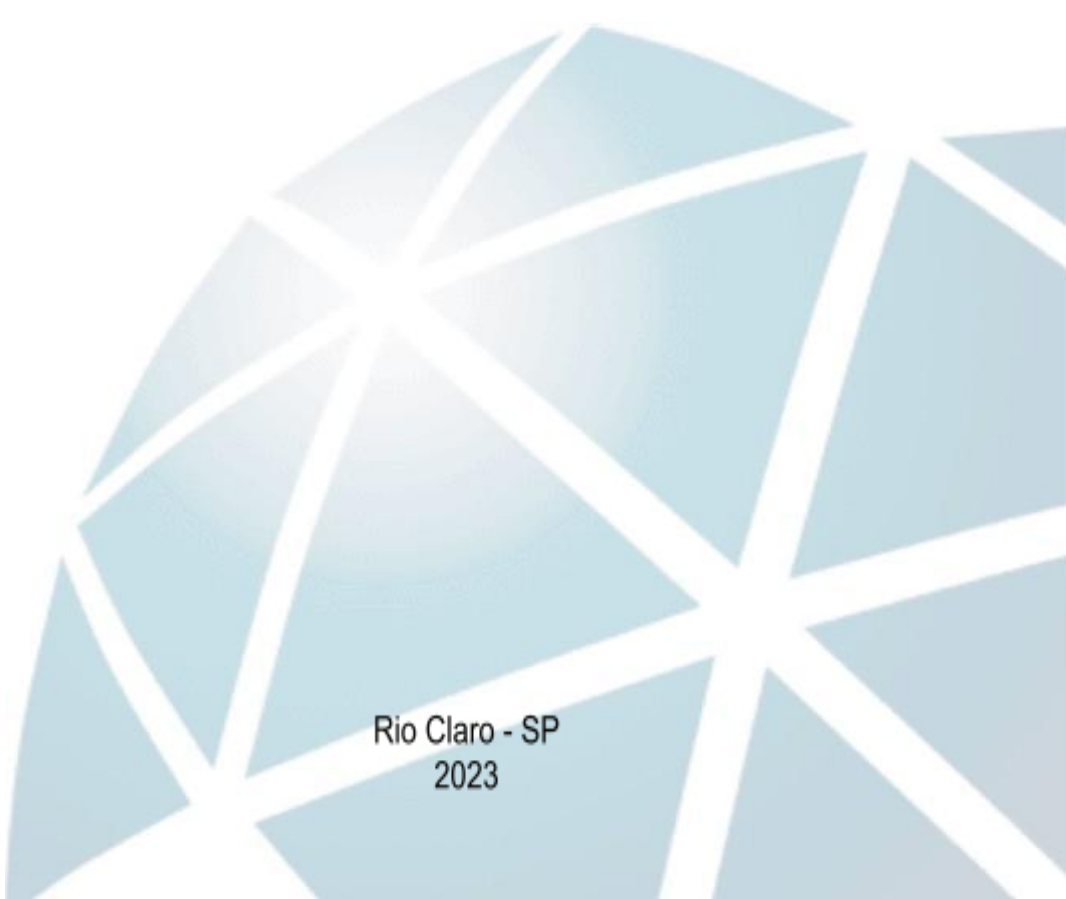

ECOLOGIA

MATEUS GEOVANE LIMA DA SILVA

**PRODUÇÃO FOLIAR EM ANTECIPAÇÃO À
CHUVA NO CERRADO: RELACIONANDO
FENOLOGIA VEGETATIVA E TRAÇOS FOLIARES
DE DEFESA CONTRA A HERBIVORIA**



Rio Claro - SP
2023

MATEUS GEOVANE LIMA DA SILVA

**PRODUÇÃO FOLIAR EM ANTECIPAÇÃO À CHUVA NO
CERRADO: RELACIONANDO FENOLOGIA VEGETATIVA E TRAÇOS
FOLIARES DE DEFESA CONTRA A HERBIVORIA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, para obtenção do grau de bacharel em ecologia.

Orientadora: Leonor Patricia Cerdeira Morellato

Co-orientadora: Bruna de Costa Alberton

Rio Claro - SP
2023

S586p

Silva, Mateus Geovane Lima da

Produção foliar em antecipação à chuva no Cerrado: relacionando fenologia vegetativa e traços foliares de defesa contra a herbivoria / Mateus Geovane Lima da Silva. -- Rio Claro, 2023

36 p.

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ecologia) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientadora: Leonor Patricia Cerdeira Morellato

Coorientadora: Bruna de Costa Alberton

1. Fenologia Vegetativa. 2. Cerrado. 3. Traços foliares. 4. Herbivoria. 5. Fenocâmeras. I. Título.

MATEUS GEOVANE LIMA DA SILVA

**PRODUÇÃO FOLIAR EM ANTECIPAÇÃO À CHUVA NO
CERRADO: RELACIONANDO FENOLOGIA VEGETATIVA E TRAÇOS
FOLIARES DE DEFESA CONTRA A HERBIVORIA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, para obtenção do grau de para obtenção do grau de bacharel em ecologia.

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dra. Leonor Patricia Cerdeira Morellato

Dra. Bruna de Costa Alberton

Dra. Desirée Marques Ramos

Dra. Priscilla de Paula Loiola

Aprovado em: 12 de Junho de 2023

Assinatura do discente

Documento assinado digitalmente



MATEUS GEOVANE LIMA DA SILVA

Data: 28/04/2023 14:38:13-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Assinatura do(a) orientador(a)

Documento assinado digitalmente



LEONOR PATRICIA CERDEIRA MORELLATO

Data: 28/04/2023 18:28:02-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Assinatura do(a) coorientador(a)
(se houver)

Documento assinado digitalmente



BRUNA DE COSTA ALBERTON

Data: 28/04/2023 14:49:22-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha irmã por ser o meu abrigo e minha melhor amiga. Por compartilhar risadas, ensinamentos, e estar ao meu lado nos mais variados momentos.

Agradeço aos seguintes amigos (a): Bárbara, Fulbert, Lilian e Renato. Ao longo das diversas fases dessa jornada, vocês foram fonte de aprendizado, inspiração, suporte, companheirismo e contribuíram significativamente para eu me tornar a pessoa que sou hoje. Por diversos momentos, vocês acreditaram mais em mim do que eu mesmo. Por isso, serei eternamente grato a vocês.

Agradeço à minha orientadora Patrícia Morellato pela oportunidade em seu laboratório, pelo suporte, correções e feedbacks, que foram importantes para o meu crescimento. Agradeço à Bruna Alberton pelo suporte, correções, paciência, e companheirismo durante todo o processo. Certamente, sua excelente co-orientação agregou para minha formação. Também gostaria também de manifestar meu agradecimento a Desirée e aos demais colegas de laboratório por contribuírem de alguma forma para a conclusão desse trabalho.

Agradeço ao órgão fomentador de pesquisa Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq pelo financiamento concedido durante boa parte da minha graduação até a realização do meu trabalho de conclusão de curso.

RESUMO

Para lidar com a herbivoria, as plantas desenvolveram estratégias fenológicas e traços foliares que refletem adaptações às condições abióticas e bióticas, e que podem influenciar a escolha pelos insetos. O Cerrado apresenta uma alta diversidade de estratégias fenológicas de mudança foliar. Plantas decíduas e perenes coexistem, apresentando distintos conjuntos de atributos foliares e comportamentos fenológicos. Por ser um ambiente sazonal, se espera que plantas percam e produzam suas folhas em sincronia ao início da estação chuvosa, no entanto, o investimento do brotamento foliar ainda dentro da estação seca é observado. Esse comportamento fenológico pode estar relacionado a uma estratégia de escape temporal do período de maior abundância dos insetos herbívoros, que tende a acompanhar o início das chuvas nesse ecossistema. Dessa forma, esse estudo objetivou compreender como padrões fenológicos e os traços foliares se relacionam com a pressão da herbivoria. Para isso, utilizamos o monitoramento da fenologia remota próxima com o uso de câmeras digitais (fenocâmeras), uma ferramenta confiável para compreender essa dinâmica. As espécies foram classificadas em “Early”, com produção foliar em antecipação às chuvas, e em “Late”, com a produção foliar dentro da estação chuvosa. Nossos resultados mostraram que plantas com distintas estratégias fenológicas e traços foliares exibiram diferentes padrões de produção foliar. A maioria das espécies produziram suas folhas no final da estação seca, 65,8%, enquanto 34,1% produziram dentro da estação úmida. A análise de componentes principais (PCA) refletiu a associação entre os grupos “Early” e “Late” e seus traços foliares, embora as espécies decíduas e sempreverdes tenham apresentado maior associação com traços relacionados a proteção contra a herbivoria. Em geral, esses grupos funcionais diferem em termos de suscetibilidade a herbivoria. Dessa forma, além do período do brotamento foliar poder ser um importante escape temporal, as estratégias fenológicas das espécies e suas características devem ser consideradas. Este estudo pode fornecer perspectivas sobre os padrões da fenologia foliar como uma resposta à pressão biótica.

Palavras-chave: fenologia vegetativa; Cerrado; traços foliares; Herbivoria; fenocâmeras.

ABSTRACT

To deal with herbivory, plants have developed phenological strategies and a set of leaf traits which reflect plant adaptation to abiotic and biotic conditions, which may influence the food choice by insect herbivores. The Cerrado presents a high diversity of leaf phenological exchange strategies. Deciduous and evergreen species coexist, exhibiting distinct selection of leaf attributes. In this environment, the period that marks leaf production is intriguing, because leaf production is anticipated, yet within the dry season, before the start of the rains. The early-leaf flushing may be related to a strategy against herbivore pressure. To better understand the biotic pressure of this antagonistic interaction in the temporal dynamics of cerrado species, we investigated the patterns of leaf phenology and their relationship with leaf traits. In this project, we applied near-surface remote phenology, using phenocams, to monitor two cerrado sites, aiming to describe the species leafing patterns and calculate the onset dates of leaf flushing. Species were classified into those with early-flushing “Early” and those with leaf flushing occurring after the start of the rains “Late”. Leaf traits were surveyed from the literature. Our results showed that plants with different phenological strategies and leaf traits exhibited distinct patterns in leaf production. Most species produced new leaves in the dry season (65,8%), while 34,1% produced new leaves in the wet season. The principal component analysis (PCA) reflected the association between “Early” and “Late ” groups to their leaf traits, although deciduous and evergreen species presented higher correlation to those traits potentially related to protection against herbivores. In general, leaf functional groups differ in terms of their susceptibility to herbivory. Therefore, the period of leaf emergence may be an important temporal escape, and phenological strategies and their characteristics should be considered. The outcomes of this work may provide insights about patterns of leafing dynamics as a response to herbivory pressure.

Keywords: vegetative phenology; Cerrado; leaf traits; Herbivory; phenocameras.

GLOSSÁRIO

Espécie decídua árvores que perdem suas folhas sazonalmente em um determinado período do ano. Nos ecossistemas tropicais, a queda foliar ocorre no início da estação seca.

Espécie semidecídua árvores que perdem parcialmente sua folhagem.

Espécie sempreverde árvores que mantêm suas folhas ao longo do ano, com folhas novas sendo produzidas constantemente.

Early flushing classificação realizada para caracterizar as espécies de estudo que produziram suas folhas em antecipação ao início do período chuvoso.

Fenologia ciência que estuda os eventos cíclicos presente na vida das plantas e animais, e sua relação com os fatores bióticos e abióticos.

Fenofase compreende as diferentes fases presente na vida das plantas (e.g. frutificação, floração, produção e queda foliar).

Grupos funcionais categorização não filogenética de espécies que desempenham uma função ecológica e apresentam requerimentos biológicos similares.

Guilda grupo de espécies não necessariamente relacionadas, que exploram os mesmos recursos de forma semelhante

Late flushing classificação realizada para caracterizar as espécies de estudo que investiram sua produção foliar dentro da estação chuvosa.

Ontogenia etapas sucessionais que a planta passa conforme se desenvolve

Palatabilidade caracteriza a qualidade nutricional das folhas, que pode ser influenciada por diferentes traços foliares.

Performance ecológica resposta do organismo (e.g. crescimento, reprodução sobrevivência) considerando os aspectos ambientais

Traços foliares características morfológica, fisiológica e fenológica medida a nível de indivíduo, que atua positivamente em sua performance.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	10
2	OBJETIVO.....	12
3	MATERIAS E MÉTODOS.....	13
3.1	ÁREA DE ESTUDO.....	13
3.2	DADOS FENOLÓGICOS E PROCESSAMENTO DAS IMAGENS DIGITAIS	14
3.3	DEFINIÇÃO DAS MÉTRICAS FENOLÓGICAS E INÍCIO E FIM DA PRODUÇÃO FOLIAR.....	16
3.4	LEVANTAMENTO DOS TRAÇOS FOLIARES.....	17
3.5	ANÁLISE DOS DADOS.....	18
4	RESULTADOS	19
5	DISCUSSÃO	21
6	CONCLUSÃO.....	26
7	REFERÊNCIAS.....	27
8	MATERIAL SUPLEMENTAR	33

1 INTRODUÇÃO

A fenologia vegetativa ou foliar busca acompanhar as fenofases de brotamento e da senescência foliar, eventos de uma natureza complexa para as regiões tropicais. Investigar essa dinâmica foliar é importante para compreender ciclos biogeoquímicos no ambiente, como ciclagem de nutrientes, trocas gasosas e balanço hídrico (Reich, 1995), bem como a interação planta-herbívoros. Todavia, a influência da herbivoria sobre essa dinâmica foliar, sobretudo no período da produção foliar, permanece pouco compreendida nos ecossistemas tropicais (AIDE, 1988; AIDE, 1988; MARQUES; DINIZ; MORAIS, 2001; MARQUES; DINIZ, 2002).

O período do brotamento foliar de uma planta pode impactar diretamente suas taxas de herbivoria (AIDE, 1988). As folhas jovens são mais suscetíveis a pressão dos herbívoros devido a ausência de um maquinário fitoquímico de proteção (KURSAR; COLEY, 1991; COLEY; BARONE, 1996), por apresentarem uma baixa esclerofilia foliar, associado à baixa quantidade de lignina e fibras, e por apresentarem um maior conteúdo de água e nitrogênio (AIDE; LONDOÑO, 1989; COLEY, 1980; COLEY; AIDE, 1991; KURSAR; COLEY, 1991). Assim, tais aspectos favorecem uma maior riqueza nutricional das folhas jovens, quando comparadas às folhas maduras.

Nesta interação antagonista, os herbívoros podem impactar negativamente a aptidão das plantas, aumentando sua mortalidade, reduzindo sua taxa de crescimento, afetando sua capacidade de competição, e abrindo espaço para a entrada de patógenos (AIDE, 1993; COLEY; BARONE, 1996). No Cerrado, estudos realizados sobre as taxas de herbivoria reportaram uma taxa média de 6,1% (GONÇALVES-ALVIM *et al.*, 2011), e apesar da relativa ausência de grandes herbívoros, há uma rica diversidade de insetos fitófagos (LOIOLA *et al.*, 2012), com potencial de influenciar o desenvolvimento de defesas (COLEY; BRIANT; CHAPIM, 1985; COLEY; BARONE, 1996) e alterar os padrões fenológicos das plantas nesse ecossistema (CAMARGO *et al.*, 2018). Portanto, é importante compreender de que forma as folhas são protegidas.

Para lidar com seus inimigos naturais, as plantas apresentam um amplo conjunto de estratégias de defesa. Os traços foliares, por exemplo, são aspectos de resistência das plantas frente os herbívoros, e refletem as diferentes adaptações ecológicas das espécies frente às condições abióticas e bióticas do ambiente (DIAZ

et al., 2016; FAJARDO; SIEFERT, 2016; PRINGLE *et al.*, 2011). Frente à herbivoria, esses traços foliares podem se constituir de barreiras químicas, através de compostos fenólicos, ou estruturais, como tricomas e espinhos (espinescência), por meio da tenacidade foliar (esclerofilia) (NÚÑEZ-FARFAN; VALVERDE, 2020), e aspectos morfológicos das folhas, como tamanho da área foliar (DUBEY *et al.*, 2011). Além disso, considerando que as folhas jovens são mais preferidas pelos insetos (BARTON, EDWARDS, KORICHEVA, 2019), e que esse estágio ontogenético representa o período de maior vulnerabilidade aos danos da herbivoria (BOEGE, 2005; BARTON, KORICHEVA, 2010), aspectos relacionados à estratégia fenológica pode atuar como outro mecanismo de defesa.

No Cerrado o investimento na produção foliar em antecipação ao período das chuvas, ainda dentro da estação seca, é observado (ALBERTON *et al.*, 2019; CAMARGO *et al.* 2018; ROSSATO, 2013). A abundância dos insetos herbívoros é geralmente baixa nesse período, portanto esse comportamento fenológico seria uma estratégia de escape temporal contra a pressão da herbivoria (AIDE, 1988, 1992; MURALI; SUKUMAR, 1993). Dessa forma, as folhas jovens escapariam do período crítico da herbivoria, que no Cerrado é o início da estação chuvosa. Esse período é marcado pela alta abundância e maior atividade dos insetos (Pinheiro *et al.* 2002; SILVA *et al.*, 2011; WOLDA, 1988), associada a maior disponibilidade de recursos alimentares (PINHEIRO *et al.*, 2002; SILVA *et al.*, 2011). Portanto, considerando a dinâmica e as questões ecológicas relacionadas à fenologia foliar, acompanhar o período da produtividade foliar é importante dentro desse contexto.

O Cerrado apresenta uma rica diversidade de plantas com distintas estratégias fenológicas (OLIVEIRA, 2008). Plantas decíduas e perenes coexistem nesse ambiente (ROSSATO, 2013), apresentando diferentes hábitos foliares, características fisiológicas e morfológicas, expressos em seus diferentes traços foliares (FRANCO *et al.*, 2005; SILVA; ESPÍRITO-SANTO; MORAIS, 2015; TOMLINSON *et al.*, 2013). Além disso, essas plantas estão expostas a diferentes riscos de predação, considerando o tempo de exposição das folhas e seus diferentes traços de defesa (PRINGLE *et al.*, 2011). Nesse sentido, para compreender essa diversidade fenológica e sua ecologia, dados fenológicos acurados e de longa duração são necessários para entender o comportamento fenológico dessas espécies (OLIVEIRA, 2008).

Para monitorar o comportamento fenológico das plantas, dados interanuais e contínuos de seus ciclos são necessários (ALBERNETHY *et al.*, 2018). No entanto, o acompanhamento da fenologia tropical com séries de longa duração ainda é escasso (ALBERNETHY *et al.*, 2018; MORELLATO *et al.*, 2016), tornando crescente a busca por novas ferramentas de monitoramento da vegetação. O acompanhamento da fenologia vegetal vem experimentando um processo global de automatização (MORISSETTE *et al.*, 2009). A utilização das câmeras digitais, também denominadas fenocâmeras, figura como um método acurado de monitoramento remoto próximo da fenologia (IDE; OGUMA, 2010; ALBERTON *et al.*, 2017; RICHARDSON, 2019). Sua aplicação se mostra eficiente, sendo utilizada em diversos estudos ecológicos considerando suas vantagens relativa a alta resolução temporal, com a aquisição de dados a cada hora e diários, baixo custo, e fácil instalação (ALBERTON *et al.*, 2014, 2017; BROWN *et al.*, 2016; CRIMMINS; CRIMMINS, 2008; IDE; OGUMA, 2010). Além disso, a utilização das fenocâmeras permite estudos em múltiplos locais concomitantemente (IDE; OGUMA, 2010), superando limitações da fenologia tradicional baseada na observação humana direta dos eventos de mudança foliar e reprodutivos (MORELLATO *et al.*, 2016).

Dentro deste contexto, as observações acima mencionadas nos conduziram à predição de que a produção em antecipação a chuva pode ser um comportamento de escape temporal contra a herbivoria por insetos. Assim, o presente estudo objetivou responder às seguintes questões: (i) existe uma produção foliar em antecipação ao início das chuvas no cerrado? (ii) há relação entre o período do brotamento foliar e os traços foliares reconhecidos a atuarem contra a herbivoria? Esperamos que as espécies sem proteção para herbivoria devem produzir folhas novas ainda na estação seca, enquanto aquelas com traços anti-herbivoria podem iniciar o brotamento mais tarde, já na estação chuvosa.

2 OBJETIVO

Esse estudo teve como principal objetivo investigar as estratégias fenológicas de produção foliar e os traços foliares potencialmente relacionados à defesa contra herbivoria, para compreender a influência da herbivoria na dinâmica temporal da mudança foliar na vegetação do cerrado. Como objetivos específicos, destacamos:

- (i) análise da fenologia-remota próxima para áreas de cerrado ao nível de espécie para o período de 8 anos (Cerrado CORE) e 7 anos (Cerrado Pé de Gigante – PEG);
- (ii) classificação dos grupos de espécie por diferentes comportamentos fenológicos, através da definição do início do período de produção foliar;
- (iii) levantamento de dados da literatura sobre os principais traços foliares relacionados a estratégia de defesa de plantas anti-herbivoria no cerrado;

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Área de Estudo

O presente trabalho foi conduzido em duas áreas de Cerrado com distintas fitofisionomias, localizados no interior do estado de São Paulo (Figura 1):

- Cerrado CORE localizado no município de Itirapina, em uma área privada de 260 hectares, a 700 metros de altitude (22° 10'49.18"S 47°52'16.54"W). O clima é caracterizado por uma sazonalidade climática bem definida, com estação seca e chuvosa distribuídas ao longo do ano (CAMARGO *et al.*, 2018), e dados meteorológicos locais indicam uma precipitação média anual de 1524 mm e uma temperatura média anual de 20,7°C. Sua vegetação é caracterizada como cerrado sensu stricto, com camadas lenhosas dominantes (árvores e arbustos de 3 a 12 metros), dossel descontínuo e uma camada herbácea dispersa. Sua vegetação é classificada como semidecídua (CAMARGO *et al.*, 2018).
- Cerrado PEG Inserido na Reserva Ecológica Pé de Gigante (PEG), que integra o Parque Estadual Vassununga, em Santa Rita do Passa Quatro, São Paulo. A reserva possui uma área de 1060 ha e 649 metros de altitude (21°37'9"S 47°37'58"W). Dados climáticos indicam uma precipitação média anual de 1499 mm e uma temperatura média de 21,5°C (ALBERTON *et al.*, 2019). A paisagem é heterogênea, com distintas fitofisionomias de Cerrado. O local de estudo é caracterizado

como cerrado lenhoso denso, apresentando dossel superior menos descontínuo, quase nenhuma camada herbácea e uma alta densidade de arbustos e árvores.

Essas unidades experimentais são bons modelos para estudar a questão teórica levantada, devido apresentarem uma vegetação com alta diversidade florística, e uma variedade de estratégias fenológicas - decíduas, semidecíduas e sempreverdes - conforme demonstrado por CAMARGO *et al.*, (2018), no cerrado CORE.

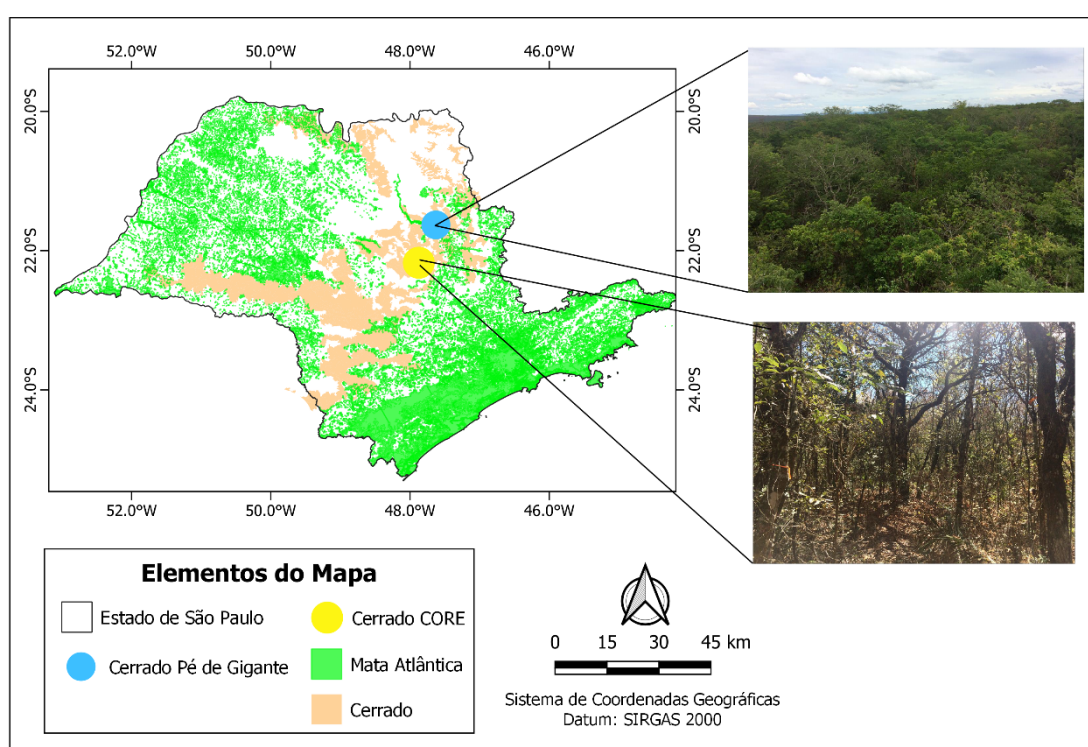


Figura 1: Mapa de localização geográfica das áreas de estudo. **Fonte:** Elaborado pelo autor

3.2 Dados fenológicos e processamento das imagens digitais

Para o monitoramento da fenologia foliar, utilizamos uma câmera digital (fenocâmera), modelo Mobotix Q25, com lente hemisférica, que fornece uma visão 360° da comunidade de interesse (ALBERTON *et al.*, 2017). Essas fenocâmeras encontram-se fixadas em um braço metálico posicionado em uma torre fenológica no interior de cada unidade experimental, sobre a copa das árvores, voltada para o norte, de forma a maximizar a área da vegetação de interesse e minimizar os efeitos

da variação de luminosidade diária (Figura 2). As fenocâmeras estão configuradas para o registro automatizado de 3-5 imagens por hora, das 6 horas às 18 horas (12 horas), diariamente, no formato JPEG em alta resolução (ALBERTON *et al.*, 2019), e são mantidas por uma bateria de 12V conectada a um painel solar, acompanhada de uma estação climática.

A partir dessas imagens, inicialmente, uma filtragem visual foi realizada (conforme ALBERTON *et al.* 2017), para retirar imagens no qual as copas das árvores estivessem obstruídas pela luminosidade, dificultando seu tratamento. Em seguida, para o processamento das imagens, identificamos e selecionamos as cópias dos indivíduos de interesse na imagem com o auxílio do programa em Java Phenoviewer, uma ferramenta desenvolvida pela equipe do projeto e-Phenology. Ainda através do programa PhenoViewer, selecionamos as Regiões de Interesse (region of interest- ROI), que são porções de interesse na imagem representando a copa dos indivíduos (conforme esquema ilustrado na figura 2).

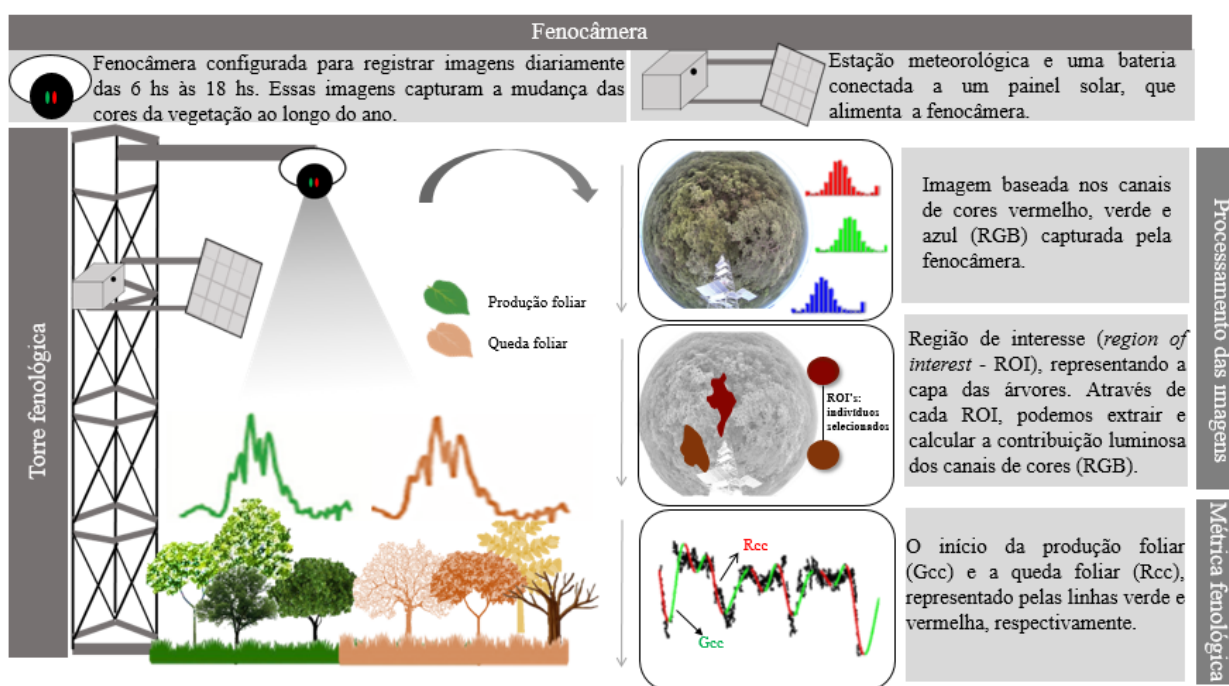


Figura 2: Ilustração do processamento das imagens, mostrando a torre fenológica com uma estação meteorológica, uma fenocâmera instalada sobre a vegetação, e o processo de criação das ROIs e extração das métricas fenológicas relativa a produção foliar. **Fonte:** elaborado pelo autor.

As imagens das câmeras são baseadas nos canais de cores vermelho, verde e azul (RGB) (ALBERTON *et al.*, 2017), e cada ROI selecionada quantifica a contribuição de luminosidade desses canais. Os índices RGB podem ser influenciados pela variação da luminosidade, portanto, para reduzir efeitos de confusão em nossas interpretações dos dados, os índices de RGB de cada ROI foram extraídos, calculados e transformado em um índice normalizado de coordenadas cromáticas (Rcc, Gcc, Bcc) (SONENTAG *et al.*, 2012; ALBERTON *et al.*, 2017), através da divisão de cada canal de cor (RGB) pela soma de todos os canais, conforme fórmula:

$$R_{cc} = \frac{R}{R + G + B}$$

$$G_{cc} = \frac{G}{R + G + B}$$

$$B_{cc} = \frac{B}{R + G + B}$$

As variações temporais desses índices caracterizam as mudanças sazonais da vegetação, permitindo estimar o início das fenofases foliares, como por exemplo, do estágio do brotamento foliar, por meio da variação nas curvas do Gcc, relacionado a produção foliar (ALBERTON *et al.*, 2017; RICHARDSON *et al.*, 2019). Para a elaboração dos gráficos com os índices de vegetação ao longo do tempo, caracterizando a dinâmica temporal de oscilações das séries temporais, utilizamos o programa RStudio e o Microsoft Office Excel 2010.

3.3 Definição das métricas fenológicas e início e fim da produção foliar

As métricas fenológicas relativas ao início do brotamento foliar (SOS – *start of season*), e o fim da produção foliar (EOS – *end of season*) foram calculadas a partir das séries temporais do índice Gcc (ALBERTON *et al.* 2019) para o período de

agosto de 2011 a dezembro de 2020, extraídas para cada ROI, que representa um indivíduo de espécie do cerrado. Para isso, empregamos uma abordagem utilizando o cálculo de derivadas nas séries temporais com intervalos de confiança. Primeiramente, um modelo aditivo generalizado misto (GAMM) foi ajustado sobre as séries temporais, utilizando o tempo (sequência de dias) como uma variável independente (ALBERTON *et al.*, 2019). Para a obtenção dos intervalos de confiança para cada taxa de mudança (derivadas que sejam significativamente diferentes de zero), são geradas 10.000 simulações de toda a curva. Um nível de significância de 10% foi utilizado devido à alta variabilidade associada às observações diárias do monitoramento por câmeras. A partir das derivadas, as métricas SOS e EOS foram extraídas.

Dessa forma, o SOS foi caracterizado pelo primeiro dia detectado pela curva da derivada significativa da amplitude sazonal ao lado esquerdo da curva (ALBERTON *et al.*, 2019). Em contrapartida, o EOS foi evidenciado pelo último dia detectado pela curva da derivada significativa da amplitude sazonal ao lado direito da curva. Através dessas datas de SOS e EOS, classificamos as espécies vegetais de acordo com o início do brotamento foliar, se antecipado ou não.

3.4 Levantamento dos traços foliares

Buscamos na literatura artigos científicos documentando os principais traços foliares para as espécies de Cerrado. Realizamos o levantamento desses traços através das principais plataformas de base científica, como Web of Science, Google Scholar, Science Direct e Scopus. Utilizando palavras chaves, como “leaf functional traits”, “herbivory”, “specific leaf area”, “leaf nitrogen content”, “leaf water content”, “cerrado species traits”, em diferentes combinações. Além disso, utilizamos o BDTD (Biblioteca Digital Brasileira de Tese e Dissertações) para termos acesso a estudos não publicados e ampliarmos o banco de dados.

Acessamos um total de cinco traços foliares relacionados a proteção contra a herbivoria para as espécies de estudo (Tabela S1) (FRANCO, *et al.* 2005; PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2003; SILVA, BATALHA, 2011). Esses traços incluíram atributos morfológicos, como área foliar específica (*Specific Leaf Area* – *SLA*), tenacidade foliar (*Leaf toughness* – *Tgh*), e traços fisiológicos, incluindo

conteúdo de nitrogênio (*Leaf nitrogen content* - N), fósforo (P), e potássio (K) (Tabela S2). Altos valores de área foliar específica (SLA) de uma planta está diretamente relacionado maior produtividade fotossintética e crescimento (CORNELISSEN *et al.*, 2013) que, por sua vez, influencia sua riqueza nutricional e suscetibilidade a predação por herbívoros (AGRAWAL, FISHBEIN, 2006; COLEY, *et al.*, 2006). Em contrapartida, folhas com baixos valores de SLA, comumente apresentam maior investimento em traços estruturais de defesa (CORNELISSEN *et al.*, 2013). Alta esclerofilia foliar (*Leaf toughness*) reduz a preferência e o consumo pelos herbívoros (AGRAWAL, FISHBEIN, 2006). Folhas com alto conteúdo de nitrogênio estão associadas a uma alta riqueza nutricional, que reflete na preferência alimentar pelos insetos (KURSAR, COLEY, 1991; WRIGHT *et al.*, 2004). Maior conteúdo de fósforo também está relacionado à qualidade nutricional das folhas (WRIGHT *et al.*, 2004). Estes traços refletem um complexo espectro relacionado a produtividade fotossintética e a suscetibilidade aos danos da herbivoria (WRIGHT *et al.*, 2004).

3.5 Análise dos dados

Para analisar os padrões temporais da produção foliar e classificar as diferentes estratégias fenológicas, utilizamos histogramas circulares para a visualização dos dados (MORELLATO *et al.*, 2000, 2010). Essa análise consiste na conversão dos dias do ano em ângulos entre os valores de 1 a 360°. Para compararmos os padrões fenológicos entre os diferentes grupos de espécies, aplicamos a estatística circular para determinar a métrica fenológica SOS, o grau de sincronia entre as datas de início do brotamento extraídas para cada indivíduo ao longo de todos os anos e assim verificar a existência de sazonalidade (MORELLATO *et al.*, 2000, 2010).

Para entendermos a relação entre as estratégias fenológicas e os atributos foliares, utilizamos uma análise de componentes principais (Principal component analysis – PCA). Com base na análise dos dados fenológicos, as espécies foram agrupadas em “Early”, correspondendo a aquelas espécies que se caracterizam pelo brotamento antecipado ao início das chuvas; e em “Late”, espécies com brotamento dentro da estação úmida. A PCA analisou as relações dos grupos de espécies “Early” e “Late”, assim como as diferentes estratégias fenológicas das plantas (i.e. decídua, semidecídua e sempreverde) e seus conjuntos de traços foliares contra a

pressão da herbivoria. Todas as análises foram realizadas na linguagem R, com o software RStudio.

4 RESULTADOS

Analizamos a produção foliar para um total de 41 indivíduos, pertencentes a 15 espécies (Tabela S1). Foram classificadas como decíduas, sete espécies; semidecíduas, quatro espécies; e perenes, quatro espécies (Tabela 1). O comportamento da produção foliar apresentou datas de início distintas entre as espécies e entre as estratégias fenológicas (Fig. 3), no qual foram classificadas doze espécies (27 indivíduos) como “Early” (i.e. investiram na produção foliar ainda dentro da estação seca), e três espécies (14 indivíduos) classificados como “Late” (i.e. investiram na produção foliar dentro da estação chuvosa).

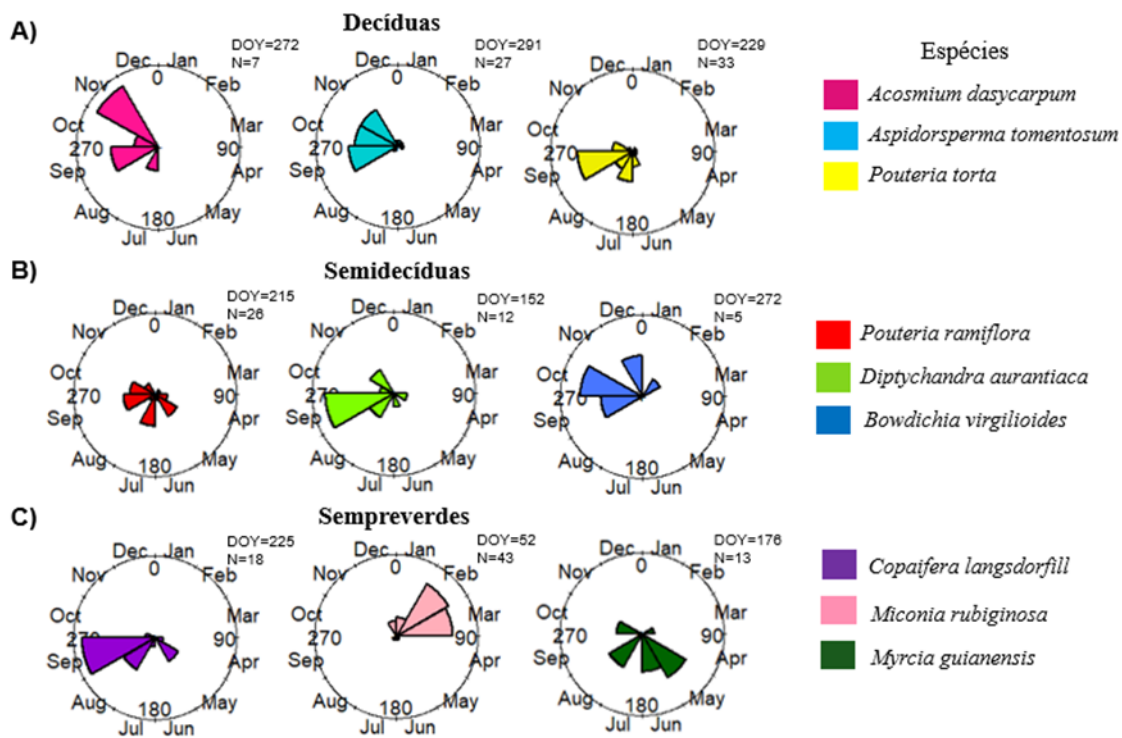


Figura 3: Histograma circular com os padrões de produção foliar para nove espécies de cerrado classificadas em: (A) espécies decíduas; (B) espécies semidecíduas; e (C) espécies sempreverdes. As barras coloridas indicam a frequência relativa do brotamento foliar ao longo dos meses.

Como esperado, em geral, o brotamento foliar das espécies ocorreu no mês de setembro, período que marca a transição entre a estação seca e úmida, com

65,8% das espécies investindo na produção foliar ainda dentro do período seco, e 34,1% na estação úmida (Fig. 4). Em relação a distribuição do início da produção foliar entre as diferentes estratégias fenológicas (decíduas, semidecíduas e sempreverdes), em média, a maior produção foliar ocorreu na estação seca, com doze espécies semidecíduas, oito sempreverde e sete decíduas. Por outro lado, quatro espécies semidecíduas, quatro sempreverde e sete decíduas investiram na produção de suas folhas na estação chuvosa.

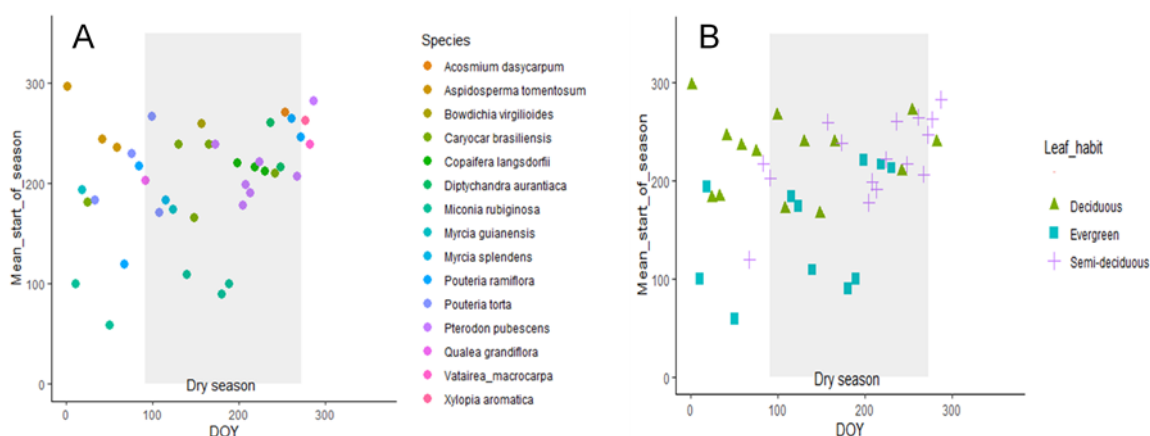


Figura 4: Distribuição temporal da data média da produção foliar (mean start of season) em relação ao dia do ano (DOY) para as espécies (A) de cerrado, de acordo com as diferentes estratégias fenológicas (B). A área sombreada indica a estação seca.

Em relação à porcentagem de variação capturada pelo eixo 1 e 2 da PCA, os dois primeiros componentes principais capturaram 65,4% da variação das variáveis de interesse na análise de componentes principais (PCA) (Fig. 5).

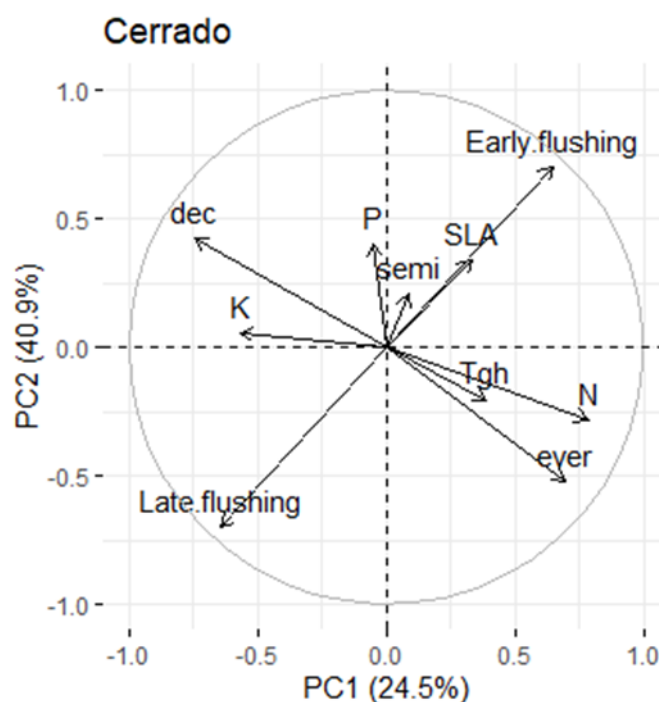


Figura 5: Distribuição dos traços foliares e o hábito foliar das espécies de cerrado ao longo dos dois eixos (PC1 e PC2) da Análise de componentes principais (PCA).

Analisando a distribuição das espécies classificadas de acordo com o período de brotamento foliar, as espécies “Early” e “Late” apresentaram uma distribuição opostas ao longo dos eixos. Ainda, o grupo “Early” apresentou maior associação com a variável área foliar específica (SLA), ao passo que o grupo “Late” obteve associação mais próxima com a variável potássio (K). As variáveis esclerofilia foliar (Tgh) e o teor de nitrogênio apresentaram associação com as espécies sempreverde, bem como apresentaram uma maior contribuição para a variação observada no eixo 1. Já as variáveis produção antecipada (Early) e área foliar específica (SLA), tiveram maior associação e apresentaram a maior contribuição para a variação capturada pelo eixo 2 (Fig. 5).

5 DISCUSSÃO

Os dados das séries temporais obtidos das fenocâmeras mostram uma maior ocorrência da produção foliar em antecipação ao início das chuvas. Além disso, as espécies que investiram na produção foliar no final do período seco “Early-flushing”, apresentaram associação com traços que maximizam sua suscetibilidade a

herbivoria. De maneira geral, atributos relacionados a defesa contra herbivoria estiveram mais relacionados com as estratégias foliares, como a tenacidade em espécies sempreverdes, do que de fato com o período de brotamento foliar (“Early” ou “Late”

O investimento da produção foliar em antecipação ao início da chuva pode atuar como um escape temporal contra os herbívoros (AIDE, 1992; ROSSATO, KOLB, 2009), uma vez que a estação chuvosa marca a maior abundância dos insetos (PINHEIRO *et al.*, 2002; SILVA, FRIZZAS, OLIVEIRA, 2011). Nesse sentido, ao produzir suas folhas ainda na estação seca, período que caracteriza a baixa abundância dos insetos (WRITH, SCHAIK, 1994; MARQUIS *et al.*, 2002), essas folhas sofreriam uma menor pressão da herbivoria. Esse comportamento fenológico poderia reduzir as taxas de herbivoria dessas folhas jovens, uma vez que, segundo Kursar, Coley (1991), cerca de 50% da predação foliar ocorre durante essa fase ontogenética:

Nesse contexto, a folha jovem de uma planta caracteriza o estágio ontogenético de alta vulnerabilidade (BARTON, EDWARDS, KORICHEVA, 2019; MOLES, WESTOBY, 2000). Conforme cresce e se desenvolve, essas folhas ficam expostas a diferentes níveis de pressão de predação, e a resistência foliar frente aos herbívoros varia ao longo dessa maturação, mediante suas alterações morfológica e fisiológica (BOEGE, 2005; BOEGE, MARQUIS, 2006; BARTON, KORICHEVA, 2010). Nesse sentido, a ontogenia foliar desempenha papel importante em relação à defesa e suscetibilidade das folhas frente aos insetos herbívoros (BARTON, EDWARDS, KORICHEVA, 2019).

Em geral, as folhas jovens não apresentam um maquinário fitoquímico de defesa bem desenvolvido (COLEY, BARONE, 1996; KURSAR, COLEY, 1991). Além disso, por necessitarem de uma maior flexibilidade para sua expansão e maturação, essas folhas não contam com a tenacidade foliar como um traço de defesa durante esse estágio (COLEY, AIDE, 1991; BARTON, EDWARDS, KOVICHERA, 2019). Dessa forma, o investimento em estratégias fenológicas pode figurar como um meio eficiente de defesa para proteger suas folhas jovens. Portanto, o escape temporal contra o período de maior abundância dos insetos herbívoros pode ser uma estratégia ecológica importante para minimizar os danos da herbivoria.

A produção foliar em antecipação ao início do período chuvoso é um comportamento fenológico observado no Cerrado (CAMARGO *et al.*, 2018;

ALBERTON *et al.*, 2019) e nas demais savanas neotropicais (PRIOR *et al.*, 2004). Nesse sentido, nossos achados são consistentes com outros estudos que avaliaram a dinâmica temporal do brotamento foliar. Gonçalves-Alvim (2010), Dalmolin *et al.*, (2015), evidenciaram uma produção foliar concentrada na transição entre o período seco e o chuvoso, no qual as espécies que produziram novas folhas ainda dentro do período seco sofreram uma menor taxa de herbivoria, quando comparada às espécies que produziram suas folhas dentro do período chuvoso (SILVA *et al.*, 2020). Portanto, esses resultados mostram que o período da produção foliar pode influenciar as taxas de herbivoria (AIDE, 1988), bem como pode atuar como um comportamento contra a pressão da herbivoria.

No cerrado, os insetos sobretudo as formigas cortadeiras do gênero *ata*, são um dos principais agentes da pressão de herbivoria sobre as plantas, principalmente durante a expansão foliar das folhas jovens (COSTA *et al.*, 2008; VASCONCELOS, 2011). Segundo Costa *et al.* (2008), a herbivoria exercida pelas formigas cortadeiras no Cerrado é cerca de 1.3-3.7 maior que outros herbívoros nesse ambiente. Ainda segundo o autor, essas formigas consomem, em média, 15. 387 kg da biomassa das plantas ao longo de um ano, sugerindo o importante papel desses herbívoros sobre a composição e dinâmica fenológica das espécies.

Em relação às espécies classificadas de acordo com o período de sua produção foliar (Early e Late), as espécies “Early”, que produziram suas folhas em antecipação a chuva, apresentaram traços foliares ligados a uma maior riqueza nutricional de suas folhas, como maior área foliar (SLA). Folhas com altos valores de SLA tendem a apresentar maior conteúdo de água e nitrogênio, características que influenciam sua riqueza nutricional (COLEY *et al.*, 2006; CORNELISSEN *et al.*, 2011). Portanto, o investimento na produção de suas folhas ainda dentro do período seco, que marca a menor atividade dos insetos, pode conferir uma vantagem em reduzir a predação de suas folhas (COLEY, AIDE, 1991), que caracteriza um estágio de alta vulnerabilidade (BOEGE, MARQUIS, 2006).

Por outro lado, a produção foliar das espécies classificadas como “Late flushing” ocorrendo dentro da estação chuvosa, não apresentaram relação clara com os traços foliares associados à resistência contra a herbivoria. Sua relação mais próxima foi com o potássio (k). Esse elemento está associado ao maquinário fotossintético (WRIGHT *et al.*, 2004), e sua concentração (alta e/ou baixa) no tecido foliar pode influenciar a riqueza nutricional dessas folhas (KURSAR, COLEY, 2006).

Assim, medir a concentração de potássio pode ser um passo importante para avaliar o investimento desse elemento para as plantas que produzem suas folhas dentro do período chuvoso, período de maior abundância de insetos. O baixo investimento desse traço pode influenciar em uma baixa qualidade nutricional de suas folhas, aspectos que podem atuar como uma forma de resistência frente a maior pressão experimentada pelo seu brotamento dentro do período de maior atividade dos insetos (MURALI; SUKUMAR, 1993).

As estratégias fenológicas das espécies (decíduas, semidecíduas e sempreverdes) não apresentaram relação clara com os grupos de brotamento classificado como “Early” e “Late”, apesar de demonstrarem alguma proximidade entre espécies decíduas e “Early”, e espécies sempreverdes e “Late” na análise da PCA.

A relação dos traços foliares e as estratégias fenológicas expressam diferentes trade-offs relativos à suscetibilidade à herbivoria e ao potencial fotossintético (DIAZ *et al.*, 2016). Segundo Coley *et al.* (2006), plantas decíduas com altos valores de área foliar específica (SLA), alto conteúdo de água e nitrogênio são características que influenciam uma maior qualidade nutricional de suas folhas, bem como suas taxas fotossintéticas. Portanto, essas plantas seriam mais suscetíveis a preferência pelos herbívoros (AGRAWAL, FISHBEIN, 2006), já que a escolha alimentar dos tecidos foliares pelos insetos está intimamente relacionada a palatabilidade dessas folhas (DUBEY *et al.*, 2011).

Em contrapartida, espécies sempreverdes com baixos valores de SLA, pouca qualidade nutricional, maior investimento em defesas químicas, e maior tenacidade de suas folhas, são características que tornam a folha menos atrativa (POORTER *et al.*, 2004; PRINGLE *et al.*, 2011; SILVA, BATALHA, 2011). Em relação a tenacidade foliar, Núñez-Farfan, Valverde (2020) aponta que folhas com alta esclerofilia é uma forma das plantas reduzirem sua palatabilidade. Nesse sentido, Neves *et al.* (2010) observou que, plantas com altos valores de esclerofilia no cerrado, apresentaram menores valores de perda foliar. Essa menor pressão de predação dos insetos por folhas com alta tenacidade pode estar relacionada, também, ao risco de exposição frente aos seus inimigos naturais (WILKINSON, SHERRATT, 2016). Essa alta tenacidade foliar está relacionado, por exemplo, ao conteúdo de lignina e celulose, que tornam essas folhas mais resistente para serem consumidas (WILKINSON, SHERRATT, 2016), aumentando, assim, o tempo para se alimentar desse material

(BOEGE, MARQUIS, 2005). Portanto, essas folhas são comumente menos preferidas pelos insetos.

Sob essa perspectiva, um estudo conduzido por Silva, Espírito-Santo, Morais (2015), observou que plantas decíduas experimentaram uma maior taxa de herbivoria (6,48%) comparada às espécies sempreverdes (3,20%). Essa diferença pode ser interpretada pelo prisma das diferentes estratégias fenológicas dessas espécies, que é refletida em seus diferentes traços de defesa contra os danos da herbivoria. Assim, tais características podem desempenhar papel chave na pressão de herbivoria experimentada por esses grupos funcionais.

Com base em nossos resultados, a relação dos traços foliares que oferecem proteção contra a herbivoria estiveram mais relacionados com as espécies sempreverdes, evidenciado nos maiores valores para a tenacidade foliar. Já as espécies que investiram no brotamento foliar em antecipação às chuvas, “Early flushing”, apresentaram maiores valores para a área foliar específica (SLA), um atributo que reflete um trade-off relativo ao maior potencial fotossintético e maior qualidade nutricional das espécies.

As diferenças dos traços apresentada entre as diferentes estratégias fenológicas (e.g. espécies decíduas x sempreverdes) são consistentes com o fato desses grupos apresentam traços distintos (SILVA, ESPIRITO-SANTO, MORAIS, 2015), e que estão relacionados ao potencial fotossintético dessas espécies, bem como a suscetibilidade de serem predadas. De fato, estudos apontam que a vegetação de cerrado antecipa o seu brotamento foliar como uma forma de aumentar sua produtividade, de forma que quando as chuvas se iniciem o seu maquinário fotossintético já estaria pronto, com as espécies brotando mais cedo (DALMOLIM *et al.*, 2015). Porém, o escape temporal contra o período de maior abundância dos insetos pode estar atuando em sinergia com as variáveis abióticas do ambiente, influenciando nesse comportamento fenológico de antecipação foliar.

A herbivoria por insetos exerce forte pressão sobre as plantas, podendo influenciar o comportamento fenológico e a dinâmica foliar das espécies (CAMARGO *et al.*, 2018; MURALI, SUKUMAR, 1992). Em resposta, as plantas podem apresentar traços foliares e comportamentos fenológicos (JOHNSON, 2011), para reduzir a pressão dessa herbivoria. Embora a interação planta-herbívoros seja uma das interações ecológicas mais conhecidas (JOHNSON, 2011), o papel dessa pressão biótica sobre os padrões da produção foliar permanece pouco compreendido nos

ecossistemas tropicais. Assim, compreender a dinâmica dessa interação e como isso pode impactar nos demais níveis tróficos do ambiente se faz importante.

Nesse contexto, dados fenológicos de longa duração são necessários para compreender a fenologia e a ecologia das plantas (ALBERNETHY *et al.*, 2018). Embora a produção foliar em antecipação ao início das chuvas evidenciada em nossos achados seja similar com outros estudos conduzidos no cerrado (DALMOLIN *et al.* 2015; GONÇALVES-ALVIM, 2010), que tiveram seus achados em observações mensais através da fenologia tradicional (i.e. observações diretas *in situ*), trouxemos como novidade a alta frequência temporal capaz de separar com maior confiabilidade espécies em grupos “Early” ou “Late”, além de uma classificação minuciosa de sua estratégia de troca foliar. A aplicação das fenocâmeras para acompanhar a dinâmica temporal da produção foliar tem se mostrado eficiente em vegetações de cerrado (ALBERTON *et al.*, 2014, 2019). Essa ferramenta de monitoramento, com dados de longa duração e alta acurácia se mostra eficiente, permitindo detectar padrões e acompanhar o comportamento sazonal da fenologia foliar e sua relação com a herbivoria.

6 CONCLUSÃO

Nossos resultados confirmam uma maior concentração do brotamento foliar em antecipação ao início das chuvas para espécies do cerrado, e sugere sua relação com os traços foliares e a potencial influência da herbivoria sobre a fenologia foliar nesse ambiente. A pressão da herbivoria nas espécies de cerrado pode estar mais relacionada com a evolução das estratégias de trocas foliares (decíduas, semidecíduas e sempreverdes) do que, de fato, com o período em que o brotamento foliar acontece ao longo do ano. Os insetos preferem as folhas jovens, período ontogenético de maior vulnerabilidade foliar. Essa pressão sobre essas folhas em desenvolvimento pode conduzir as plantas a investirem em mecanismos de defesa, como, por exemplo, comportamentos fenológicos. Outras características devem ser investigadas e podem ser associadas aos dados apresentados nesse estudo, como, por exemplo, o tempo de vida das folhas, que se refere ao tempo de exposição deste órgão ao ataque de herbívoros, e ainda outros traços foliares considerados importantes contra a herbivoria, como produção de tricomas e compostos

secundários. Análises futuras poderão nos trazer mais descobertas sobre o papel da herbivoria na riqueza funcional das espécies das comunidades de cerrado.

Por fim, as interações ecológicas desempenham papel chave nas estratégias de defesa e sobrevivência das espécies. Considerando a natureza da interação planta-herbívoro, futuros estudos deveriam considerar o impacto e as respostas desses organismos interagentes frente às alterações climáticas. Alterações na fenologia das plantas, em particular, no período da produção foliar, pode afetar tanto a produtividade e sobrevivência das plantas quanto os animais que dependem desse recurso. Muitas guildas de insetos apresentam uma forte sincronia com essa fenofase foliar, devido necessitarem do acesso ao conteúdo nutricional dessas folhas. Por isso, compreender essa dinâmica, seus efeitos ao longo dos demais níveis tróficos e como isso pode impactar no fornecimento de importantes serviços ecossistêmicos deve ser considerado.

7 REFERÊNCIA

AIDE, T. M. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. **Nature**, 336 (6199), 574–575, 1988. DOI:10.1038/336574a0.

AIDE, T. M. Dry Season Leaf Production: An Escape from Herbivory. **Biotropica**, 24(4), 532, 1992. DOI:10.2307/2389016.

AIDE, T. Mitchell; LONDOÑO, E. C. The Effects of Rapid Leaf Expansion on the Growth and Survivorship of a Lepidopteran Herbivore JSTOR, v. 55, n. 1, p. 66–70, 1989.

ALBERTON, Bruna; ALMEIDA, Jurandy; HELM, Raimund; TORRES, Ricardo da S.; MENZEL, Annette; MORELLATO, Leonor Patricia Cerdeira. Using phenological cameras to track the green up in a cerrado savanna and its on-the-ground validation. **Ecological Informatics**, v. 19, p. 62–70, 2014. DOI: 10.1016/j.ecoinf.2013.12.011.

ALBERTON, Bruna; TORRES, Ricardo da S.; CANCIAN, Leonardo F.; BORGES, Bruno D.; ALMEIDA, Jurandy; MARIANO, Greice C.; SANTOS, Jefersson Dos; MORELLATO, Leonor Patricia Cerdeira. Introducing digital cameras to monitor plant phenology in the tropics: applications for conservation. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 15, n. 2, p. 82–90, 2017. DOI: 10.1016/j.pecon.2017.06.004.

ALBERNETHY, Katharine; BUSH, Emma R.; FORGET, Pierre-Michel; MENDOZA, Irene; MORELLATO, Leonor Patricia Cerdeira. **Current issues tropical phenology: a synthesis**. *Biotropica*, v. 50, n. 3, p. 477-482, 2018

ALBERTON, B.; TORRES, Ricardo da S.; SILVA, Thiago S. F.; ROCHA, Humberto R.; MOURA, Magna S. B. MORELLATO, Leonor Patricia Cerdeira; **Leafing patterns and drivers across seasonally dry tropical communities**. *Remote Sensing*, v. 11, n. 19, p. 2267, 2019. DOI: [10.3390/rs11192267](https://doi.org/10.3390/rs11192267).

BARTON, Kasey E.; EDWARDS, Kyle F.; KORICHEVA, Julia. Shifts in woody plant defence syndromes during leaf development. **Functional Ecology**, v. 33, n. 11, p. 2095-2104, 2019.

BARTON, Kasey E.; KORICHEVA, Julia. The ontogeny of plant defense and herbivory: characterizing general patterns using meta-analysis. **The American Naturalist**, v. 175, n. 4, p. 481-493, 2010.

BOEGE, Karina. Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. **American Journal of Botany**, v. 92, n. 10, p. 1632-1640, 2005.

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

BOEGE, Karina; MARQUIS, Robert J. Plant quality and predation risk mediated by plant ontogeny: consequences for herbivores and plants. *Oikos*, v. 115, n. 3, p. 559-572, 2006.

BROWN, Tim B.; HULTINE, Kevin R.; STELTZER, Heidi.; DENNY, Ellen G.; DENSLOW, Michael W.; GRANADOS, Joel; HENDERSON, Sandra; MOORE, David; NAGAI, Shin; SANCLEMENTS, Michael; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, Arturo; SONNENTAG, Oliver; TAZIK, David; RICHARDSON, Andrew D. Using phenocams to monitor our changing earth: Toward a global phenocam network. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 14, n. 2, p. 84–93, 2016. DOI: 10.1002/fee.1222.

COLEY, Phyllis D. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. **Nature**, 1980. DOI: 10.1038/284545a0.

COLEY, Phyllis D.; AIDE, T. Mitchell. Comparison of herbivory and plant defences in temperate and tropical broad-leaved forests. **Plant–animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions**, n. January 1991, p. 25–49, 1991.

COLEY, Phyllis D.; BRYANT, John P.; CHAPIN, F. Stuart. SCI ENCE : Resource Availability and d. **Science**, v. 230, n. 4728, p. 895–899, 1985.

COLEY, P. D.; BARONE, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, p. 305–335, 1996. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.27.1.305.

COSTA, A. N. et al. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical

savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. **Journal of vegetation science**, v. 19, n. 6, p. 849-854, 2008.

CORNELISSEN, J. H. C.; LAVOREL, S.; GARNIER, E.; DÍAZ, S.; BUCHMAN, N.; GURVICH, D. E.; REICH, P.B.; STEEGE, H. ter; MORGAN, H. D.; VAN DER HEIJDEN, M. G. A.; PAUSAS, J. G.; POORTER, H. **A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide**. Australian journal of Botany, v. 51, n. 4, p. 335-380, 2003.

CRIMMINS, Michael A.; CRIMMINS, Theresa M. Monitoring plant phenology using digital repeat photography. **Environmental Management**, v. 41, n. 6, p. 949–958, 2008. DOI: 10.1007/s00267-008-9086-6.

CAMARGO, Maria Gabriela G.; CARVALHO, Gustavo H.; ALBERTON, Bruna; REYS, Paula; MORELLATO, Leonor Patricia Cerdeiro.. Leafing patterns and leaf exchange strategies of a cerrado woody community. *Biotropica*, v. 50, n.3, p. 442-454, 2018.

DUBEY, P.; SHARMA, Gyan P.; ROGHUBANSHI, A. S.; SINGH, J. S. **Leaf traits and herbivory as indicators of ecosystem function**. *Current Science*, p. 313-320, 2011.

DIAZ, S. et al. The global spectrum of plant form and function. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 167-171, 2016.

DALMOLIN, A. C. et al. **Is the dry season an important driver of phenology and growth for two Brazilian savanna tree species with contrasting leaf habits?** *Plant Ecol* 216: 407–417, 2015.

ENDARA, María-José; COLEY, Phyllis D. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology*, v. 25, n. 2, p. 389-398, 2011.

FRANCO, A. C.; BUSTAMANTE, M.; CALDAS, L. S.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; KOZOVITS, A. R.; RUNDEL, P.; CORADIN, Vera T. R. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. **Trees - Structure and Function**, v. 19, n. 3, p. 326–335, 2005. DOI: 10.1007/s00468-004-0394-z.

FAJARDO, Alex.; SIEFERT, Andrew. **Phenological variation of leaf functional traits within species**. *Oecologia*, v. 180, n. 4, p. 951-959, 2016.

GONÇALVES-ALVIM; LANA, Tate C.; RANIERI, Bernardo D.; FERNANDES, Gerald W. **Test of hypotheses about herbivory and chemical defences of *Qualea parviflora* (Vochysiaceae) in Brazilian Cerrado**. *Brazilian Journal of Botany*, v. 34, p. 223-230, 2011

IDE, Reiko.; OGUMA, Hiroyuki. **Use of digital cameras for phenological observations**. *Ecological Informatics*, v. 5, n. 5, p. 339–347, 2010. DOI: 10.1016/j.ecoinf.2010.07.002.

JOHNSON, Marc T.J. Evolutionary ecology of plant defences against

herbivores. **Functional Ecology**, v. 25, n. 2, p. 305-311, 2011.

KURSAR, T. A.; COLEY, P. D. Nitrogen Content and Expansion Rate of Young Leaves of Rain Forest Species : Implications for Herbivory. **Biotropica**, v. 23, n. 2, p. 141–150, 1991.

LOIOLA, Priscilla P.; SILVA, Igor A.; SILVA, Danilo M.; BATALLA, Marco A. **Underdispersion of anti-herbivore defence traits and phylogenetic structure of cerrado tree species at fine spatial scale**. Journal of Vegetation Science, v. 23, n. 6, p. 1095-1104, 2012.

MARQUIS, Robert. J.; DINIZ, Ivone. R.; MORAIS, Helena. C. **Patterns and correlates of interspecific variation in foliar insect herbivory and pathogen attack in Brazilian cerrado**. Journal of Tropical Ecology, v. 17, n. 1, p. 127-148, 2001.

MARQUIS, Robert. J.; DINIZ, Ivone. R. **Interactions Among Cerrado Plants and Their Herbivores: Unique or Typical?** In: The cerrados of Brazil. Columbia University Press, p. 306-328, 2002.

MOLES, A. T.; WESTOBY, M. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? **Oikos**, v. 90, n. 3, p. 517–524, 2000. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2000.900310.x.

MORISSETTE, Jeffrey T.; Richardson, Andrew D.; KNAPP, Alan K.; FISHER, Jeremy I.; GRAHAM, Eric A.; ABATZOGLOU, John; WILSON, Bruce E.; BRESHEARS, David D.; HENEBRY, Geoffrey M.; HANES, Jonathan M.; LIANG, Liang. Tracking the rhythm of the seasons in the face of global change: phenological research in the 21st century. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 7, n. 5, p. 253-260, 2009.

MORELLATO, Leonor. P. C.; ALBERTI, L. F.; HUDSON, Irene L. Applications of circular statistics in plant phenology: a case studies approach. In: Phenological research. Springer, Dordrecht, p. 339-359, 2010.

MORELLATO, Leonor Patrícia Cerdeira; ALBERTON, Bruna et al. Linking plant phenology to conservation biology. **Biological Conservation**, v. 195, p. 60–72, 2016. DOI: 10.1016/j.biocon.2015.12.033.

MURALI, K. S.; SUKUMAR, R. **Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India**. Oecologia, V. 94, N. 1, P. 114–119, 1993. DOI: 10.1007/BF00317311.

NÚÑEZ-FARFÁN, J.; Valverde, P. L. (Ed.). **Evolutionary ecology of plant-herbivore interaction**. Springer Nature Switzerland, 2020. pg. 1-10.

OLIVEIRA, P. E. A. M. **Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de cerrado**. In: Sano, S. M. et al. Cerrado: ecologia e flora. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica; Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 2008.

PINHEIRO, F.; DINIZ, I. R.; COELHO D.; BANDEIRA, M. P. S. **Seasonal**

pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology*, v. 27, n. 2, p. 132-136, 2002.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, Natalia; DIAZ, Sandra; VENDRAMINI, Fernanda; CORNELISSEN, Johannes H.; GURVICH, Diego E.; CABIDO, Marcelo. **Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments.** *Austral Ecology*, v. 28, n. 6, p. 642-650, 2003.

POORTER, L.; PLASSCHE, M. VAN; WILLEMS, S.; BOOT, R. G. A. Leaf traits and herbivory rates of tropical trees species differing in successional status. **Plant Biology**, v. 6, n. 06, p. 746-754, 2004.

PRINGLE, Elizabeth. G.; ADAMS, Rachel I.; BROADBENT, Eben; BUSBY, Posy E.; DONATTI, Camila I.; KURTEN, Erin L.; RENTON, Katherine; DIRZO, Rodolfo. **Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in a seasonally dry tropical forest.** *Biotropica*, v. 43, n. 3, p. 299-308, 2011.

REICH, P. B. **Phenology of tropical forests: patterns.** *Canadian Journal of Botany*, v. 73, n. August 1993, p. 164–174, 1995.

RICHARDSON, Andrew. D. **Tracking seasonal rhythms of plants in diverse ecosystems with digital camera imagery.** *New Phytologist*, v. 222, n. 4, p. 1742-1750, 2019.

ROSSATTO, Davi R.; KOLB, Rosana M. An evergreen neotropical savanna tree (*Gochnatia polymorpha*, Asteraceae) produces different dry-and wet-season leaf types. **Australian Journal of Botany**, v. 57, n. 5, p. 439-443, 2009.

ROSSATO, Davi R.; Seasonal patterns of leaf production in co-occurring trees with contrasting leaf phenology: time and quantitative divergences. **Plant Species Biology**, v. 28, n. 2, p. 138-145, 2013.

SILVA, Danilo. M.; BATALLA, Marcos. A. **Defense syndromes against herbivory in a cerrado plant community.** *Plant Ecology*, v. 212, n. 2, p. 181-193, 2011.

SILVA, Neuza. A. P.; FRIZZAS, Marina R.; OLIVEIRA, Charles M. **Seasonality in insect abundance in the "Cerrado" of Goiás State, Brazil.** *Revista Brasileira de Entomologia*, v. 55, p. 79-87, 2011.

SILVA, Jhonathan O.; ESPÍRITO-SANTO, Mário M.; MORAIS, Helena C. **Leaf traits and herbivory on deciduous and evergreen trees in a tropical dry forest.** *Basic and Applied Ecology*, v. 16, n. 3, p. 210–219, 2015. DOI: 10.1016/J.BAAE.2015.02.005.

SILVA, Jhonathan. O.; ESPÍRITO-SANTO, Mário M.; SANTOS, Joselândio C.; RODRIGUES, Priscyla M. S. Does leaf flushing in the dry season affect leaf traits and herbivory in a tropical dry forest?. *The Science of Nature*, v. 107, n. 6, p. 1-10, 2020.

TOMLINSON, Kyle W.; POORTER, Lourens; STERCK, Frank J.; BORGHETTI, Fabian; WARD, David; DE BIE, Steven; VAN LANGEVELDE, Frank. **Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid savannas on three continents**. *Journal of Ecology*, v. 101, n. 2, p. 430–440, 2013. DOI: 10.1111/1365-2745.12056.

VIOLLE, Cyrille; NAVAS, Marie-Laure; VILE, Denis; KAZAKOU, Elena; FORTUNEL, Claire; HUMMEL, Irène; GARNIER, Eric. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, v. 116, n. 5, p. 882–892, 2007. DOI: 10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x.

WILKINSON, David M.; SHERRATT, Thomas N. Why is the world green? The interactions of top–down and bottom–up processes in terrestrial vegetation ecology. *Plant Ecology & Diversity*, v. 9, n. 2, p. 127–140, 2016.

WOLDA, H. Insect seasonality: why? **Annual review of ecology and systematics**, v. 19, n. 1, p. 1–18, 1988.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, v. 428, p. 821–827, 2004.

8 MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Tabela contendo as famílias, espécies e o número de indivíduos amostrados no presente estudo, previamente identificadas por especialistas

Família	Espécies	Indivíduos
<i>Fabaceae</i>	<i>Acosmium dasycarpum</i>	1
<i>Apocynaceae</i>	<i>Aspidosperma tomentosum</i>	3
<i>Fabaceae</i>	<i>Bowdichia virgilioides</i>	1
<i>Caryocaraceae</i>	<i>Caryocar brasiliensis</i>	5
	<i>Copaifera langsdorffii</i>	3
<i>Fabaceae</i>	<i>Diptychandra aurantiaca</i>	2
<i>Myrtaceae</i>	<i>Myrcia guianensis</i>	2
<i>Melastomataceae</i>	<i>Miconia rubiginosa</i>	5
<i>Myrtaceae</i>	<i>Myrcia splendens</i>	1
<i>Sapotaceae</i>	<i>Pouteria ramiflora</i>	4
<i>Sapotaceae</i>	<i>Pouteria torta</i>	4
<i>Fabaceae</i>	<i>Pterodon pubescens</i>	7
<i>Vochysiaceae</i>	<i>Qualea grandiflora</i>	1
	<i>Vatairea macrocarpa</i>	1
<i>Annonaceae</i>	<i>Xylopia aromatica</i>	1

Tabela S2. Traços foliares levantados para as espécies de estudo e sua relação com as variáveis bióticas e abióticas do ambiente.

Traços	Medida	Relevância ecológica
Área foliar específica <i>Specific Leaf area</i> <i>SLA</i>	cm ² g ⁻¹	Positivamente associado à riqueza nutricional foliar e inversamente associado à longevidade das folhas. Altos valores indicam uma alta qualidade nutricional e, consequente, maior preferência dos insetos herbívoros. Por outro lado, baixos valores sugerem um maior investimento em defesas. Além disso, esse traço está relacionado ao potencial fotossintético e ao crescimento das plantas.
Tenacidade foliar <i>Leaf Toughness</i>	-	Alta tenacidade foliar reduz a herbivoria. Esse aspecto está relacionado a baixa qualidade nutricional foliar. Além disso, há uma relação com o tempo que o inseto fica exposto aos seus inimigos ao se alimentar dessas folhas.
Conteúdo de nitrogênio foliar <i>Leaf nitrogen content</i>	mg. g	Seu alto conteúdo influencia a palatabilidade foliar. Traço que influencia a preferência alimentar dos insetos herbívoros, uma vez que o acesso a esse elemento está associado ao desenvolvimento larval de diversas guildas de insetos. Por fim, é um traço que reflete o trade-off relativo ao potencial fotossintético e a probabilidade de predação
Teor de fósforo <i>Leaf Phosphorus</i>	Mg. g ⁻¹	Assim como o nitrogênio, seu alto conteúdo foliar está relacionado a uma alta qualidade nutricional. Além disso, é um elemento importante para o maquinário fotossintético.

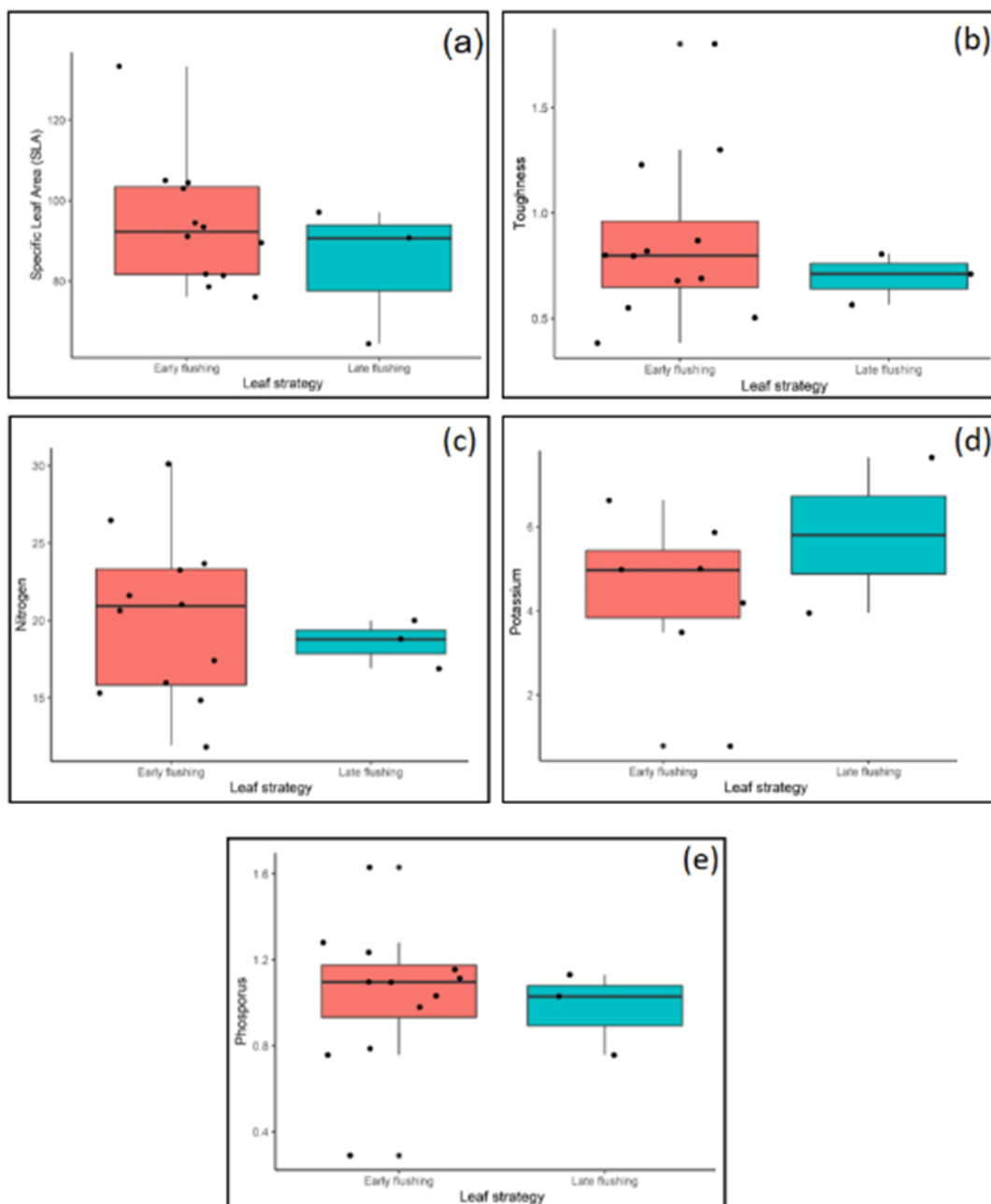


Figura S3: Box plots das diferentes estratégias fenológicas (“Early flushing” e “Late Flushing”) e os traços foliares: (a) Área foliar específica (Specific Leaf Area – SLA); (b) Tenacidade foliar (Toughness); (c) Teor de nitrogênio (Nitrogen); (d) Teor de potássio (Potassium); (e) Teor de fósforo (Phosphorus). A linha média indica o valor médio.

Tabela S3. Traços foliares relacionados a defesa contra a herbivoria. Área foliar específica (*Specific leaf Area* – SLA cm² g⁻¹); Tenacidade foliar (Leaf Toughness - Tgh); Teor de Nitrogênio foliar (mg. g⁻¹) (N); Teor de fósforo (mg. g⁻¹)(P); Teor de potássio (mg. g⁻¹) (K); Média da produção foliar (SOS); Classificação do brotamento (Class. Brot.).

Gênero	Espécie	Hábito foliar	SLA	Tgh	N	P	K	SOS	Class. Brot.	Referências
Acosmium	<i>Acosmium dasycarpum</i>	Decídua	78.63	1.23	21.121	1.032	4.995	272±41	Antecipado	DANTAS, BATALHA, 2012; BATALHA et al. 2011
Aspidosperma	<i>Aspidosperma tomentosum</i>	Decídua	90.660	0.565	19.980	1.130	7.650	291±82	Tardio	BATALHA et al. 2011
Bowdichia	<i>Bowdichia virgilioides</i>	Decídua	89.570	0.690	23.646	0.289	-	272±94	Antecipado	ABE, MIATTO, BATALHA, 2018; MIATTO, WRIGHT, BATALHA, 2016
Caryocar	<i>Caryocar brasiliensis</i>	Decídua	81.470	0.550	21.590	1.630	6.630	208±77	Antecipado	ABE, MIATTO, BATALHA, 2018; BATALHA et al. 2011
Copaifera	<i>Copaifera langsdorffii</i>	Sempreverde	104.950	0.818	26.396	1.235		225±52	Antecipado	MIATTO, WRIGHT, BATALHA, 2016
Diptychandra	<i>Diptychandra aurantiaca</i>	Semidecídua	133.260	0.503	20.730	1.097	3.487	152±62	Antecipado	BATALHA et al. 2011
	<i>Miconia rubiginosa</i>	Sempreverde	64.441	0.712	18.78	1.029	3.955	52±90	Tardio	DANTAS, 2010; SILVA, BATALHA, 2011.
Myrcia	<i>Myrcia splendens</i>	Sempreverde	104.432	0.8	11.928	1.280	4.183	195±56	Antecipado	SILVA, 2010; SILVA, BATALHA, 2011.
	<i>Myrcia guianensis</i>	Sempreverde	93.450	1.3	14.930	1.280	4.183	176±62	Antecipado	SILVA, 2010; SILVA, BATALHA, 2011.
Pouteria	<i>Pouteria ramiflora</i>	Semidecídua	91.080	0.871	16.035	1.095	5.870	215±75	Antecipado	ABE, MIATTO, BATALHA, 2018; BATALHA et al. 2011
	<i>Pouteria torta</i>	Decídua	94.410	0.795	17.430	1.113	4.972	229±61	Antecipado	BATALHA et al. 2011
Pterodon	<i>Pterodon pubescens</i>	Semidecídua	76.090	0.383	30.220	1.155	-	217±57	Antecipado	FRANCO et al., 2005; MIATTO, WRIGHT, BATALHA, 2016
	<i>Qualea grandiflora</i>	Decídua	97.080	0.806	16.920	0.757	-	32±33	Tardio	FRANCO et al., 2005; MIATTO, WRIGHT, BATALHA, 2016
Vatairea	<i>Vatairea macrocarpa</i>	Decídua	81.710	1.803	15.212	0.787	-	252±66	Antecipado	MIATTO, WRIGHT, BATALHA, 2016
Xylopia	<i>Xylopia aromatica</i>	Semidecídua	103.020	0.679	23.21	0.98	-	272±72	Antecipado	CIANCIARUSO et al., 2013; MIATTO, WRIGHT, BATALHA, 2016