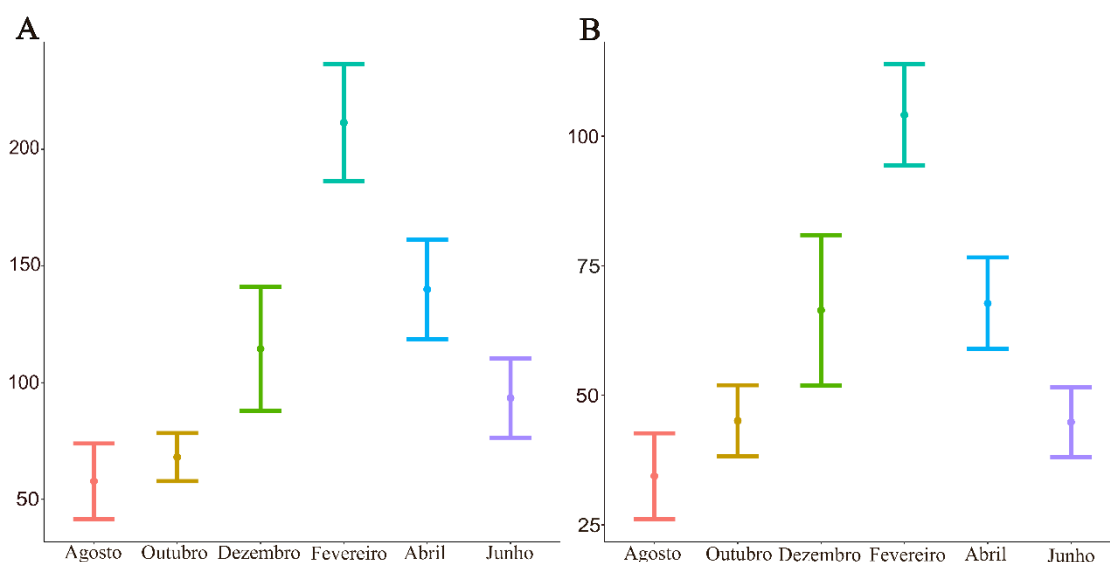


Figura 3: Variação temporal na abundância (A) e riqueza de morfoespécies (B) de artrópodes coletados entre agosto de 2023 e junho de 2024 em uma área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do Panga. Pontos indicam a média e os alteres indicam intervalo de confiança de 95%.

Os modelos lineares generalizados com distribuição binomial negativa evidenciaram que a variação espacial da estrutura da vegetação lenhosa pode ter efeitos sobre a abundância e a riqueza de artrópodes, mas esse efeito difere entre distintas épocas do ano (Tabela 1). No geral, nós encontramos que a densidade de plantas lenhosas exerceu efeito significativo e negativo sobre a abundância total de artrópodes, indicando que parcelas com vegetação mais densa tendem a abrigar menos artrópodes (Fig. 4A). Contudo, analisando-se as diferentes coletas separadamente, esse efeito negativo se manteve apenas nos meses de agosto de 2023 e fevereiro de 2024 (Fig. 4A). Em contrapartida, a densidade de plantas lenhosas não apresentou efeito sobre a riqueza total de espécies de artrópodes, sendo observado efeito significativo e positivo apenas no mês de abril (Fig. 4B). Já a biomassa de plantas lenhosas não apresentou efeito sobre a abundância total ou a riqueza total de artrópodes, ocorrendo efeito significativo e positivo exclusivamente no mês de dezembro (Fig. 4C, D). Por fim, a riqueza de plantas lenhosas apresentou efeito significativo e negativo sobre a abundância total de artrópodes, com as parcelas com vegetação mais rica tendendo a abrigar menos artrópodes (Fig. 4E). O mesmo

padrão se repetiu nas coletas realizadas nos meses de dezembro de 2023 e fevereiro de 2024 (Fig. 4E). Porém, nenhum efeito foi observado da riqueza de plantas lenhosas sobre a riqueza total de artrópodes, sendo encontrado efeito significativo e negativo apenas no mês de dezembro (Fig. 4F).

Tabela 1: Efeitos dos atributos estruturais da vegetação (densidade, biomassa e riqueza de plantas lenhosas) sobre a abundância e a riqueza de artrópodes ao longo do ciclo anual no Cerrado *sensu stricto*. Valores correspondem aos coeficientes dos modelos lineares generalizados com distribuição binomial negativa (coeficiente) e seus respectivos valores de significância (p). Modelos foram ajustados separadamente para cada bimestre e para o total agregado. Valores em negrito indicam efeitos estatisticamente significativos ($p < 0,05$).

Tempo	Variáveis estruturais da vegetação					
	Densidade		Biomassa		Riqueza de Plantas	
	Coeficiente	p	Coeficiente	p	Coeficiente	p
<i>Abundância de Artrópodes</i>						
Agosto	-0,223	0,045	-0,130	0,312	-0,189	0,119
Outubro	-0,099	0,129	-0,077	0,255	-0,039	0,574
Dezembro	-0,161	0,086	0,170	0,047	-0,218	0,009
Fevereiro	-0,132	0,001	-0,008	0,878	-0,116	0,007
Abril	0,046	0,501	0,036	0,597	-0,020	0,768
Junho	-0,064	0,412	0,040	0,614	0,005	0,946
Total agregado	-0,094	0,001	0,027	0,439	-0,093	0,001
<i>Riqueza de Artrópodes</i>						
Agosto	-0,110	0,325	-0,068	0,555	-0,084	0,458
Outubro	0,026	0,720	-0,011	0,879	0,068	0,322
Dezembro	-0,164	0,061	0,174	0,026	-0,187	0,024
Fevereiro	-0,040	0,311	-0,028	0,490	-0,044	0,261
Abril	0,103	0,038	0,054	0,340	0,065	0,245
Junho	0,004	0,945	0,037	0,562	0,063	0,317
Total agregado	-0,023	0,265	0,024	0,242	-0,016	0,442

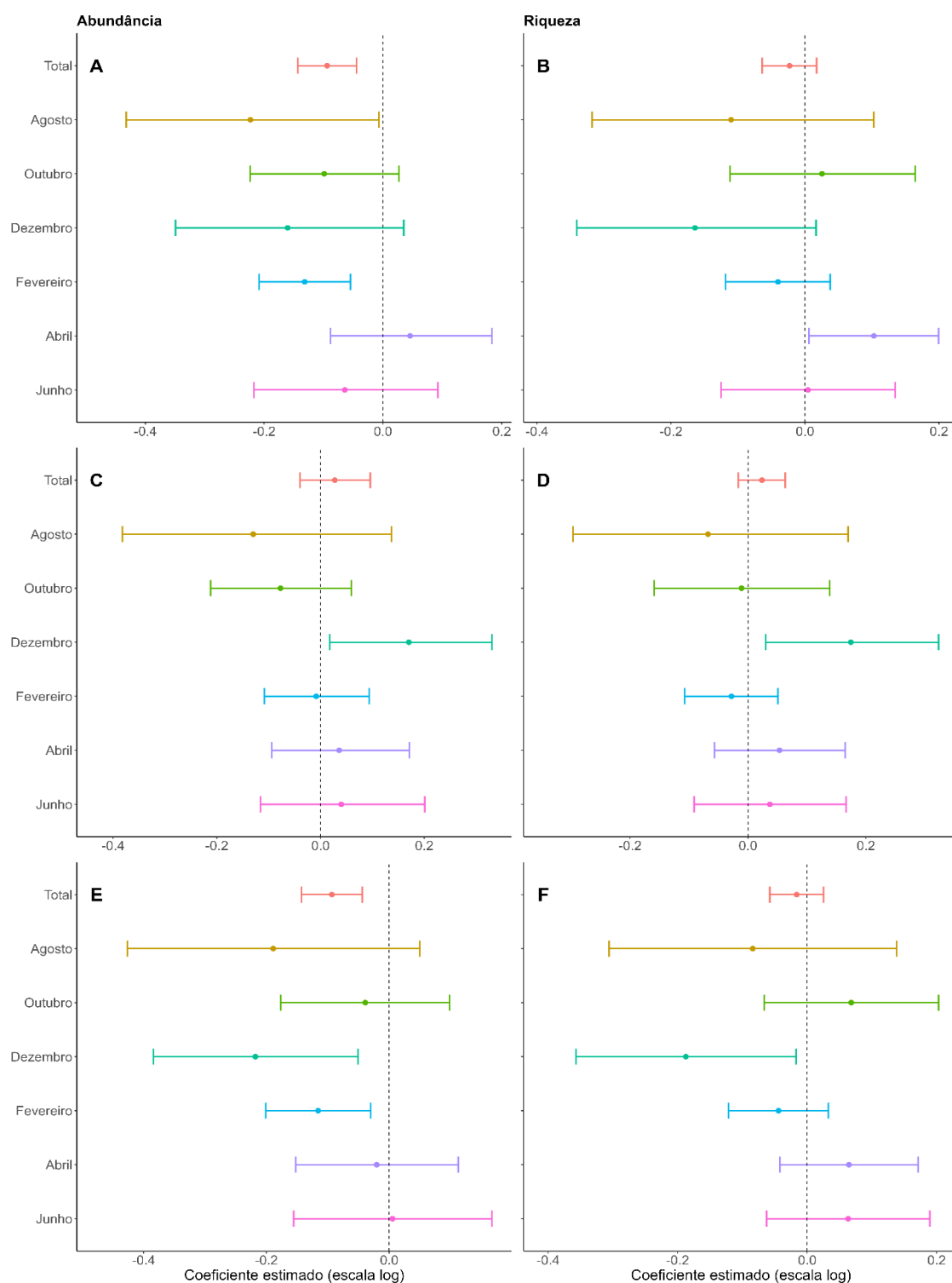


Figura 4. Efeitos da densidade (A e B), biomassa (C e D) e riqueza (E e F) de plantas lenhosas sobre a abundância (coluna da esquerda) e a riqueza de morfoespécies (coluna da direita) de artrópodes coletados entre agosto de 2023 e junho de 2024 em uma área de *sensu stricto* na Reserva Ecológica do Panga. Os dados são apresentados por mês e pelo total agregado dos dados. Pontos representam os coeficientes estimados por modelos lineares generalizados com distribuição binomial negativa e os alteres indicam os intervalos de confiança de 95%. A linha tracejada indica ausência de efeito.

Embora os modelos univariados tenham indicado que certos atributos da vegetação influenciam a diversidade de artrópodes em períodos específicos, a inclusão simultânea das variáveis estruturais e do tempo nos modelos mistos (GLMMs) revelou um padrão diferente. Quando considerada a totalidade dos dados e controlado o efeito de parcela, o fator tempo emergiu como o principal preditor da abundância e riqueza de artrópodes, com aumentos significativos entre outubro e abril ($p < 0.001$; Fig 5). Já os efeitos da biomassa, densidade e riqueza de plantas lenhosas não foram estatisticamente significativos nesse modelo conjunto, sugerindo que a dinâmica sazonal explica de forma mais consistente a variação observada do que a heterogeneidade espacial da vegetação nesse contexto.

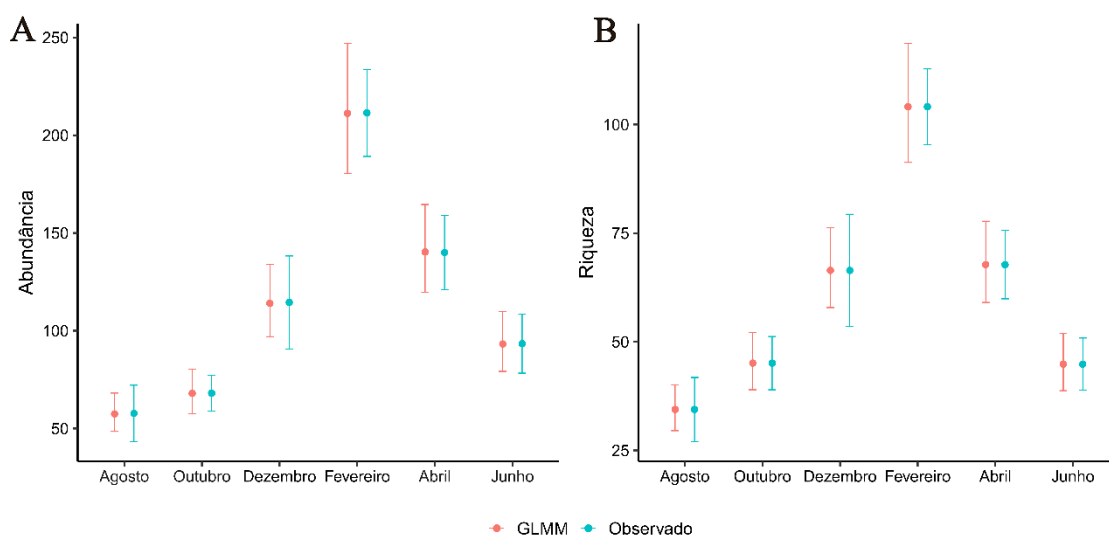


Figura 5. Comparação entre os valores médios observados e os valores previstos pelos modelos lineares mistos generalizados (GLMMs) para a abundância (A) e a riqueza de morfoespécies (B) de artrópodes coletados entre agosto de 2023 e junho de 2024 em uma área de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do Panga. As estimativas do GLMM refletem os efeitos marginais do fator tempo, ajustados por parcela como efeito aleatório. Os pontos representam as médias mensais observadas por parcela, enquanto os alteres indicam intervalos de confiança de 95%.

4. DISCUSSÃO

A importância da heterogeneidade ambiental para a diversidade animal é amplamente reconhecida para diversos grupos animais em ecossistemas terrestres, mesmo existindo certos resultados conflitantes (Tews et al., 2004; Stein et al., 2014). Contudo, poucos estudos tentaram entender a relação heterogeneidade-diversidade com mais profundidade com foco na comunidade de artrópodes, principalmente em ambientes naturais. Além disso, não sabemos claramente como essa relação pode ser modulada por fatores temporais como a sazonalidade. Os resultados deste trabalho indicam que a diversidade de artrópodes pode depender de certos atributos estruturais da vegetação no Cerrado. No entanto, essa relação não seguiu o padrão esperado, ocorrendo efeitos tanto positivos quanto negativos da heterogeneidade da vegetação sobre a diversidade de artrópodes. Outro aspecto relevante observado foi que esses efeitos tendem a não ser consistentes ao longo do tempo, com a sazonalidade emergindo como o principal fator e se sobrepondo aos efeitos associados à heterogeneidade estrutural da vegetação. Esses achados nos ajudam a compreender como fatores espaciais e temporais podem atuar e interagir para estruturar as comunidades de artrópodes, especialmente em ecossistemas marcadamente sazonais como o Cerrado.

Diversos estudos têm demonstrado que a maior heterogeneidade estrutural do ambiente tende a promover a diversidade animal (e.g., Gunnarsson, 1992; Tews et al., 2004; Randlkofer et al., 2010; Stein et al., 2014). Contudo, contrariando essa expectativa, nossos resultados revelaram que densidades elevadas de plantas lenhosas podem reduzir a abundância local de artrópodes, indicando limites para esses benefícios estruturais na comunidade de artrópodes. Um mecanismo explicativo seria a barreira física imposta por vegetações densas, que podem restringir a mobilidade e o acesso dos artrópodes a recursos essenciais, diminuindo sua eficiência forrageadora (Randlkofer et al., 2010). Além disso, densidades elevadas de plantas podem prejudicar a comunicação visual e química, essenciais para comportamentos reprodutivos e alimentares em diversos grupos de artrópodes (Denno et al., 2002; Obermaier et

al., 2008). Essa interferência resultaria na redução na capacidade exploratória dos artrópodes predadores e generalistas, diminuindo sua eficiência ecológica (Cours et al., 2021). Outros estudos recentes confirmam que ambientes densamente estruturados podem atuar como filtros ambientais, afetando negativamente a abundância e a atividade de artrópodes predadores e herbívoros (Sanders et al., 2008; Randlkofer et al., 2010). Dessa forma, nossos resultados reforçam a ideia de um limiar estrutural, a partir do qual incrementos adicionais na densidade vegetal podem tornar-se desfavoráveis para a diversidade de artrópodes.

De forma semelhante, encontramos efeitos negativos da riqueza da vegetação sobre a abundância de artrópodes, especialmente em certos momentos específicos do ano. Esse padrão pode ser explicado pela hipótese da diluição de recursos, na qual o aumento da diversidade de plantas pode reduzir a concentração relativa de recursos específicos, necessários para algumas espécies de artrópodes (Root, 1973; Barbosa et al., 2009). Ao dispersar os recursos alimentares entre muitas espécies vegetais diferentes, a riqueza vegetal pode dificultar o desenvolvimento populacional dos artrópodes especializados que dependem de recursos específicos (Siemann et al., 1998). Além disso, essa dispersão de recursos pode incrementar o tempo e o esforço despendido na busca de alimento, reduzindo assim a eficiência energética e reprodutiva desses organismos (Andow, 1991; Barbosa et al., 2009). Essa hipótese já foi comprovada em diversas interações inseto-planta, onde uma maior riqueza vegetal resultou em menores densidades populacionais de insetos herbívoros especialistas (Root, 1973; Barbosa et al., 2009; Haddad et al., 2001). Portanto, nossos resultados ressaltam que efeitos positivos da diversidade vegetal sobre artrópodes não são universais e devem ser interpretados considerando-se as particularidades ecológicas das espécies envolvidas e dos recursos disponíveis.

Diferentemente dos padrões negativos encontrados para a densidade e riqueza de plantas lenhosas, a biomassa apresentou efeitos positivos sobre a diversidade de artrópodes, mas

também restrito apenas ao mês de dezembro (meados da estação chuvosa). Esse padrão sugere que os benefícios estruturais proporcionados pela biomassa vegetal, como oferta de recursos alimentares e variados micro-habitats, são condicionados à ocorrência de condições ambientais favoráveis (Basset et al., 2008; Lassau et al., 2005). Estruturas como cavidades, galhos mortos e acúmulos foliares funcionam como refúgios térmicos, locais de reprodução e abrigo contra predadores, sendo especialmente relevantes durante períodos de alta produtividade primária (Lawton, 1983; Lassau et al., 2005). Estudos anteriores em florestas tropicais e savanas já documentaram que a estrutura vertical da vegetação influencia fortemente a distribuição e a atividade de artrópodes, mas que essa influência é mediada pela disponibilidade de recursos e pelas variações microclimáticas entre estações (Basset et al., 2008; Udy et al., 2021). Entretanto, nossos dados indicam que tais benefícios são altamente dependentes das condições microclimáticas e da disponibilidade temporal de recursos, mostrando-se instáveis ao longo do ano. Assim, os efeitos da biomassa sobre a diversidade de artrópodes parecem depender de condições ambientais favoráveis, como as que ocorrem na estação chuvosa, reforçando a importância de considerar a variação temporal ao interpretar os efeitos estruturais da vegetação em ecossistemas sazonais como o Cerrado.

A predominância dos efeitos da sazonalidade sobre a estrutura da vegetação indica que processos temporais podem exercer uma influência predominante na dinâmica ecológica das comunidades de artrópodes. Essa suposição seria principalmente correta para ecossistemas que possuem uma sazonalidade pronunciada, como observado no Cerrado. O aumento expressivo na abundância e riqueza observado durante a estação chuvosa é consistente com padrões previamente documentados para outros grupos de insetos, relacionados ao incremento significativo na produção primária e à maior disponibilidade de recursos alimentares (Pinheiro et al., 2002; Marquis et al., 2002; Vasconcelos et al., 2009). Contrariamente, períodos secos impõem restrições severas, devido à escassez hídrica e à redução drástica dos recursos

disponíveis, resultando em menor atividade e diversidade dos artrópodes (Wolda, 1988; Queiroz et al., 2023). Estes resultados reforçam a noção de que, em ecossistemas de savana, a sazonalidade climática funcionaria como um filtro ecológico mais consistente e decisivo para a fauna do que fatores estruturais espaciais. Portanto, integrar a dimensão temporal é fundamental para explicar adequadamente os padrões ecológicos observados em comunidades tropicais sazonais, destacando a relevância da variação sazonal como determinante principal desses padrões.

Os resultados deste estudo deixam claro a existência de efeitos da heterogeneidade espacial da vegetação sobre a diversidade de artrópodes no Cerrado. Mais que isso, esses efeitos são fortemente modulados pelas variações temporais nas condições ambientais. Embora atributos como densidade, biomassa e riqueza de plantas possam afetar a diversidade em determinados períodos, sua influência perde força quando considerada no contexto da dinâmica temporal anual, dominada pela sazonalidade. Essa constatação reforça que padrões espaciais e temporais não operam de forma isolada, mas sim interdependente, configurando filtros ecológicos complementares. Estudos focados exclusivamente em gradientes espaciais podem subestimar ou distorcer a influência de atributos estruturais caso desconsiderem a modulação exercida pelas variações temporais, especialmente em ambientes tropicais com forte sazonalidade (Marquis et al., 2002; Tonkin et al., 2017). Portanto, a adoção de modelos e delineamentos que integrem explicitamente essas duas dimensões — espaço e tempo — não é apenas desejável, mas essencial para uma compreensão robusta dos processos ecológicos que moldam a biodiversidade. Nossos dados corroboram e fortalecem esse entendimento, demonstrando empiricamente que os efeitos estruturais da vegetação são altamente contextuais, modulados pela variação temporal e não se sustentam de maneira isolada ao longo do ciclo anual. Assim, nossos dados oferecem uma contribuição robusta para reforçar a premissa de que qualquer

análise ecológica em ambientes sazonais deve considerar, de forma conjunta e integrada, os efeitos da heterogeneidade espacial e das oscilações temporais.

5. CONCLUSÃO

Nossos resultados demonstram que a diversidade de artrópodes no cerrado *sensu stricto* é modulada por uma interação entre atributos estruturais da vegetação e a variação sazonal ao longo do ano. Embora a densidade e a riqueza de plantas lenhosas tenham exercido efeitos negativos sobre a abundância de artrópodes em períodos específicos, e a biomassa tenha promovido efeitos positivos pontuais, a sazonalidade emergiu como o principal fator regulador da abundância e riqueza na escala anual. A elevação expressiva da diversidade durante a estação chuvosa evidencia que os filtros temporais são mais consistentes e determinantes do que os efeitos isolados da heterogeneidade estrutural. Portanto, nossos resultados reforçam que, em ecossistemas altamente sazonais como o Cerrado, é imprescindível integrar, de forma explícita, as escalas espaciais e temporal para compreender os mecanismos que estruturam as comunidades biológicas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andow, D. A. (1991). Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology*, 36, 561–586. doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.003021
- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. L. M., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711–728. DOI: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- Barbosa, P., Hines, J., Kaplan, I., Martinson, H., Szczepaniec, A., & Szendrei, Z. (2009). Associational resistance and associational susceptibility: having right or wrong neighbors. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 1–20. https://doi.org/10.1146/a-nnurev.ecolsys.110308.120242

Basset, Y., Aberlenc, H.-P., Barrios, H., Curletti, G., Béranger, J.-M., Vesco, J.-P., Causse, P., Haug, A., Hennion, A.-S., Lesobre, L., Marquès, F., & O'Meara, R. (2008). Stratification and diel activity of arthropods in a lowland rainforest in Gabon. *Biological Journal of The Linnean Society*, 72(4), 585–607. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2001.tb01340.x>

Brouat, C., Chevallier, H., Meusnier, S., Noblecourt, T., & Rasplus, J. Y. (2004). Specialization and habitat: spatial and environmental effects on abundance and genetic diversity of forest generalist and specialist Carabus species. *Molecular Ecology*, 13, 1815–1826. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02206.x>

Caparros-Santiago, J. A., Rodriguez-Galiano, V., & Dash, J. (2021). Land surface phenology as indicator of global terrestrial ecosystem dynamics: A systematic review. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 171, 330–347. <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2020.11.019>

Cours, J., Nageleisen, L.-M., Touffait, R., Schmuck, H., & Brault, S. (2021). Oviposition preference of the forest cockchafer (*Melolontha hippocastani* Fabr. 1801) at the stand scale depends on oak proportion, canopy openness and ground accessibility. *Annals of Forest Science*, 78(2), 1–13. <https://doi.org/10.1007/s13595-021-01066-z>

Denno, R.F., Gratton, C., Peterson, M.A., Langellotto, G.A., Finke, D.L. and Huberty, A.F. (2002). Bottom-up forces mediate natural-enemy impact in a phytophagous insect community. *Ecology*, 83: 1443-1458. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1443:BUFMNE-\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1443:BUFMNE-]2.0.CO;2)

Field, R., Hawkins, B. A., Cornell, H. V., Currie, D. J., Diniz-Filho, J. A. F., Guégan, J. F., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., O'Brien, E. M., & Turner, J. R. G. (2009). Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography*, 36(1), 132–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01963.x>

Gunnarsson, B. (1992). Fractal dimension of plants and body size distribution in spiders. *Functional Ecology*, 6(6), 636–641. <https://doi.org/10.2307/2389957>

Haddad, N. M., Tilman, D., Haarstad, J., Ritchie, M., & Knops, J. M. H. (2001). Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: a field experiment. *The American Naturalist*, 158(1), 17–35. <https://doi.org/10.1086/320866>

Hoffmann, W. A., Geiger, E. L., Gotsch, S. G., Rossatto, D. R., Silva, L. C. R., Lau, O. L., Haridasan, M., & Franco, A. C. (2012). Ecological thresholds at the savanna–forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters*, 15(7), 759–768. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01789.x>

Kerr, J. T., & Packer, L. (1997). Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature*, 385, 252–254. DOI: 10.1038/385252a0

Lassau, S. A., Hochuli, D. F., Cassis, G., & Reid, C. A. M. (2005). Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently? *Diversity and Distributions*, 11(1), 73–82. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00124.x>

Lawton, J. H. (1983). Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 28, 23–39. doi.org/10.1146/annurev.en.28.010183.000323

MacArthur, R. H. (1965). Patterns of species diversity. *Biological Reviews*, 40(4), 510–533. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1965.tb00815.x>

Marquis, R. J., Diniz, I. R., & Morais, H. C. (2002). Interaction of cerrado plant species with herbivores: unique or typical? In: Oliveira, P. S. & Marquis, R. J. (Eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (pp. 306–328). Columbia University Press.

Miranda, A. C., Bustamante, M. M. C., & Miranda, H. S. (2014). Allometric equations for estimating the biomass of Brazilian savanna vegetation types. *Biota Neotropica*, 14(2), 1–7. <https://doi.org/10.1590/1676-06032013008413>

Obermaier, E., Heisswolf, A., Poethke, H.J., Randlkofer, B., & MEINERS, T. (2008). Plant architecture and vegetation structure: Two ways for insect herbivores to escape parasitism. *EJE*, 105(2), 233–240. doi: 10.14411/eje.2008.033

Pinheiro, E. S. (2008). *Análises Ecológicas e Sensoriamento Remoto Aplicados à Estimativa de Fitomassa de Cerrado na Estação Ecológica de Assis*. SP. São Carlos, SP, Brazil: Universidade de São Paulo.

Pinheiro, F., Diniz, I. R., Coelho, D., & Bandeira, M. P. S. (2002). Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology*, 27, 132–136. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2002.01165.x>

Queiroz, A. C. M., Marques, T. G., Ribas, C. R., Cornelissen, T. G., Nogueira, A., Schmidt, F. A., Feitosa, R. M., Sobrinho, T. G., Quinet, Y., Baccaro, F. B., Ulysséa, M. A., Vargas, A. B., Morini, M. S. C., Souza, J. L. P., Paolucci, L. N., Dáttilo, W., Del-Claro, K., Lange, D., Santos, J. C. ... Diehl-Fleig, E. (2023). Ant diversity decreases during the dry season: A meta-analysis of the effects of seasonality on ant richness and abundance. *Biotropica*, 55, 29–39. <https://doi.org/10.1111/btp.13158>

Rabeling, S. C., Le Lim, J., Tidon, R., Neff, J. L., Simpson, B. B., & Pawar, S. (2019). Seasonal variation of a plant-pollinator network in the Brazilian Cerrado: Implications for community structure and robustness. *PLoS ONE*, 14(12), e0224997. DOI: 10.1371/journal.pone.0224997

Randlkofer, B., Obermaier, E., Hilker, M., & Meiners, T. (2010). Vegetation complexity—The influence of plant species diversity and plant structure on plant chemical complexity and arthropods. *Basic and Applied Ecology*, 11(5), 383–395. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.03.003>

Ribeiro, J. F., & Walter, B. M. T. (2008). As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In S. M. Sano, S. P. Almeida, & J. F. Ribeiro (Eds.), *Cerrado: Ecologia e flora* (pp. 153–188). Embrapa Cerrados.

Ricklefs, R. E. (1977). Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *The American Naturalist*, 111(978), 376–381.

Robinson, D., & Hayes, A. (2021). *Broom: Convert statistical analysis objects into tidy tibbles*. R package version 0.7.11.

Root, R.B. (1973), Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (*Brassica Oleracea*). *Ecological Monographs*, 43: 95-124. <https://doi.org/10.2307/1942161>

Sanders, Dirk & Nickel, Herbert & Grützner, Thomas & Platner, Christian. (2008). Habitat structure mediates top-down effects of spiders and ants on herbivores. *Basic and Applied Ecology*. 9. 152-160. 10.1016/j.baae.2007.01.003.

Siemann, E., Tilman, D., Haarstad, J., & Ritchie, M. (1998). Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. *The American Naturalist*, 152(5), 738–750. <https://doi.org/10.1086/286204>

Silva, N. A. P., Frizzas, M. R., & Oliveira, C. M. (2011). Seasonality in insect abundance in the 'Cerrado' of Goiás State, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 55(1), 79–87. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262011000100013>

Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17(7), 866–880. DOI: 10.1111/ele.12277

Tonkin, J. D., Bogan, M. T., Bonada, N., Rios-Touma, B., & Lytle, D. A. (2017). Seasonality and predictability shape temporal species diversity. *Ecology*, 98(5), 1201–1216. <https://doi.org/10.1002/ecy.1761>

Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31(1), 79–92. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>

Udy, K., Fritsch, M., Meyer, K.M., Grass, I., Hanß, S., Hartig, F., et al. (2021) Environmental heterogeneity predicts global species richness patterns better than area. *Global Ecology and Biogeography*, 30, 842–851. <https://doi.org/10.1111/geb.13261>

Vasconcelos, H. L., Leite, M. F., Vilhena, J. M. S., Lima, A. P., & Magnusson, W. E. (2009). Ant diversity in an Amazonian savanna: relationship with vegetation structure, disturbance by fire, and dominant ant species. *Austral Ecology*, 33(2), 221-231. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2007.01811.x

Wolda, H. (1988). Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 1–18.