



Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-graduação em Ecologia

# **Variação na diversidade de insetos e herbivoria entre grupos fenológicos de uma floresta tropical seca**

JHONATHAN DE OLIVEIRA SILVA

Brasília – DF  
Agosto de 2014



Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Programa de Pós-graduação em Ecologia

## Variação na diversidade de insetos e herbivoria entre grupos fenológicos de uma floresta tropical seca

**Aluno:** Jhonathan de Oliveira Silva

**Orientadora:** Helena Castanheira de Moraes

**Co-orientador:** Mário M. Espírito Santo

Tese apresentada ao programa  
de Pós-Graduação em Ecologia  
como requisito para a obtenção  
do título de Doutor em Ecologia.

Brasília, agosto de 2014



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA


Tese de Doutorado


**JHONATHAN DE OLIVEIRA SILVA**

Título:

“Variação na diversidade de insetos e herbivoria entre grupos fenológicos de uma floresta tropical seca”.

**Banca Examinadora:**


  
**Profa. Dra. Helena Castanheira de Morais**  
Presidente  
ECL/UnB

  
**Prof. Dr. Aldicir Scariot**  
Membro Titular  
Embrapa/Cenargen

**Prof. Dr. Lee Dyer**  
Membro Titular  
Universidade do Reno/EUA

  
**Prof. Dr. Mário Almeida Neto**  
Membro Titular  
ECL/UFG

  
**Prof. Dr. José Carlos Sousa Silva**  
Membro Titular  
(Embrapa Cerrados/CPAC)

  
**Prof. Dr. John Du Vall Hay**  
Suplente  
ECL/UnB

Brasília, 21 de agosto de 2014.

A minha esposa, família e amigos que sempre me apoiaram.

(dedico)

*Coragem, coragem, se o que você quer*

*é aquilo que pensa e faz*

*Coragem, coragem, eu sei que você pode mais.....*

(Raul Seixas)

## **AGRADECIMENTOS**

À minha esposa Priscyla Maria, pelo apoio em todos os momentos e por me fazer acreditar que sou capaz de realizar meus sonhos.

Aos meus familiares (e minha nova família Rodrigues) por todo apoio e amor que têm me dedicado.

À minha orientadora Helena Castanheira de Moraes pela confiança, orientação e apostar em minhas ideias.

Ao meu co-orientador Mário M. Espírito-Santo, pela amizade, oportunidade, confiança e ensinamentos durante todos esses anos; pelas valiosas sugestões e por ter me apresentado a fascinante mata seca.

Aos amigos que me ajudaram durante o desenvolvimento deste trabalho, em campo ou em laboratório: Alessandra Alvarenga, Aline Mendes, Camila Leal, Flávio Mota, Joselândio Côrrea, Kamilla Tolentino, Sarah Freitas e Thiago Silva. Muito obrigado por poder recorrer a vocês durante a execução de diferentes etapas deste trabalho.

Aos amigos Elisa Alvin (e família), Francisco Diogo (e família), John Robert, Clara Louzada, Geraldo Freire-Jr, Danilo Fortunato e Neuza Aparecida, verdadeiros amigos que conquistei durante este curso.

A todos os amigos que fizeram parte desta nova conquista na minha vida, com certeza os momentos de felicidade ao lado de vocês me fizeram fugir um pouco da realidade da pós-graduação.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia (UnB) e professores pelos ensinamentos.

Agradeço ainda ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento (CNPq) pela bolsa concedida, a Rede colaborativa Tropi-Dry, Instituto Interamericano de Mudanças Climáticas (IAI) e a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo apoio financeiro para execução do projeto.

Ao José Luis Vieira, gerente do Parque Estadual da Mata Seca, por todo apoio durante as idas ao campo.

Enfim, agradeço a todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização desse trabalho.

## ÍNDICE

Lista de Figuras.....	ix
Lista de Tabelas.....	xii
Resumo Geral .....	xiv
Abstract .....	xvi
Introdução Geral.....	18
Referências Bibliográficas.....	22

### **Capítulo I - Variação temporal na diversidade de insetos no dossel de uma floresta tropical seca: plantas sempre verdes atuam como refúgio na estação seca?**

Resumo.....	27
Introdução.....	28
Material e Métodos.....	30
Resultados.....	36
Discussão.....	44
Conclusões.....	52
Referências Bibliográficas.....	54
Anexos.....	62

### **Capítulo II - Características foliares e herbivoria entre plantas decíduas e sempre verdes em uma floresta tropical seca**

Resumo.....	74
Introdução .....	75
Material e Métodos .....	78
Resultados .....	84
Discussão .....	92

Conclusões.....	98
Referências Bibliográficas.....	99
Anexos.....	105

**Capítulo III - Produção de folhas durante a estação seca e suas consequências  
sobre a herbivoria e características foliares em uma floresta tropical seca**

Resumo.....	109
Introdução.....	110
Material e Métodos.....	112
Resultados.....	117
Discussão.....	125
Conclusões.....	131
Referências Bibliográficas.....	132
Anexos.....	139
<b>Considerações Finais.....</b>	<b>140</b>



## LISTA DE FIGURAS

### **Capítulo I - Variação temporal na diversidade de insetos no dossel de uma floresta tropical seca: plantas sempre verdes atuam como refúgio na estação seca?**

**Figura 1.** (a) Porcentagem de contribuição das diferentes ordens para a abundância total de insetos e (b) média da abundância total de insetos por armadilha para amostras realizadas em quatro períodos: estação chuvosa, transição chuva-seca, estação seca e transição seca-chuvosa. Na categoria outros da figura (a) estão agrupados as ordens: Blattaria, Phasmida, Isoptera e Mantodea. Barras de erro representam o erro padrão da média.....37

**Figura 2.** Ordenação de 72 armadilhas amostradas em quatro períodos (estação chuvosa, transição chuva-seca, estação seca e transição seca-chuvosa) através de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS), usando a composição das famílias de herbívoros (mastigadores e sugadores) e mariposas (Lepidoptera: Heterocera) e de espécies de abelhas (Hymenoptera: Apoidea).....42

**Figura 3.** (a) Abundância e (b) riqueza média de insetos herbívoros mastigadores por armadilha; (c) Abundância e (d) riqueza média de insetos herbívoros sugadores por armadilha sobre plantas decíduas e sempre verdes amostradas em quatro períodos (estação chuvosa, transição chuva-seca, estação seca e transição seca-chuvosa) de uma floresta tropical seca. O uso de diferentes letras sobre as barras indica diferença entre estações, enquanto o uso de “\*” indica diferença entre grupo fenológico dentro da estação ( $p < 0,05$ ). Barras de erro representam o erro padrão da média.....43

**Figura 4.** (a) Abundância e (b) riqueza média de abelhas por armadilha; (c) Abundância e (d) riqueza média de mariposas por armadilha sobre plantas decíduas e sempre verdes amostradas em quatro períodos (estação chuvosa, transição chuva-seca, estação seca e transição seca-chuvosa) de uma floresta tropical seca. O uso de diferentes letras sobre as barras indica diferença entre estações, enquanto o uso de “\*” indica diferença entre grupo fenológico (decíduo e sempre verde) dentro da estação ( $p < 0,05$ ). Barras de erro representam o erro padrão da média.....44

## Capítulo II - Características foliares e herbivoria entre plantas decíduas e sempre verdes em uma floresta tropical seca

**Figura 1.** Porcentagem média de folhas verdes no dossel de espécies decíduas, sempre verdes e precipitação média mensal de 2007-2012 no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS). As espécies decíduas foram representadas pelo valor médio agrupado para *S. glandulosum*, *H. reticulatus* e *C. duarteanum*, enquanto as sempre verdes foram representadas por *A. polyneuron*, *G. marginata* e *Z. joazeiro*. A barra preta horizontal indica a estação seca no PEMS.....80

**Figura 2.** Características foliares avaliadas para o conglomerado total de plantas decíduas e sempre verdes (colunas tracejadas; painel superior), e separadas de acordo com a idade foliar para cada grupo fenológico (colunas pretas e brancas; painel inferior). Barras de erro representam o erro padrão da média ( $n = 60$ ). \* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$ ; \*\*\* =  $P < 0,001$  e (ns) = não significante.....86

**Figura 3.** Taxa média de herbivoria (% de área foliar removida por dia) sobre plantas decíduas e sempre verdes, comparando o conglomerado total de plantas de cada tipo fenológico (colunas tracejadas; painel superior) e separadas de acordo com a idade foliar para cada grupo fenológico (colunas pretas e brancas; painel inferior). Barras de erro representam o erro padrão da média ( $n = 60$ ). \* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$  e \*\*\* =  $P < 0,001$ .....88

**Figura 4.** Área foliar removida (%) em função (a) da área foliar específica (SLA), (b) compostos fenólicos e (c) conteúdo de nitrogênio em plantas decíduas e sempre verdes de uma floresta tropical seca ( $n = 60$ ). As curvas foram construídas utilizando-se os parâmetros obtidos através do modelo mínimo adequado (Anexo 1) e ajustadas para função exponencial (anti-log). Círculos vazios (decíduas) e preenchidos (sempre verdes) representam valores obtidos após a soma dos resíduos com os valores preditos de cada variável, assumindo valor médio para as outras co-variáveis.....91

### Capítulo III - Produção de folhas durante a estação seca e suas consequências sobre a herbivoria e características foliares em uma floresta tropical seca

**Figura 1.** (a) Precipitação total mensal (mm) e comprimento de luz no dia (horas) no Parque Estadual da Mata Seca de 2007-2009; (b) Porcentagem média mensal de folhas verdes (média  $\pm$  erro padrão) para copa de *Cochlospermum vitifolium*, *Commiphora leptophloeos* e *Manihot anomala* (n = 15 indivíduos para cada espécie). Barras verticais sombreadas delimitam a duração das estações chuvosa em ambos os painéis (a) e (b).....119

**Figura 2.** Porcentagem média de área foliar removida em folhas jovens produzidas nas estações seca (coorte 1) e chuvosa (coorte 2) para as espécies decíduas suculentas: *Cochlospermum vitifolium*, *Commiphora leptophloeos* e *Manihot anomala* (n = 20 indivíduos para cada espécie). O uso de “\*” indica  $P < 0,05$ . Barras de erro indicam o erro padrão.....120

**Figura 3.** Média das características foliares: (a) área foliar específica (SLA;  $\text{cm}^2/\text{g}$ ), (b) espessura foliar (mm) e (c) concentração de compostos fenólicos (mg/g) em folhas jovens produzidas durante as estações seca (coorte 1) e chuvosa (coorte 2) para indivíduos de *Cochlospermum vitifolium*, *Commiphora leptophloeos* e *Manihot anomala* (n = 20 indivíduos para cada espécie). O uso de “\*” indica  $P < 0,05$ . Barras de erro indicam o erro padrão.....123

**Figura 4.** (a) Área foliar removida (%), (b) área foliar específica (SLA;  $\text{cm}^2/\text{g}$ ) e (c) concentração de compostos fenólicos (mg/g) em folhas jovens produzidas durante a estação seca pelas espécies decíduas suculentas (*Cochlospermum vitifolium*, *Commiphora leptophloeos* e *Manihot anomala*) comparada a folhas jovens da comunidade decídua produzidas durante a estação chuvosa (média  $\pm$  erro padrão; n = 44). Letras diferentes sobre e dentro das colunas representam médias estatisticamente diferentes ( $P < 0,05$ ).....124

## LISTA DE TABELAS

### **Capítulo I - Variação temporal na diversidade de insetos no dossel de uma floresta tropical seca: plantas sempre verdes atuam como refúgio na estação seca?**

**Tabela 1.** *Deviance* dos modelos lineares generalizados (GLMs) para avaliar os efeitos da estação, grupo fenológico (decíduo e sempre verde) e a interação entre eles sobre a abundância total de insetos, abundância e riqueza de herbívoros de vida livre (mastigadores e sugadores) e polinizadores (abelhas e mariposas). Para todos os modelos foi utilizado distribuição de erros *quasipoisson* com função de ligação (log), (n = 72 para cada modelo).....38

**Tabela 2.** Efeito do turno do dia (diurno x noturno) sobre a abundância total de insetos, abundância e riqueza de herbívoros de vida livre (mastigadores e sugadores) e polinizadores (abelhas e mariposas) para quatro períodos das estações (chuvosa, transição chuva-seca, seca e transição seca-chuvosa). O uso de “\*” indica  $p < 0,05$  obtido por meio de modelos generalizados de efeitos mistos (GLMMs), ajustados para função de ligação *poisson* ou binomial negativa em caso de sobredispersão (n = 18 para cada modelo).....41

### **Capítulo II - Características foliares e herbivoria entre plantas decíduas e sempre verdes em uma floresta tropical seca**

**Tabela 1.** Análise de variância de modelos lineares de efeitos mistos para avaliar o efeito do grupo fenológico (decíduo e sempre verde), idade foliar (jovem e madura) e a interação grupo fenológico e idade foliar sobre a espessura foliar, área foliar específica (SLA), conteúdo de água, compostos fenólicos, taninos, nitrogênio e taxa de herbivoria (n = 60 para cada modelo).....85

**Tabela 2.** Características foliares e taxa de herbivoria em folhas jovens e maduras de espécies decíduas e sempre verdes em floresta tropical seca. \* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$  e \*\*\* =  $P < 0,001$ . As análises foram realizadas para cada espécie (n = 20).....89

**Tabela 3.** *Deviance* dos modelos lineares generalizados (GLMs) mostrando os efeitos do grupo fenológico, espessura foliar, área foliar específica (SLA), conteúdo de água, compostos fenólicos totais, taninos e conteúdo de nitrogênio sobre o dano foliar. Apenas dados de folhas jovens foram usados para essas análises (n = 60).....92

**Capítulo III - Produção de folhas durante a estação seca e suas consequências sobre a herbivoria e características foliares em uma floresta tropical seca**

**Tabela 1.** Correlação entre a média mensal de folhas verdes (%) para as diferentes espécies decíduas suculentas que antecipam a produção de folhas e as variáveis abióticas: precipitação total mensal e comprimento médio do dia (n = 24).....120

**Tabela 2.** Análise de variância dos modelos lineares generalizados (GLMs) para avaliar a área foliar perdida (%) e atributos foliares sobre coortes foliares produzidas nas estações seca e chuvosa em três espécies decíduas suculentas (*Cochlospermum vitifolium*, *Commiphora leptophloeos* e *Manihot anomala*) em floresta tropical seca. O uso de “\*” indica  $P < 0,05$  (n = 20 indivíduos para cada espécie).....121

## RESUMO GERAL

Em florestas tropicais secas (FTSs) existe uma forte sazonalidade na disponibilidade de recursos vegetais e condições climáticas, importantes mecanismos na estruturação de comunidades de insetos. Nesse ecossistema, plantas decíduas e sempre-verdes coexistem, mas apresentam diferente longevidade foliar, eficiência no uso de recursos, síndromes foliares defensivas e consumo por herbívoros. Embora, a maioria das espécies vegetais decíduas produzam folhas de maneira sincrônica no início da estação chuvosa, algumas espécies decíduas suculentas podem antecipar a produção de folhas e gerar um mecanismo de escape temporal de herbívoros. Esse estudo teve como objetivo avaliar a variação temporal de diferentes grupos funcionais de insetos (herbívoros e polinizadores) entre estações, turno do dia e grupos fenológicos. Além disso, foi verificado a produção de defesas foliares e níveis de herbivoria em plantas de diferente fenologia foliar (decíduas de caule suculento, decíduas e sempre verdes). O estudo foi realizado no Parque Estadual da Mata Seca, Manga (Minas Gerais). Ao contrário do esperado, foi encontrada maior abundância de insetos na estação seca que na chuvosa, principalmente devido à herbívoros de hábito sugador, existindo baixa sobreposição de espécies entre as estações. Durante a estação seca: (1) as plantas sempre verdes sustentaram maior diversidade de herbívoros; e (2) os insetos, exceto polinizadores, apresentaram maior atividade noturna. No geral, plantas decíduas apresentaram maiores taxas de herbivoria foliar e nitrogênio e menor concentração de defesas foliares do que plantas sempre verdes. A coorte foliar produzida durante a estação seca pelas espécies decíduas suculentas apresentou menor herbivoria e defesas foliares que: (1) a coorte produzida durante a estação chuvosa pelas mesmas espécies, e (2) do que as folhas produzidas no início da estação chuvosa pela comunidade decídua. O presente estudo suportou a hipótese que insetos herbívoros residentes em períodos secos podem ser bem

adaptados (restrições fisiológicas ou comportamentais) às condições ambientais adversas das FTSs, apresentando preferência de voo noturno e principalmente sobre plantas sempre verdes. Provavelmente, existiu uma convergência adaptativa sobre as características foliares entre diferentes grupos fenológicos, baseada em diferentes adaptações fisiológicas e risco de ataque por herbívoros.

**Palavras-chaves:** Convergência adaptativa; defesas foliares; floresta decidual; grupos fenológicos; herbivoria foliar; produção de folhas na seca; sazonalidade de insetos; síndromes foliares.

## ABSTRACT

Tropical dry forests (TDFs) are marked by strong seasonality in the availability of plant resources and climatic conditions that are important mechanisms in structuring insect communities. In this ecosystem, deciduous and evergreen trees coexist but have different leaf longevity, efficiency in resource use, defensive leaf syndromes and edibility for herbivores. Although most deciduous species leaf flushing synchronously at the beginning of the rainy season, some deciduous stem-succulent species can anticipate leaf production and to produce new leaves in high enough abundance at the end of the dry season, a mechanism of temporal escape from herbivores. The aim of this study was to evaluate the temporal variation of insects (herbivores and pollinators) among seasons, day-shift and plant phenological groups. Furthermore, we verified leaf defenses and herbivory on trees with different leaf phenology (deciduous stem-succulent, deciduous and evergreen). This study was conducted at the Mata Seca State Park, Manga in Minas Gerais state. We found a greater insect abundance in the dry season, due to mostly sap-sucking herbivores, and there was low species overlap among seasons. In the dry season: (1) evergreen trees supported a greater diversity of herbivores; and (2) the insects, except for pollinators, had higher activity during nighttime. In general, deciduous trees had higher leaf herbivory rates and nitrogen content and lower levels of leaf defenses than evergreen trees. Leaf cohort produced at the end of the dry season by deciduous stem-succulent species had lower herbivory and leaf defenses than: (1) the leaf cohort produced in the rainy season by same species; and (2) the leaves produced at the beginning of the rainy season by deciduous community. This study supported the hypothesis that insect herbivores resident in the dry season may be well adapted (physiological or behavioral constraints) to adverse environmental conditions in TDF. Likely, there was an adaptive convergence on defensive leaf



syndromes among different phenological groups shaped by contrasting physiological adaptations and risk of attack by herbivores.

**Key words:** Deciduous forest; dry season-leaf flushing; evolutionary convergence; insect seasonality; leaf defenses; leaf herbivory; leaf-trait syndromes; phenological groups.

## INTRODUÇÃO GERAL

Compreender os mecanismos determinantes dos padrões de riqueza e abundância das espécies em diferentes escalas temporais e espaciais tem sido um dos principais enfoques ecológicos das últimas décadas (Tauber et al. 1986, Storch & Gaston 2004, Neves et al. 2014, Wardhaugh 2014). De modo geral, variações na disponibilidade de recursos e condições ambientais afetam a intensidade das forças *bottom-up* e *top-down* (Boege 2005, Stiling & Moon 2005, Silva et al. 2012). Tais fatores têm sido frequentemente considerados para explicar padrões de organização de comunidades de insetos, principalmente herbívoros, e estabelecer estratégias para a conservação dos recursos naturais (Basset et al. 2003).

Estudos sobre variação sazonal da disponibilidade de recursos vegetais e da diversidade das comunidades animais associadas, principalmente de insetos, já foram observados para florestas tropicais úmidas e temperadas (Wolda 1978, 1988, Didham & Springate 2003, Grimbacher & Stork 2009). Porém, pouco se conhece a respeito da variação espaço-temporal de insetos e dos mecanismos determinantes desta variação em comunidades presentes em ambientes altamente sazonais como as florestas tropicais secas (FTSs). As FTSs são ecossistemas dominados por árvores com um dossel relativamente contínuo e onde o estrato herbáceo é pouco frequente (Mooney et al. 1995, Pennington et al. 2009), estando presente somente durante a estação chuvosa. Segundo Sánchez-Azofeifa et al. (2005), FTSs são vegetações tipicamente decíduas (com pelo menos 50% de deciduidade foliar na estação seca do ano), com temperatura anual média  $\geq 25^{\circ}\text{C}$  e precipitação anual média entre 700 e 2000 mm, com pelo menos três meses secos (precipitação  $\leq 100$  mm/mês) por ano. Existe uma lacuna de pesquisa científica em FTSs em comparação às florestas tropicais úmidas, com informação científica fragmentada e limitada a poucas áreas, localizadas principalmente no México e na Costa Rica (Sánchez-Azofeifa et al. 2005, Miles et al. 2006). No Brasil, essas

formações vegetais são encontradas principalmente nas regiões central e nordeste, ocupando cerca de 3,02% do território nacional (Sevilha et al. 2004). Considerando o alto grau de ameaça e perda de habitat, aliado à sua grande importância para conservação da biodiversidade em relação à alta frequência de endemismo de plantas, este ecossistema deveria ser conservado prioritariamente (Miles et al. 2006, Pennington et al. 2009, Portillo-Quintero & Sánchez-Azofeifa 2010).

Os insetos são os animais mais diversos e abundantes nos dosséis florestais (Price 2002, Basset et al. 2003, 2012). Desta forma, os mecanismos que organizam as comunidades de artrópodes devem ser bem compreendidos, especialmente para se preservar estes organismos e gerar hipóteses que possam explicar os processos reguladores e mantenedores da diversidade dos dosséis (Basset et al. 2003). Contudo, os estudos relativos a padrões de diversidade de insetos em dossel de sistemas florestais brasileiros ainda são escassos (veja Neves et al. 2014). Durante a estação seca nas FTSs, apenas plantas sempre verdes permanecem com folhas (Giraldo & Holbrook 2011, Pringle et al. 2011) e há uma marcante redução na diversidade de insetos (Janzen 1973, Dirzo & Domínguez 1995). Dessa forma, florestas ripárias adjacentes ou árvores sempre verdes presentes nas FTSs poderiam atuar como sítios de refúgio para insetos durante períodos secos (Janzen 1973, Stanton 1975).

Em ambientes tropicais, é sugerido que a defesa de plantas seja um mecanismo evolutivo em resposta a grande pressão de herbívoros (Coley & Barone 1996, Johnson 2011). Alguns artigos recentes destacam a convergência adaptativa de características foliares defensivas entre diferentes grupos fenológicos de plantas (*e.g.*, decíduo e sempre verde) (Franco et al. 2005, Chaturvedi et al. 2011, Pringle et al. 2011, Méndez-Alonzo et al. 2012). O contraste na disponibilidade de folhas entre esses grupos fenológicos tem potencial para afetar as interações herbívoro-planta (Dirzo & Domínguez 1995, Dirzo & Boege 2008). Assim, a constante disponibilidade de folhas

em plantas sempre verdes poderia: (1) acarretar em um maior risco de ataque por herbívoros; e (2) ter favorecido uma pressão seletiva para maior investimento em defesas estruturais por estas plantas (veja Stanton 1975, Janzen & Waterman 1984, Dirzo & Boege 2008). Em outros casos, algumas plantas desenvolveram um mecanismo de escape no tempo, produzindo folhas quando a probabilidade de herbivoria é baixa (Coley & Barone 1996), ou seja, antes do início da estação chuvosa (Aide 1991, 1992, Sloan et al. 2006). Nesse contexto, vários atributos foliares podem ser usados para inferir adaptação, e assim, as defesas de plantas podem ser abordadas como múltiplos atributos (*e.g.*, síndromes de defesa) que interagem sinergicamente para maximizar o fitness da planta (veja Agrawal & Fishbein 2006).

Embora existam diversos estudos sobre sazonalidade de insetos, defesas de plantas e herbivoria em FTSs no México e na Mesoamérica (Janzen 1973, 1981, Janzen & Waterman 1984, Dirzo & Domínguez 1995, Boege 2005, Dirzo & Boege 2008), esse tipo de estudo tem sido pouco realizado em FTSs brasileiras (veja Silva et al. 2012, Neves et al. 2014). O presente estudo visa avaliar a variação temporal de diferentes grupos funcionais de insetos (herbívoros e polinizadores) entre estações, turno do dia e grupos fenológicos. Além disso, foi verificado a produção de defesas foliares e níveis de herbivoria em plantas de diferente fenologia foliar (decíduas de caule suculento, decíduas e sempre verdes). Para uma melhor compreensão das hipóteses que foram testadas, a tese foi dividida em três capítulos, todos realizados em uma FTS no norte de Minas Gerais, além da introdução e considerações finais.

O primeiro capítulo; “Variação temporal na diversidade de insetos no dossel de uma floresta tropical seca: plantas sempre verdes atuam como refúgio durante a estação seca?”, teve como objetivo testar as seguintes hipóteses: (1) existe mudança na composição de espécies entre os períodos das estações; (2) existe uma redução na abundância e riqueza de insetos durante a estação seca; (3) durante a estação seca há um

aumento na riqueza e abundância de insetos em plantas sempre verdes quando comparado às decíduas; e (4) a atividade de insetos difere entre os turnos do dia, havendo fauna com maior atividade noturna durante a estação seca.

O segundo capítulo; “Características foliares e herbivoria entre plantas decíduas e sempre verdes em uma floresta tropical seca”, teve como objetivo testar as seguintes hipóteses: (1) folhas de plantas sempre verdes (maior longevidade) apresentam maior acúmulo de defesas baseadas em carbono (compostos fenólicos, taninos e espessura) e menor qualidade nutricional (conteúdo de água e nitrogênio), sendo, portanto menos consumidas por herbívoros quando comparadas às plantas decíduas; (2) independentemente do grupo fenológico, folhas maduras apresentam menor palatabilidade e consumo foliar do que folhas jovens; e (3) a porcentagem de herbivoria em plantas de ambos os grupos fenológicos é afetada pela composição físico-química foliar.

O terceiro capítulo; “Produção de folhas durante a estação seca e suas consequências sobre a herbivoria e características foliares em uma floresta tropical seca”, teve como objetivo testar as seguintes hipóteses: (1) A fenologia foliar das espécies “decíduas de caule suculento” está positivamente relacionada à precipitação ou disponibilidade de luz; e (2) plantas que antecipam a produção de folhas novas, “decíduas suculentas”, apresentam menores níveis de herbivoria e baixo investimento em defesas quando comparado às demais espécies decíduas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agrawal AA, Fishbein M (2006) Plant defense syndromes. *Ecology* 87: S132–S149.
- Aide TM (1991) Synchronous leaf production and herbivory in juveniles of *Gustavia superba*. *Oecologia* 88: 511-514
- Aide TM (1992) Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24: 532-537.
- Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL (2003) Arthropods of tropical forests spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge University Press, Cambridge, 474p.
- Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, Didham RK, Guilhaumon F, Missa O, Novotny V, Ødegaard F, Roslin T, Schmidl J, Tishechkin AK, Winchester NN, Roubik DW, Aberlenc HP, Bail J, Barrios H, Bridle JR, Castaño-Meneses G, Corbara B, Curletti G, Rocha WD, Bakker D, Delabie JHC, Dejean A, Fagan LL, Floren A, Kitching RL, Medianero E, Miller SE, Oliveira EG, Orivel J, Pollet M, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Schmidt JB, Sørensen L, Leponce M (2012) Arthropod diversity in a Tropical Forest. *Science* 338: 1481-1484.
- Boege K (2005) Herbivore attack in *Casearia nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture. *Oecologia* 143: 1432-1939.
- Chaturvedi RK, Raghubanshi AS, Singh JS (2011) Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: a review. *Journal of Biosciences* 36: 1-19.
- Coley PD, Barone JA (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-35.
- Didham RK, Springate ND (2003) Determinants of temporal variation in community structure. In: Basset Y, Novotny V, Miller S, Kitching R (eds) *Arthropods of tropical forests: Spatio-Temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 40-53.

- Dirzo R, Domínguez CA (1995) Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. In: Bullock SH, Mooney A, Medina E (eds) Seasonally dry tropical forest. Cambridge University Press, Cambridge, pp 304-325.
- Dirzo R, Boege K (2008) Patterns of herbivory and defense in tropical dry and rain forests. In: Carson W, Schnitzer SA (eds) Tropical forest community ecology. Blackwell Science, West Sussex, pp 63-78.
- Franco AC, Bustamante M, Caldas LS, Goldstein G, Meinzer FC, Kozovits AR, Rundel P, Coradin VTR (2005) Leaf functional traits of Neotropical Savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Tree* 19: 326-335.
- Giraldo JP, Holbrook NM (2011) Physiological mechanisms underlying the seasonality of leaf senescence and renewal in Seasonally Dry Tropical Forest trees. In: Dirzo R, Young HS, Mooney HA, Ceballos G (eds) Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and conservation. Island Press, Washington, pp 129-140.
- Grimbacher PS, Stork NE (2009) Seasonality of a diverse beetle assemblage inhabiting lowland tropical rain forest in Australia. *Biotropica* 41: 328–337.
- Janzen DH (1973) Sweep samples of tropical foliage insects: Effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day and insularity. *Ecology* 54(3): 687-708.
- Janzen DH (1981) Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13: 271-282.
- Janzen DH, Waterman PG (1984) A seasonal census of phenolics, fibre and alkaloids in foliage of forest trees in Costa Rica: some factors influencing their distribution and relation to host selection by Sphingidae and Saturniidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 21: 439-454.
- Johnson MTJ (2011) Evolutionary ecology of plant defences against herbivores. *Functional Ecology* 25: 305-311.

- Méndez-Alonzo R, Paz H, Zuluaga RC, Rosell JA, Olson ME (2012) Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* 93: 2397–2406.
- Miles L, Newton A, DeFries R, Ravilious C, May I, Blyth S, Kapos V, Gordon J (2006) A global overview of the conservation status of Tropical Dry Forests. *Journal of Biogeography* 33: 491–505.
- Mooney HA, Bullock SH, Medina E (1995) Introduction. In: Bullock H, Mooney HA, Medina E. (eds) *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 1-8.
- Neves FS, Silva JO, Espírito-Santo MM, Fernandes GW (2014) Insect herbivores and leaf damage along successional and vertical gradients in a tropical dry forest. *Biotropica* 46:14-24.
- Pennington RT, Lavin M, Oliveira-Filho AT (2009) Woody plant diversity, evolution and ecology in the tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 437-457.
- Portillo-Quintero CA, Sánchez-Azofeifa GA (2010) Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143: 144-145.
- Price PW (2002) Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research* 17: 241-247.
- Pringle EG, Adams RI, Broadbent E, Busby PE, Donatti CI, Kurten EL, Renton K, Dirzo R (2011) Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in a Seasonally Dry Tropical Forest. *Biotropica* 43(3): 299–308.
- Sánchez-Azofeifa GA, Quesada M, Rodríguez JP, Nassar JM, KE Stoner; Castillo A, Garvin T, Zent EL, Calvo-Alvarado JC, Kalacska MER, Fajardo L, Gamon JA, Cuevas-Reyes P (2005) Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica* 37: 477–485.



- Silva JO, Espírito-Santo MM, Melo GA (2012) Herbivory on *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest. *Arthropod-Plant Interactions* 6: 45–57.
- Sevilha AC, Scariot A, Noronha SE (2004) Estado atual da representatividade de Unidades de Conservação em Florestas Estacionais Deciduais no Brasil. In: Sociedade Brasileira de Botânica (eds). *Biomass Florestais-Annals of the 55th Congresso Nacional de Botânica*, Sociedade Brasileira de Botânica, São Paulo, pp 1-63.
- Sloan SA, Zimmerman JK, Sabat AB (2006) Phenology of *Plumeria alba* and its herbivores in a tropical dry forest. *Biotropica* 39: 195-201.
- Stanton N (1975) Herbivore pressure on two types of tropical forests. *Biotropica* 7: 8-11
- Stiling P, Moon DC (2005) Quality or quantity: the direct and indirect effects of host plants on herbivores and their natural enemies. *Oecologia* 142: 413-420.
- Storch D, Gaston KJ (2004) Untangling ecological complexity on different scales of space and time. *Basic and Applied Ecology* 5: 389-400.
- Tauber MJ, Tauber CA, Masaki S (1986) *Seasonal adaptations of insects*. Oxford University Press, New York, 411p.
- Wardhaugh CW (2014) The spatial and temporal distributions of arthropods in forest canopies: uniting disparate patterns with hypotheses for specialization. *Biological Reviews* (doi: 10.1111/brv.12094)
- Wolda H (1978) Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology* 47: 369–381.
- Wolda H (1988) Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 1–18.

---

## **Capítulo I**

---

**Variação temporal na diversidade de insetos no dossel de uma floresta tropical seca: plantas sempre verdes atuam como refúgio na estação seca?**

## RESUMO

Este estudo avaliou a variação temporal na riqueza e abundância de insetos (herbívoros e polinizadores) em diferentes estações (seca, chuvosa e transições), turnos do dia (diurno e noturno) e grupos fenológicos de plantas (decíduas e sempre verdes) de uma floresta tropical seca. As seguintes hipóteses foram testadas: (1) existe mudança na composição de espécies, com redução na abundância e riqueza de insetos durante a estação seca; (2) plantas sempre verdes atuam como refúgio para insetos durante a estação seca; e (3) a atividade de insetos difere entre os turnos do dia, existindo uma fauna com maior atividade noturna durante a estação seca. Foi amostrado um total de 7125 insetos em 72 armadilhas de interceptação de voo. Ao contrário do esperado, nossos resultados revelaram uma maior abundância de insetos na estação seca, existindo uma baixa sobreposição de espécies entre as estações. Durante a estação seca, plantas sempre verde sustentaram uma maior abundância e riqueza de herbívoros. No geral, maior abundância de insetos foi encontrada no período noturno, mas abelhas apresentaram atividade diurna. A busca por padrão temporal na diversidade de insetos não é uma tarefa fácil, dada a miríade de grupos funcionais bem como a influência de diferentes condições abióticas e recursos alimentares. Os resultados sugerem que insetos herbívoros residentes em períodos secos podem ser bem adaptados às condições ambientais adversas das FTSS, apresentando preferência de voo noturno e principalmente sobre plantas sempre verdes, na qual podem atuar como refúgios úmidos.

## INTRODUÇÃO

Em ambientes com período seco bastante acentuado, uma forte sazonalidade é descrita para os grupos de invertebrados (Wolda 1978, 1988, Janzen 1973, 1987, Pinheiro et al. 2002, Vasconcellos et al. 2010, Silva et al. 2011, Freire-Jr et al. 2014). Variações sazonais nas condições climáticas, na disponibilidade de alimento e na abundância de inimigos naturais são conhecidas por terem forte influência sobre a abundância e/ou atividade dos insetos (Wolda 1988, Aguiar & Martins 1997, Zanella & Martins 2003, Vasconcellos et al. 2010, Scherrer et al. 2010, Freire-Jr et al. 2014). Os insetos compreendem os mais diversos grupos funcionais (*i.e.*, estão entre os principais herbívoros e polinizadores nos ecossistemas tropicais) (Bawa 1990, Price 2002, Basset et al. 2012), e diferem em vários aspectos de suas histórias de vida, tais como hábito alimentar, mobilidade, tempo de desenvolvimento, exposição a inimigos naturais e sensibilidade a fatores microclimáticos (Janzen 1987, Price 1997, Stone & Schönrogge 2003, Wardhaugh 2014). Portanto, grupos ecológicos e taxonomicamente diferentes de insetos podem não responder da mesma forma às mudanças sazonais em florestas tropicais.

As florestas tropicais secas (FTSs) são vegetações marcadas pela variação sazonal na disponibilidade de recursos e condições climáticas, deciduidade foliar maior que 50% na estação seca do ano e pelo menos três meses com precipitação inferior a 100 mm/mês (Murphy & Lugo 1986, Sánchez-Azofeifa et al. 2005). As espécies de insetos que ocorrem nesse ecossistema podem apresentar duas estratégias para atravessar o período desfavorável: migrar no tempo, por meio de processos de diapausa, ou migrar no espaço, deslocando-se para setores que apresentem recursos necessários à sobrevivência (Janzen 1973, 1987, Stanton 1975, Dirzo & Domínguez 1995, Silva & Neves 2014). Durante a estação seca, apenas plantas sempre verdes permanecem com folhas (Murphy & Lugo 1986, Pezzini et al. 2014) e alguns estudos têm demonstrado

uma redução marcante na diversidade de insetos (Janzen 1973, 1987). Dessa forma, florestas ripárias adjacentes ou árvores sempre verdes inseridas na FTS podem atuar como sítios de refúgio para insetos durante períodos secos (Janzen 1973, Silva & Neves 2014). Nas FTSs, cerca de 1,1-9,7 % das espécies vegetais são sempre verdes (Murphy & Lugo 1986, Ragusa-Neto & Silva 2007), e árvores deste grupo fenológico poderiam contribuir para a manutenção da fauna residente durante a severa estação seca.

Além de variação sazonal, muitas vezes insetos podem estar ativos em apenas determinados momentos do dia, apresentando um fino aspecto temporal para a composição da comunidade e padrões de abundância de insetos (Janzen 1973, Springate & Basset 1996, Basset et al. 2001). Vários estudos conduzidos nos trópicos têm revelado uma maior atividade diária de insetos, principalmente herbívoros, em períodos noturnos (Basset & Springate 1992, Novotny et al. 1999, Wardhaugh 2014). Janzen (1983) propõe duas hipóteses para explicar a maior atividade noturna de herbívoros: (1) a existência de uma “janela” livre de inimigos naturais; e (2) uma alta concentração foliar de fotoassimilados que ainda não teriam sido translocados ou respirados. Além disso, especificamente para FTSs, pode existir uma grande variação na disponibilidade diária de recursos, temperatura, umidade e microhabitats entre as estações do ano (Murphy & Lugo 1986, Sánchez-Azofeifa et al. 2005), afetando a atividade diária de diferentes grupos funcionais de insetos (veja Janzen 1973). Assim, devido à maior variação climática diária e condições higrotérmicas adversas na estação seca (*e.g.*, altas temperaturas e baixa umidade relativa do ar), esperamos que a atividade noturna de insetos seja mais intensa durante esta estação.

Este estudo analisou a variação temporal na atividade de insetos (herbívoros e polinizadores) em diferentes períodos das estações (seca, chuvosa e transições), turno do dia (diurno e noturno) e grupos fenológicos de plantas (decíduas e sempre verdes) de uma FTS. As seguintes hipóteses foram testadas: (1) existe mudança na composição de

espécies (herbívoros e polinizadores) entre os períodos das estações amostradas; (2) existe redução na abundância e riqueza de insetos durante a estação seca; (3) durante a estação seca há aumento na riqueza e abundância de insetos sobre as plantas sempre verdes quando comparado às decíduas; e (4) a atividade de insetos difere entre os turnos do dia, existindo maior atividade noturna durante a estação seca.

## MATERIAL & MÉTODOS

### Área de estudo

Este estudo foi realizado no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS), criado no ano de 2000, com área de 15.466,44 ha. O PEMS está localizado no Vale do Médio São Francisco, município de Manga (Minas Gerais), entre as coordenadas 14°48'36" – 14°56'59" S e 43°55'12" – 44°04'12" W e altitudes entre 400-500 m acima do nível do mar. O clima dessa região é classificado como tropical semi-árido (Aw na classificação de Köppen), com temperatura média de 24°C e precipitação anual média de 871 mm (Antunes 1994). As coletas foram conduzidas em uma FTS secundária densa que foi abandonada há cerca de 60-65 anos atrás, após corte seletivo e uso para criação de gado. Essa floresta é caracterizada pela presença de indivíduos arbóreos altos, geralmente acima de 16 m e com copas que formam um dossel contínuo, com algumas interrupções em função de clareiras originadas pela queda de árvores. Segundo Madeira et al. (2009), a floresta possui área basal de  $22,0 \pm 2,3 \text{ m}^2/\text{ha}$  e densidade de árvores de  $98,8 \pm 6,1$  indivíduos/0,1 ha. A estação seca se estende de maio a outubro e é marcada pela perda de quase 100% das folhas das árvores decíduas, seguida pelo surgimento sincronizado de folhas em novembro (Pezzini et al. 2014). O nível e duração da deciduidade variam entre as espécies vegetais, mas algumas plantas, as espécies sempre verdes, podem manter as suas folhas durante a estação seca (Pezzini et al. 2014). Apesar desta denominação, nenhuma dessas espécies é verdadeiramente sempre verde. Todas

permanecem com folhas por aproximadamente 11,5 meses no ano, e então no fim da estação seca ou início da estação chuvosa elas perdem todas as suas folhas, que são imediatamente substituídas dentro de poucos dias (Pezzini et al. 2014). Estudos prévios de fitossociologia e fenologia realizados no PEMS registraram a presença de quatro espécies arbóreas sempre verdes: *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (Apocynaceae), *Goniorrhachis marginata* Taub. (Fabaceae-Ceasalpinioideae), *Machaerium scleroxylon* Tul. (Fabaceae-Faboideae) e *Ziziphus joazeiro* Mart. (Rhamnaceae). A quarta espécie sempre verde citada acima não foi amostrada neste estudo devido à sua ausência entre as plantas emergentes do dossel (veja Pezzini 2008, Madeira et al. 2009). Todas essas espécies são caracterizadas pela deciduidade foliar abrupta em agosto e produção foliar concentrada em setembro (Pezzini et al. 2014).

### **Amostragem**

Para verificar os efeitos da variação sazonal, da atividade diária e do grupo fenológico, foram realizadas coletas de insetos associados ao dossel de plantas decíduas e sempre verdes entre as diferentes estações do ano (de 2011 a 2012). Para melhor definir os períodos das estações de coleta, foi realizada uma análise de agrupamento (utilizando ligação completa como método de amalgamação e distância Euclidiana como coeficiente de associação; veja Madeira & Fernandes 1999) considerando as médias mensais de precipitação entre 1976-2011 (veja Anexo 1). Baseado nos resultados dessa análise, a amostragem foi realizada durante os seguintes períodos: (a) estação seca (agosto-2011; precipitação = 0,0 mm), (b) transição seca-chuvosa (outubro-2011; precipitação = 92,3 mm); (c) estação chuvosa (janeiro-2012; precipitação = 122,1 mm) e (d) transição chuvosa-seca (abril-2012; precipitação= 53,18 mm). Para verificar aspectos da vegetação em cada período amostral, veja o Anexo 2.

A estação chuvosa corresponde ao período de máxima precipitação na FTS, em que todas as plantas apresentam o dossel com a copa cheia ( $83,53 \pm 1,68\%$  de cobertura de dossel) e folhas verdes (*e.g.*, jovens e maduras) completamente expandidas. A transição chuva-seca é marcada pelo início da deciduidade foliar ( $59,46 \pm 3,18\%$  de cobertura de dossel). Nesse período, as folhas encontram-se velhas, senescentes e os nutrientes remanescentes são translocados para outros órgãos das plantas, e dessa forma, as folhas apresentam baixa palatabilidade para herbívoros (Silva et al. 2012). A estação seca é marcada pela baixa precipitação ( $23,82 \pm 1,80\%$  de cobertura de dossel). Durante essa estação, apenas as plantas sempre verdes apresentam folhas verdes. Por fim, a transição seca-chuva é caracterizada por uma mudança abrupta na vegetação que ocorre nas duas semanas após a ocorrência das primeiras chuvas no final da estação seca. Nesse período há uma elevada incidência de brotos foliares ( $77,68 \pm 1,41\%$  de cobertura de dossel) e folhas em expansão de alta qualidade nutricional para herbívoros (Silva et al. 2012).

Para a coleta dos insetos foram utilizadas armadilhas do tipo *Malaise-Window* (Basset 1988), modificadas para interceptação de voo (veja Springate & Basset 1996). Essa armadilha consiste em uma tenda aberta de 3 m de altura com um septo (ou mais septos no caso de armadilha multidirecional) no meio, preferencialmente de cor escura. Nas extremidades (superior e inferior), há uma cobertura inclinada (com cerca de 1 m) para direcionar os insetos ao frasco coletor que contém uma substância fixadora (álcool 70% e glicerina 5%). Esse tipo de armadilha é muito eficiente em capturar insetos alados, mas é não adequada para coletar insetos adultos ápteros ou larvas rastejantes (ver Grimbacher & Stork 2009).

Os insetos foram amostrados em armadilhas erguidas no dossel de três indivíduos arbóreos de cada uma das seguintes espécies sempre verdes: *A. polyneuron*, *G. marginata* e *M. scleroxylon*. Cada indivíduo sempre verde amostrado distanciava-se



no mínimo 30 m de qualquer outro indivíduo deste grupo fenológico (nove armadilhas para sempre verdes). Além disso, foram erguidas outras nove armadilhas (uma armadilha por planta) no dossel de indivíduos decíduos distantes cerca de 15 m de cada indivíduo sempre verde alvo, totalizando 18 armadilhas por período da estação. Todas as plantas apresentavam entre 15-18 metros de altura e durante cada período da estação as armadilhas foram erguidas durante cinco dias consecutivos. Os frascos coletores eram trocados duas vezes ao dia (6:00 e 18:00hs), sempre na mesma ordem. Dessa forma, os insetos coletados foram agrupados em dois turnos de atividade: diurno (06:00-18:00hs) e noturno (18:00-06:00hs). Durante este estudo, o nascer do sol foi registrado em média às 06:11hs e o pôr do sol às 18:28hs (considerando o tempo universal coordenado-UTC dos horários de verão: -3,00 e inverno: -2,00). Normalmente, a inspeção diária de todas as armadilhas foi concluída em 55 minutos.

Todas as amostras foram levadas para o laboratório, onde os insetos foram separados por ordem, família e espécie quando possível (Rafael et al. 2012). Foi verificada a abundância total dos insetos através da separação em ordem. Em seguida, os insetos foram separados em dois grupos: herbívoros e polinizadores. O termo herbívoro, como usado aqui, inclui insetos que se alimentam de tecidos vegetais, mas exclui os insetos que se especializam em pólen, néctar ou frutas (veja Peeters et al. 2001). Os herbívoros de vida livre (mastigadores e sugadores) foram identificados em nível de família e separados em morfoespécies (Rafael et al. 2002). Como mastigadores, foram considerados os indivíduos adultos pertencentes à ordem Coleoptera e os adultos e ninfas pertencentes às ordens Phasmida e Orthoptera (Neves et al. 2014). Como sugadores foram considerados os indivíduos imaturos e adultos das subordens Auchenorrhyncha, Sternorrhyncha e Heteroptera (Rafael et al. 2002). Somente as famílias com hábito alimentar predominantemente herbívoro foram consideradas (veja Moran & Southwood 1982, Neves et al. 2014).

Como polinizadores, foram consideradas as abelhas (Hymenoptera: Apoidea) e mariposas (Lepidoptera: Heterocera). Nas identificações das abelhas, seguiu-se a nomenclatura de Silveira et al. (2002), e as espécies foram comparadas com os indivíduos da coleção de INSECTA da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) e devidamente numeradas. Devido a coleta em álcool, ocorreu a descamação de vários espécimes de lepidópteros, dificultando a identificação em nível de espécie. Assim, as mariposas foram identificadas em nível de família e separadas em morfoespécies.

### **Análises estatísticas**

A composição de insetos herbívoros de vida livre (mastigadores e sugadores) e polinizadores (abelhas e mariposas) presentes nos distintos períodos das estações foram comparados pela análise de escala multidimensional não-métrica (NMDS). A dissimilaridade da fauna presente nas armadilhas entre os períodos das estações foi verificada através do índice de Bray-Curtis, considerando a densidade das famílias de insetos herbívoros e mariposas e a densidade de espécies de abelhas. Para verificar se a estrutura da comunidade dos grupos de insetos herbívoros e polinizadores diferem entre os períodos das estações foi utilizado um procedimento de permutação não paramétrico (ANOSIM; Clarke 1993). Para cada estação foi calculado o valor de R, obtido através da similaridade entre os distintos tratamentos (Clarke 1993). Também foi calculada a porcentagem de similaridade (SIMPER; Clarke 1993), a fim de determinar a contribuição de cada da família ou espécie de inseto para formar os grupos obtidos na NMDS. Essas análises foram realizadas no *software* PAST (Hammer et al. 2001).

Os efeitos da sazonalidade (estação chuvosa, transição chuva-seca, estação seca e transição seca-chuva) e do grupo fenológico (decíduo x sempre verde) sobre a abundância total de insetos, abundância e riqueza de herbívoros de vida livre (mastigadores e sugadores) e polinizadores (abelhas e mariposas) foram verificados

através de modelos lineares generalizados (GLMs). Nesses modelos, a abundância e a riqueza de cada grupo de inseto foram utilizadas como variáveis respostas, enquanto a estação, grupo fenológico e a interação entre estas variáveis foram utilizadas como variáveis explanatórias. Inicialmente, todos os modelos foram ajustados para família *Poisson* (função de ligação log), seguido de ajuste para *Quasipoisson* caso os dados apresentassem sobredispersão. Posteriormente, uma análise de contraste foi empregada em cada modelo significativo a fim de unir os níveis de variáveis explanatórias qualitativas que não diferiram significativamente (*e.g.*, amalgamamento) (Crawley 2007).

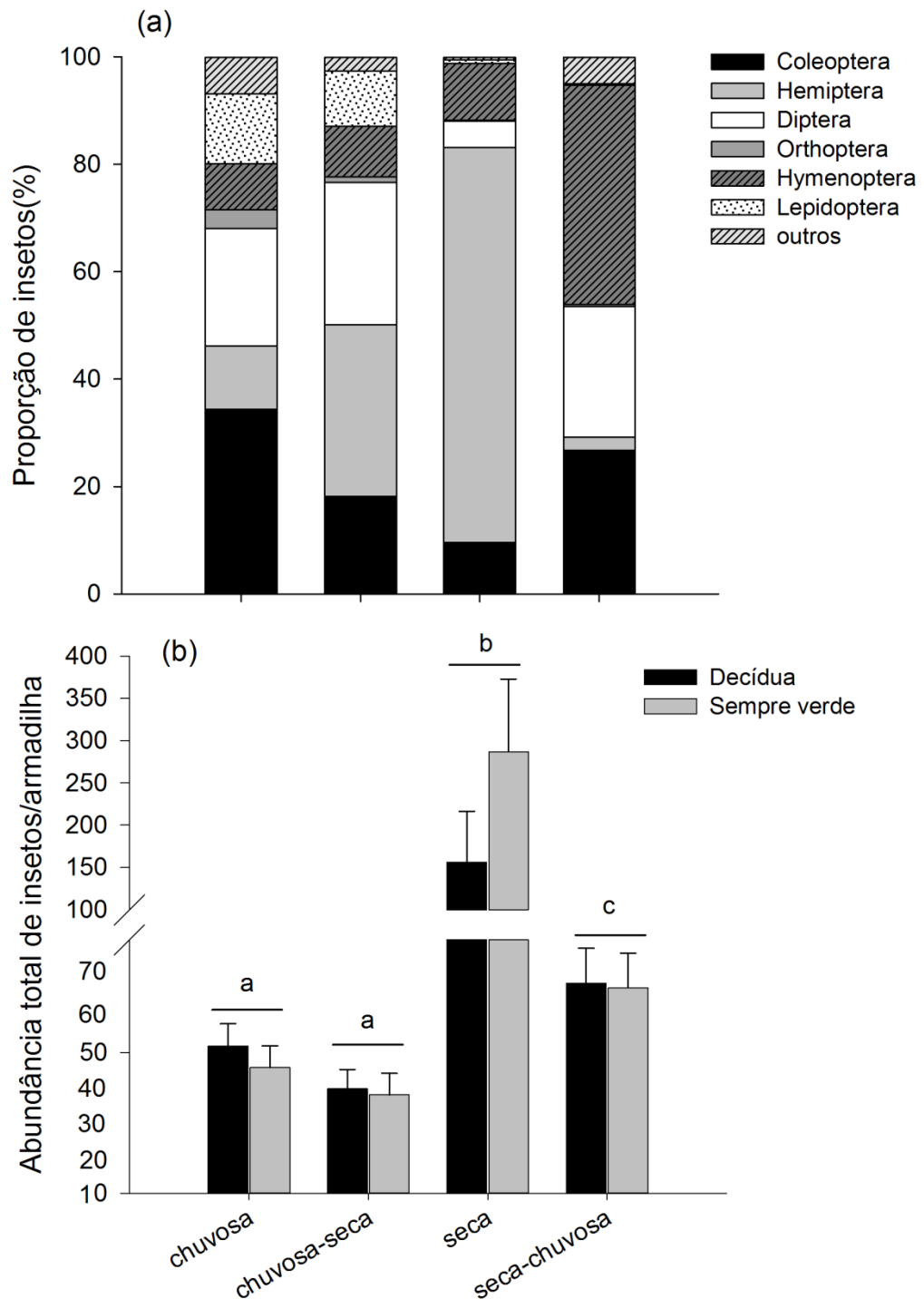
Para verificar o efeito do turno do dia (diurno x noturno) sobre os diferentes grupos de insetos foram construídos modelos lineares generalizados de efeito misto (GLMMs). Nós usamos GLMMs (um para cada variável resposta) devido à existência de uma estrutura aninhada (turno do dia/planta hospedeira) dentro do efeito aleatório (Crawley 2007). Para esses modelos foram ajustados uma família de distribuição *Poisson* e avaliadas as mesmas variáveis respostas usadas nos GLMs anteriores. Como variável explanatória foi considerada apenas o turno do dia para cada período da estação. Nas análises de GLMs, o modelo mínimo foi construído com a retirada de variáveis explanatórias não significativas ( $p > 0,05$ ) do modelo completo. Todos os modelos foram construídos no software R<sub>3.0.2</sub> (R Development Core Team 2013), seguidas de análises de resíduos para verificar a adequação dos modelos e das distribuições de erro utilizadas (Crawley 2007). Para todas as análises, nós utilizamos o número total de indivíduos e a riqueza (morfoespécie ou espécie) de insetos por armadilha.

## RESULTADOS

### **Abundância total de insetos**

Foram amostrados 7125 insetos distribuídos em 9 ordens. As ordens mais abundantes foram Hemiptera (3486 indivíduos), Coleoptera (1182), Hymenoptera (1133) e Diptera (894), que juntas somaram 94% do total coletado. As ordens menos abundantes (Blattaria, Phasmida, Isoptera e Mantodea), agrupadas na categoria “Outros”, representaram apenas 2,3% dos indivíduos (Fig. 1). Foi verificada variação na porcentagem das principais ordens de insetos dentro de cada período da estação. Durante a estação chuvosa, 34,4% e 21,8% dos insetos foram respectivamente das ordens Coleoptera e Diptera (Fig. 1). Na transição chuva-seca e estação seca existiu uma predominância da ordem Hemiptera (cerca de 80% do total de insetos). Já na transição seca-chuva, existiu uma maior porcentagem de Hymenoptera, Diptera e Coleoptera, respectivamente 40,8, 26,7 e 24,3% da abundância total de insetos (Fig. 1).

A abundância total de insetos somente diferiu entre as estações, sendo observado um pico na abundância de insetos na estação seca (Tabela 1; Fig. 1). Durante a estação seca, foram amostrados 2941 indivíduos (41% dos insetos amostrados em todo o estudo) da espécie *Neozygina* sp. (Cicadellidae: Typhlocybinae), contribuindo fortemente para a maior abundância na seca. Durante a estação seca, foi encontrada uma maior abundância de insetos durante o período noturno, enquanto na transição seca-chuva, uma maior abundância de insetos foi encontrada no período diurno (Tabela 2).



**Figura 1.** (a) Porcentagem de contribuição das diferentes ordens para a abundância total de insetos e (b) média da abundância total de insetos por armadilha para amostras realizadas em quatro períodos: estação chuvosa, transição chuva-seca, estação seca e transição seca-chuvosa. Na categoria outros da figura (a) estão agrupados as ordens: Blattaria, Phasmida, Isoptera e Mantodea. Barras de erro representam o erro padrão da média.

**Tabela 1.** *Deviance* dos modelos lineares generalizados (GLMs) para avaliar os efeitos da estação, grupo fenológico (decíduo e sempre verde) e a interação entre eles sobre a abundância total de insetos, abundância e riqueza de herbívoros de vida livre (mastigadores e sugadores) e polinizadores (abelhas e mariposas). Para todos os modelos foi utilizado distribuição de erros *quasipoisson* com função de ligação (log), (n = 72 para cada modelo).

Variável resposta	Variável explanatória	G.L	<i>Deviance</i>	<i>Residual</i> G.L	<i>Residual Deviance</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
	Modelo nulo			71	12615,1		
Abundância de insetos	Estação	3	3884	68	8731,1	6,4484	< <b>0,001</b> *
	Fenologia	1	182,2	67	8548,9	0,9074	0,344
	Estação x Fenologia	3	191,4	64	8357,5	0,3178	0,812
	Modelo nulo			71	1308,8		
Abundância Mastigadores	Estação	3	184,761	68	1124,1	3,1529	< <b>0,05</b> *
	Fenologia	1	5,042	67	1119	0,2581	0,613
	Estação x Fenologia	3	17,371	64	1101,7	0,2964	0,827
	Modelo nulo			71	390,05		
Riqueza Mastigadores	Estação	3	62,8	68	327,25	4,5361	< <b>0,01</b> *
	Fenologia	1	12,951	67	314,3	2,8063	< <b>0,05</b> *
	Estação x Fenologia	3	10,732	64	303,57	0,7752	<b>0,0412</b> *
	Modelo nulo			71	15862,5		
Abundância Sugadores	Estação	3	6211,6	68	9650,9	13,1016	< <b>0,001</b> *
	Fenologia	1	1632	67	8019	10,3265	< <b>0,01</b> *
	Estação x Fenologia	3	944,6	64	7074,4	1,9378	< <b>0,05</b> *
	Modelo nulo			71	265,47		
Riqueza Sugadores	Estação	3	73,544	68	191,93	10,9108	< <b>0,001</b> *
	Fenologia	1	20,202	67	171,72	0,0899	< <b>0,01</b> *
	Estação x Fenologia	3	17,793	64	153,93	2,6398	0,061

**Tabela 1.** Continuação

Variável resposta	Variável explanatória	G.L	Deviance	Residual G.L	Residual Deviance	F	P
	Modelo nulo			71	133,767		
Abundância	Estação	3	51,845	68	81,921	17,2817	<0,001*
Abelhas	Fenologia	1	4,84	67	77,082	4,8396	<0,05*
	Estação x Fenologia	3	4,449	64	72,633	1,4829	0,216
	Modelo nulo			71	130,587		
Riqueza	Estação	3	36,33	68	94,257	9,8032	<0,001*
Abelhas	Fenologia	1	5,877	67	88,38	4,7578	0,093
	Estação x Fenologia	3	0,859	64	87,521	0,2318	0,873
	Modelo nulo			71	300,19		
Abundância	Estação	3	136,446	68	163,75	19,6827	<0,001*
Mariposas	Fenologia	1	5,693	67	158,05	2,4638	0,121
	Estação x Fenologia	3	14,449	64	143,6	2,0843	0,111
	Modelo nulo			71	221,67		
Riqueza	Estação	3	99,459	68	122,21	21,1385	<0,001*
Mariposas	Fenologia	1	4,228	67	117,98	2,6961	0,105
	Estação x Fenologia	3	13,147	64	104,83	2,7941	<0,05*

\*Variáveis significativas retidas no modelo mínimo adequado ( $p < 0,05$ )

### Herbívoros (mastigadores e sugadores)

Foram amostrados 5827 insetos herbívoros de vida livre (2364 mastigadores e 3463 sugadores) distribuídos em 396 morfoespécies pertencentes a 36 famílias (ver Anexos 3 e 4). Entre os mastigadores, Chrysomelidae foi a família mais abundante (411 indivíduos) e com maior riqueza (78 morfoespécies). A família Cicadellidae foi a mais abundante (3405) e com maior riqueza (53 morfoespécies) entre os sugadores (Anexos 3 e 4). Mudanças na composição da comunidade de herbívoros mastigadores em nível de família foram observadas entre todas as estações ( $R_{ANOSIM} = 0.29$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 2). Para sugadores, mudanças na composição da comunidade acarretaram na formação de

dois grupos: o primeiro composto pela estação chuvosa e transição seca-chuva; e o segundo composto pela transição chuva-seca e estação seca ( $R_{ANOSIM} = 0.16$ ,  $P < 0.001$ ; Fig. 2).

A abundância e riqueza de herbívoros mastigadores foram menores durante a transição chuvosa-seca (Tabela 1; Fig. 3). A riqueza de mastigadores foi maior sobre as plantas decíduas durante a estação chuvosa e transição seca-chuva, enquanto um padrão inverso foi verificado para a estação seca (Tabela 1; Fig. 3). Para sugadores, maior abundância foi registrada durante a estação seca, enquanto a riqueza desta guilda apresentou dois picos: um durante a estação chuvosa e outro durante a estação seca. Tanto a abundância quanto a riqueza de sugadores foram maiores sobre plantas decíduas durante a estação chuvosa, sendo observado padrão inverso durante a estação seca (Tabela 1; Fig. 3). Em relação ao turno do dia, a abundância de mastigadores e sugadores variou apenas durante a estação seca, sendo maiores durante a noite (Tabela 2).

### **Polinizadores (abelhas e mariposas)**

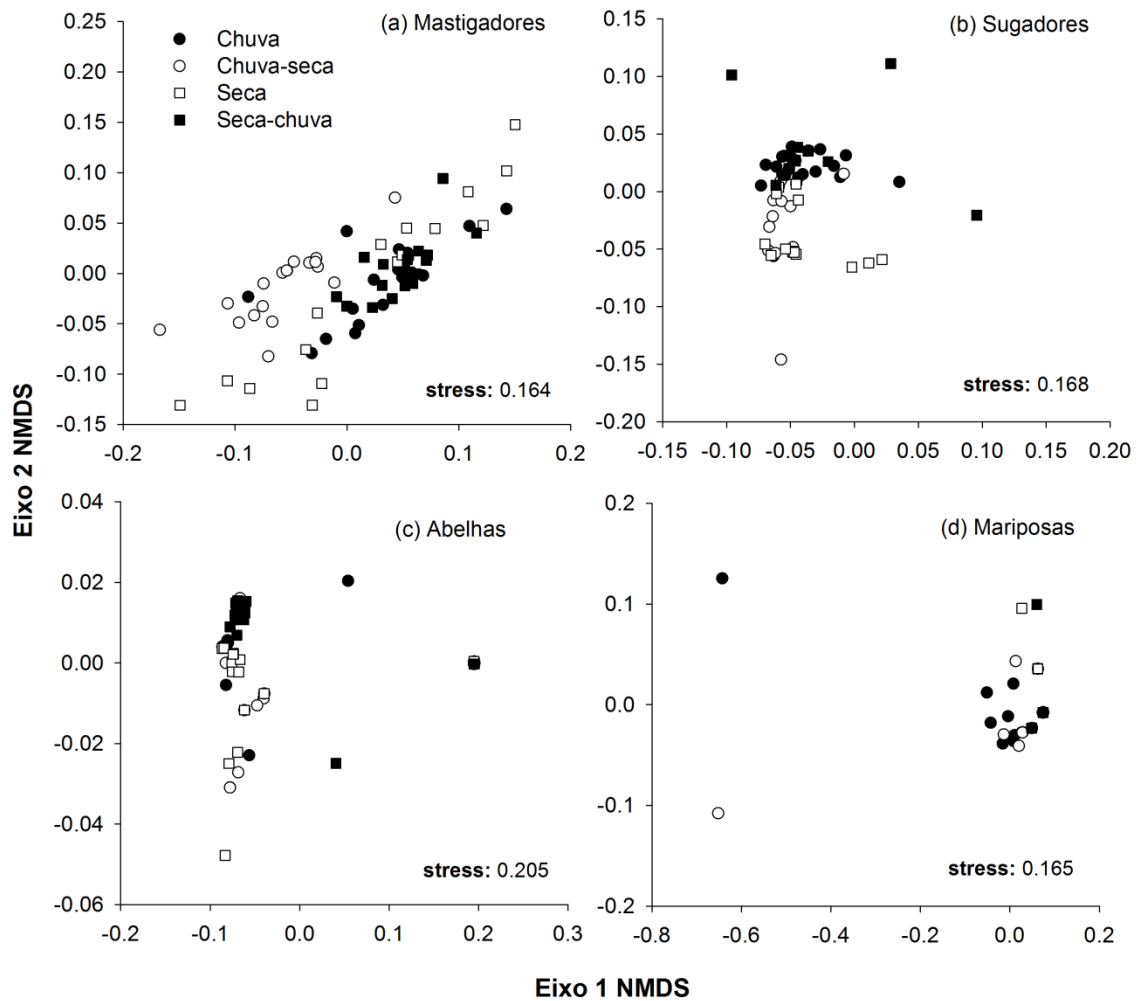
Foi amostrado um total de 486 abelhas pertencentes a 22 espécies (Anexo 5). As espécies *Trigonisca* sp.1 e *Schwarzula timida* foram as mais abundantes, com respectivamente 166 e 146 indivíduos. Para mariposas, foram amostradas 129 indivíduos (59 morfoespécies) pertencentes a oito famílias (Anexo 6). A família Noctuidae apresentou a maior abundância (106 indivíduos) e riqueza (43 morfoespécies). Foi verificado mudança na composição da comunidade de abelhas, havendo a formação de dois grupos: o primeiro composto pela estação chuvosa e transição seca-chuva; e o segundo composto pelos períodos de transição chuva-seca e estação seca ( $R_{ANOSIM} = 0,25$ ,  $P < 0,001$ ; Fig. 2). A composição da comunidade de mariposas diferiu entre todos os períodos de coletas ( $R_{ANOSIM} = 0,18$ ,  $P < 0,01$ ; Fig. 2).



**Tabela 2.** Efeito do turno do dia (diurno x noturno) sobre a abundância total de insetos, abundância e riqueza de herbívoros de vida livre (mastigadores e sugadores) e polinizadores (abelhas e mariposas) para quatro períodos das estações (chuvosa, transição chuva-seca, seca e transição seca-chuvosa). O uso de “\*” indica  $p < 0,05$  obtido por meio de modelos generalizados de efeitos mistos (GLMMs), ajustados para função de ligação *poisson* ou binomial negativa em caso de sobredispersão ( $n = 18$  para cada modelo).

Variável resposta	Chuva		Chuva-seca		Seca		Seca-chuva	
	Diurno	Noturno	Diurno	Noturno	Diurno	Noturno	Diurno	Noturno
A. total de insetos	20,50 ± 2,05	28,00 ± 4,07 <sup>NS</sup>	15,44 ± 3,38	20,61 ± 3,19 <sup>NS</sup>	79,61 ± 25,65	157,89 ± 83,70*	48,50 ± 7,56	25,28 ± 3,05*
A. de Mastigadores	10,89 ± 2,18	12,61 ± 1,98 <sup>NS</sup>	3,05 ± 0,51	6,72 ± 1,30 <sup>NS</sup>	9,95 ± 3,75	19,83 ± 5,70*	12,17 ± 2,6	12,06 ± 2,46 <sup>NS</sup>
R. de Mastigadores	7,05 ± 0,68	7,88 ± 0,86 <sup>NS</sup>	2,83 ± 0,43	4,28 ± 0,53 <sup>NS</sup>	5,05 ± 1,25	7,71 ± 1,69 <sup>NS</sup>	6,0 ± 0,80	8,5 ± 0,74 <sup>NS</sup>
A. de Sugadores	4,28 ± 0,67	6,38 ± 1,50 <sup>NS</sup>	6,33 ± 2,47	6,50 ± 1,16 <sup>NS</sup>	48,63 ± 23,13	136,94 ± 83,04*	1,61 ± 0,69	2,50 ± 0,58 <sup>NS</sup>
R. de Sugadores	3,33 ± 0,53	4,11 ± 0,70 <sup>NS</sup>	2,17 ± 0,40	2,89 ± 0,36 <sup>NS</sup>	3,47 ± 0,54	5,35 ± 1,07 <sup>NS</sup>	0,88 ± 0,27	1,58 ± 0,38 <sup>NS</sup>
A. de Abelhas	1,11 ± 0,34	0,8 ± 0,03 <sup>NS</sup>	0,55 ± 0,16	0,27 ± 0,13 <sup>NS</sup>	6,33 ± 3,09	0,39 ± 0,39*	8,0 ± 2,32	1,11 ± 0,56*
R. de Abelhas	0,72 ± 0,17	0,3 ± 0,01 <sup>NS</sup>	0,50 ± 0,14	0,27 ± 0,13 <sup>NS</sup>	1,94 ± 0,36	0,22 ± 0,22 <sup>NS</sup>	2,16 ± 0,39	0,61 ± 0,25 <sup>NS</sup>
A. de Mariposas	0,00 ± 0,00	4,94 ± 1,31*	0,50 ± 0,18	1,11 ± 0,36 <sup>NS</sup>	0,11 ± 0,07	0,28 ± 0,09 <sup>NS</sup>	0,00 ± 0,00	2,78 ± 0,06*
R. de Mariposas	0,00 ± 0,00	3,88 ± 0,95*	0,38 ± 0,13	0,94 ± 0,27 <sup>NS</sup>	0,11 ± 0,07	0,28 ± 0,09 <sup>NS</sup>	0,00 ± 0,00	2,78 ± 0,06*

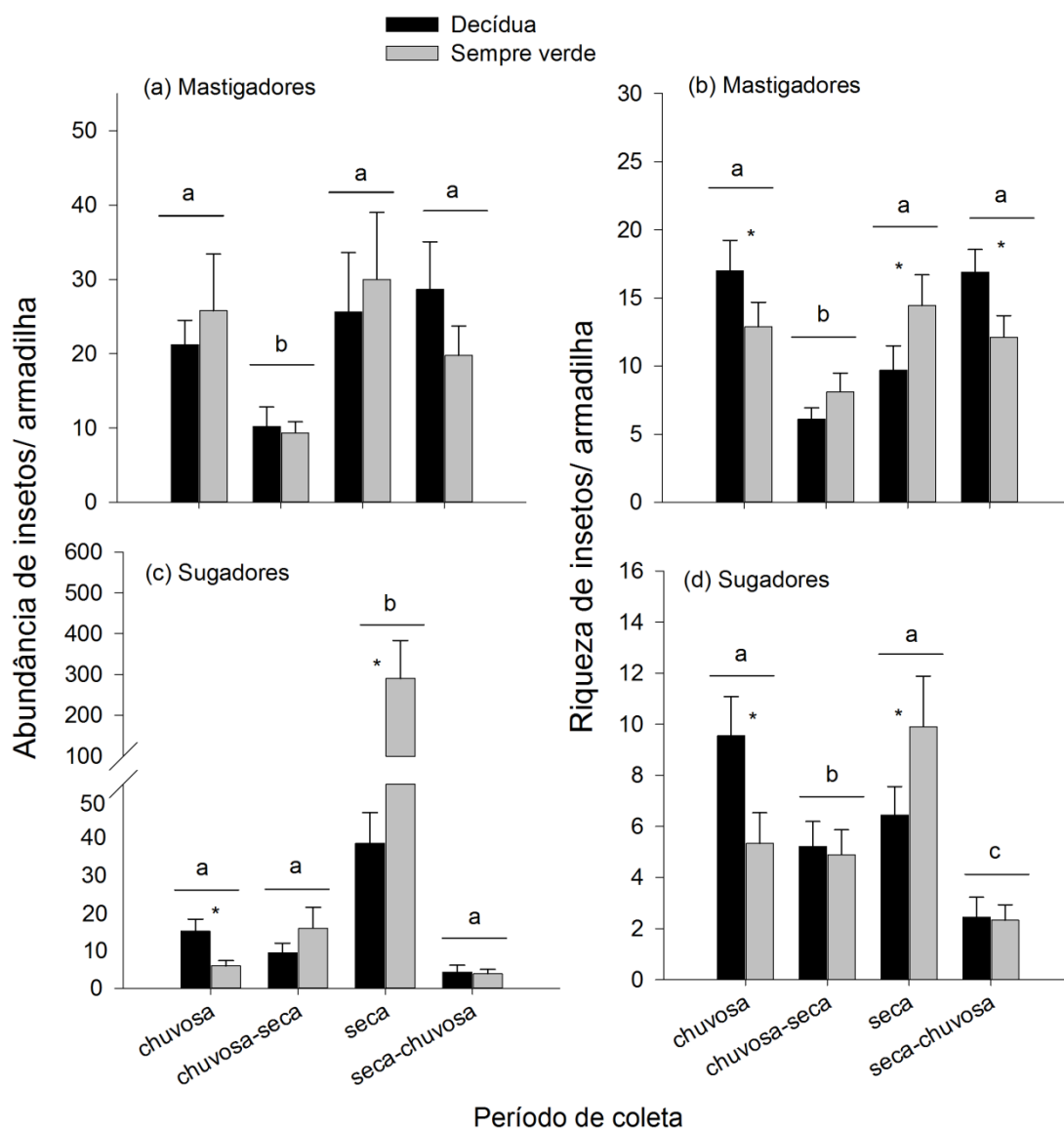
A= abundância de insetos; R= riqueza de insetos.



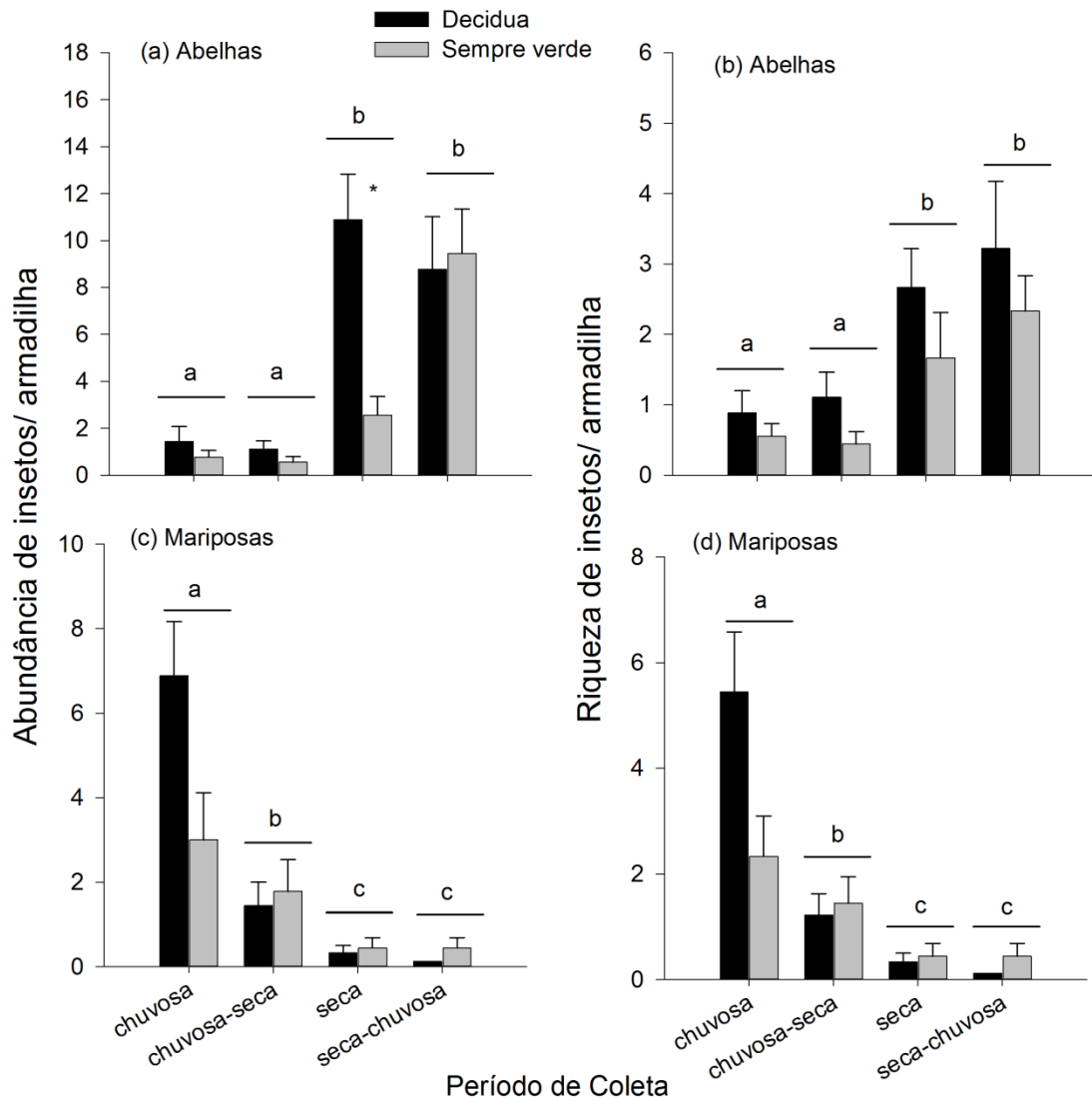
**Figura 2.** Ordenação de 72 armadilhas amostradas em quatro períodos (estação chuvosa, transição chuva-seca, estação seca e transição seca-chuvosa) através de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS), usando a composição das famílias de herbívoros (mastigadores e sugadores) e mariposas (Lepidoptera: Heterocera) e de espécies de abelhas (Hymenoptera: Apoidea).

Foram observadas maior riqueza e abundância de abelhas durante a estação seca e transição seca-chuva (Tabela 1; Fig. 4). Na estação seca, foi encontrada uma maior abundância de abelhas sobre as plantas decíduas (Tabela 1; Fig. 4). Para mariposas, a abundância e riqueza seguiu o gradiente: estação chuvosa > transição chuva-seca > estação seca = transição seca-chuva (Tabela 1; Fig. 4). Em relação ao turno do dia, na estação seca e transição seca-chuva foi encontrada maior abundância de abelhas no turno diurno (Tabela 2). Por fim, na estação chuvosa e transição seca-chuva foi

verificada maior riqueza e abundância de mariposas durante o período noturno (Tabela 2).



**Figura 3.** (a) Abundância e (b) riqueza média de insetos herbívoros mastigadores por armadilha; (c) Abundância e (d) riqueza média de insetos herbívoros sugadores por armadilha sobre plantas decíduas e sempre verdes amostradas em quatro períodos (estação chuvosa, transição chuva-seca, estação seca e transição seca-chuva) de uma floresta tropical seca. O uso de diferentes letras sobre as barras indica diferença entre estações, enquanto o uso de “\*” indica diferença entre grupo fenológico dentro da estação ( $p < 0,05$ ). Barras de erro representam o erro padrão da média.



**Figura 4.** (a) Abundância e (b) riqueza média de abelhas por armadilha; (c) Abundância e (d) riqueza média de mariposas por armadilha sobre plantas decíduas e sempre verdes amostradas em quatro períodos (estação chuvosa, transição chuva-seca, estação seca e transição seca-chuva) de uma floresta tropical seca. O uso de diferentes letras sobre as barras indica diferença entre estações, enquanto o uso de “\*” indica diferença entre grupo fenológico (decíduo e sempre verde) dentro da estação ( $p < 0,05$ ). Barras de erro representam o erro padrão da média.

## DISCUSSÃO

### Sazonalidade

As ordens de insetos não apresentaram um padrão claro de variação sazonal, provavelmente devido à grande variabilidade de hábitos alimentares (*e.g.*, polinizador,

parasitóide, predador, herbívoro) dentro de cada ordem (*e.g.*, Hymenoptera, Diptera, Coleoptera). Dessa forma, grandes variações podem ocorrer na sazonalidade de espécies de insetos dentro de cada ordem, o que exige cuidado na interpretação dos dados. As causas das flutuações na abundância de insetos e as variações entre as ordens ainda não estão completamente esclarecidas. Há provavelmente vários fatores bióticos e abióticos responsáveis por esses resultados. Fatores como competição interespecífica e distribuição de recursos alimentares em um determinado período da estação, entre outros, podem agir em conjunto com fatores climáticos para moldar os padrões de abundância de insetos (Pinheiro et al. 2002, Silva et al. 2011, Freire-Jr et al. 2014, Wardhaugh 2014). Assim, tais fatores merecem ser investigados em futuros estudos.

Embora uma redução acentuada na abundância de artrópodes durante a estação seca pareça ser comum em habitats tropicais (Janzen 1973, Wolda 1978, Novotny & Basset 1998, Pinheiro et al. 2002, Vasconcellos et al. 2010, Silva et al. 2011, Freire-Jr 2014), alguns estudos não encontraram esse padrão (Rees 1983, Neves et al. 2010). No presente estudo foi encontrado um pico na abundância total de insetos durante a estação seca, principalmente devido a insetos de hábito herbívoro sugador da ordem Hemiptera. Essa ordem correspondeu a 80% do total dos insetos amostrados durante a estação seca, sendo 68% da família Cicadellidae (subfamília Typhlocybinae) e amostrados em armadilhas sobre as plantas sempre verdes. Cicadellidae constitui uma das maiores famílias da ordem Hemiptera, e tem sido caracterizada por uma especialização morfo-fisiológica em seus túbulos de Malpighi e secreção de uma lipoproteína denominada brocossomo (veja Rakitov 2000). Os brocossomos formam uma fina camada hidrofóbica sobre o tegumento desses insetos (*i.e.*, em todos os seus estágios ontogenéticos), que supostamente fornece proteção contra contaminação de seu próprio exsudato pegajoso (*e.g.*, *honeydew*) e contra fixação e germinação de esporos de fungos entomopatogênicos (Rakitov 2002). Especificamente em ambientes secos, as principais

vantagens poderiam ser a impermeabilização da epiderme para redução da perda de água (função anti-dessecação) e proteção contra o calor excessivo, podendo refletir o excesso de luz solar (luz ultravioleta).

Devido a elevada variação da abundância de insetos entre as estações, a explosão populacional de algumas espécies pode ter coincidido com o período de amostragem. Assim, mudanças na composição de insetos herbívoros podem ter coincidido com as mudanças fenológicas de suas plantas hospedeiras e condições abióticas. Para herbívoros sugadores, as mudanças na composição de insetos acarretaram em uma fauna dominada por Cicadellidae (Typhlocybinae) na transição chuva-seca e na estação seca, enquanto existiu uma fauna distribuída de forma equitativa entre os demais períodos das estações (veja Anexo 4). Diferentes membros da família Cicadellidae podem se alimentar via floema, xilema ou mesófilo foliar (Novotny & Wilson 1997, Novotny et al. 2003). Espécies da subfamília Typhlocybinae geralmente alimentam-se do mesófilo foliar e tendem a ser mais específicos sobre os seus hospedeiros (Novotny & Wilson 1997). Isso explicaria a presença abundante de *Alconeura* sp. (Typhlocybinae: Dikraneurini) e *Neozygina* sp. (Typhlocybinae: Erythroneurini) na estação seca e encontradas exclusivamente sobre a espécie sempre verde *G. marginata*.

Para herbívoros mastigadores, durante a estação chuvosa predominaram famílias que se alimentam de folhas novas como Chrysomelidae e Curculionidae. Na transição chuva-seca e estação seca houve uma redução dessas famílias, que aumentaram em abundância após formação de brotos foliares na transição seca-chuva. Na transição chuvosa-seca e estação seca ocorreram herbívoros generalistas com intestino longo e mandíbulas robustas (Ortopteróides – Orthoptera e Phasmida), capazes de se alimentarem de folhas maduras ou velhas de baixa qualidade nutricional (Didham & Springate 2003, Novotny et al. 2003, Wardhaugh 2014). Além disso, na estação seca pode existir maior quantidade de madeira morta suspensa no dossel (e.g., galhos

caídos), podendo favorecer a ocorrência de besouros generalistas que mastigam madeira ou de dieta mista, tais como Cerambycidae, Dermestidae e Elateridae (Novotny et al. 2003, Novotny & Basset 2005, Grimbacher & Stork 2009). Herbívoros polívoros são capazes de se alimentarem de uma grande variedade de espécies de plantas disponíveis na flora local, e enfrentarão menores restrições na disponibilidade de alimento ao longo do ano do que as espécies monófagas (veja Novotny et al. 2003, Wardhaugh 2014). Como resultado, herbívoros mastigadores sofreram menor variação na riqueza e abundância, mas com distintas comunidades entre as estações. Em adição, a ocorrência considerável de alta abundância de mastigadores na estação seca pode ser uma tentativa de compensar as condições ambientais adversas e recursos escassos através da ampliação da área de forrageamento (veja Grimbacher & Stork 2009). Embora, a maioria dos estudos usem família e subfamília para designar guilda alimentar de insetos herbívoros (Grimbacher & Stork 2007, 2009, Silva et al. 2012, Neves et al. 2014), essa separação é bastante grosseira e erros podem ter ocorrido por meio da alocação de famílias inteiras para uma guilda de alimentação em questão.

Mudanças na composição da comunidade de polinizadores (abelhas e mariposas) demonstraram pouca sobreposição de espécies entre as estações, suportando uma provável partição temporal dos recursos. Para abelhas, a composição da comunidade durante a estação chuvosa e transição chuva-seca foi distribuída de forma equitativa, mas durante a estação seca a comunidade foi dominada por abelhas eussociais (Apidae: Meliponinae; e.g., *Schwarzula timida* e *Trigonisca* spp.). Muitas espécies de abelhas solitárias passam o período seco em diapausa sobre o solo ou em troncos ocos, por outro lado, abelhas eussociais, com hábito alimentar generalista mantêm suas colônias perenes e com alto número de indivíduos em períodos secos (Aguiar & Martins 1997). Além disso, tais espécies são capazes de utilizar alimento armazenado (e.g., pólen e mel)

quando as condições climáticas são desfavoráveis (Zanella & Martins 2003) e/ou coletar exsudatos (*e.g.*, *honeydew*) de hemípteros sugadores (Peronti et al. 2013).

As abelhas são o principal grupo de visitantes florais e de polinizadores em regiões tropicais (Bawa 1990). No PEMS, foram registrados dois picos de intensidade de floração: um durante a transição chuva-seca (maio) e outro na estação seca (setembro) (veja Pezzini et al. 2014). O primeiro corresponde a flores não especializadas (*e.g.*, anemófilas) ou polinizadas por pequenos insetos, enquanto o segundo corresponde principalmente a espécies melitófilas, como *Handroanthus* spp. (Bignoniaceae) (Pezzini 2008, Pezzini et al. 2014). Diversos estudos conduzidos em FTSS demonstraram maior floração durante a estação seca (Janzen 1967, Justiniano & Fredericksen 2000, Nunes et al. 2013). Segundo Janzen (1967), insetos polinizadores seriam favorecidos nas condições climáticas da estação seca por diversos motivos, entre eles: (1) não há chuva para diluir o néctar das flores, tornando o néctar mais concentrado; e (2) a ausência de folhas aumenta a visibilidade das flores. Dessa forma, os fatores citados acima podem favorecer a explosão populacional das espécies de abelhas que permanecem ativas na estação seca.

Embora a comunidade vegetal do PEMS concentre a produção de flores na estação seca, diversas espécies produzem flores ao longo de todo o ano (Pezzini 2008), fornecendo alimento (néctar e pólen) para a comunidade de mariposas no período chuvoso (*i.e.*, apesar de algumas mariposas não se alimentarem na fase adulta). Durante a estação chuvosa, houve predominância de morfoespécies da família Noctuidae (36 morfoespécies distribuídas em 74 indivíduos), já na estação seca foram encontrados apenas 12 indivíduos (seis Noctuidae e seis Crambidae). Assim, houve redução na riqueza e abundância de mariposas na estação seca. Tal variação pode ser explicada por quatro hipóteses não-excludentes: (1) a maioria das espécies de mariposas permanece dormente na forma de ovo ou pupa; mas algumas podem permanecer (2) em estágio



larval (*i.e.*, alimentando-se de frutos, sementes ou folhas - neste último caso de plantas sempre verdes); (3) como adulto ativo não-reprodutivo ou (4) migrar para vegetações sempre verdes adjacentes e retornar nas gerações seguintes durante a estação chuvosa (veja Janzen 1987). Durante a estação chuvosa, devido a presença de folhas novas e altamente nutritivas para lagartas se alimentarem (Janzen & Waterman 1984, Marquis et al. 2002, Scherrer et al. 2010, Silva et al. 2012), é possível que a disponibilidade da folhagem possa indicar sítios favoráveis para oviposição de adultos, podendo explicar o aumento da abundância de mariposas neste período.

### **Grupo fenológico**

Embora não tenha sido encontrada diferença na abundância total de insetos entre plantas sempre verdes e decíduas, durante a estação seca houve maior riqueza (mastigadores e sugadores) e abundância (sugadores) de herbívoros sobre as plantas sempre verdes. O mesmo padrão também foi encontrado em outras FTSs durante a estação seca, com aumento mais acentuado da abundância de insetos herbívoros sugadores quando comparado a mastigadores (Janzen 1973, Silva & Neves 2014). A maior abundância de herbívoros sugadores durante o período seco (*e.g.*, *Neozygina* sp., Cicadellidae: Typhlocybinae), pode ser devido ao aumento da disponibilidade de aminoácidos, nitrogênio e carboidratos solúveis na seiva (Walter et al. 2012, Gondak King et al. 2014), e reduzido potencial hídrico das plantas sempre verdes (Hasselquist et al. 2010). Em adição, o floema não contém grandes concentrações de defesas durante esse período (Walter et al. 2012), o que pode aumentar a performance de herbívoros sugadores na estação seca.

Para herbívoros mastigadores, a disponibilidade de folhas pelas plantas sempre verdes na estação seca não necessariamente implicaria em disponibilidade de alimento. Na estação seca, as folhas estão mais duras e melhores defendidas (*e.g.*, taninos e

fenólicos totais; veja Gotsch et al. 2010, Silva & Neves 2014). De fato, para a área de estudo, um maior conteúdo defensivo contra mastigação e menores taxas de consumo foliar foram verificados para plantas sempre verdes durante a estação seca (veja capítulo 2). Embora herbívoros mastigadores de folhas e sugadores de mesófilo foliar (Cicadellidae: Typhlocybinae) explorem os mesmos recursos, a última guilda consegue evitar algumas barreiras defensivas (*e.g.*, canais de resina, látex e tricomas), sendo capazes de sobrepujar defesas de folhas maduras (Novotny & Wilson 1997, Novotny et al. 2003). Alternativamente, uma grande proporção da comunidade de herbívoros mastigadores passam a estação seca como adultos não-reprodutivos e com reduzidas taxas de consumo foliar (Dirzo & Domínguez 1995). No entanto, a interpretação desses resultados necessita atenção, porque alguns insetos mastigadores podem ser: (1) visitantes sazonais, principalmente em períodos secos; (2) transeuntes (“turistas”) de um habitat para outro; ou (3) simplesmente, estarem em busca da umidade fornecida pelas plantas sempre verdes durante a estação seca. Desta forma, provavelmente árvores sempre verdes proporcionam refúgio para insetos herbívoros durante a estação seca contra as condições ambientais climáticas adversas.

Ao contrário do padrão encontrado para herbívoros, maior abundância de abelhas foi encontrada sobre plantas decíduas durante a estação seca. Durante a seca, 47% dos indivíduos (todos do gênero *Trigonisca*, subfamília Meliponinae) foram amostrados sobre uma única árvore decídua. Nós reforçamos que durante os períodos de coleta, nenhum tipo de recurso (*e.g.*, flor ou fruto) estava disponível sobre as árvores na qual as armadilhas foram suspensas. Dessa forma, é possível que a proximidade de algum ninho arbóreo do táxon supracitado para esse ponto amostral específico pode ter tendenciado tal amostra, podendo os insetos ainda ter sido atraídos pelo suor dos pesquisadores.

## **Atividade diária**

Os registros de atividade diária dos insetos revelaram resultados contrastantes. Na estação seca, a abundância total de insetos e de insetos de hábito herbívoro (mastigador e sugador) foram maiores durante a noite (veja Tabela 2). É provável que vários fatores contribuam para existência de uma maior abundância de herbívoros no período noturno durante a estação seca, tais como preferência microclimática e evitar competição, predação e parasitismo (Janzen 1973, Basset & Springate 1992, Novotny et al. 1999). Durante a estação seca a copa das árvores é mais exposta a radiação solar, velocidade do vento e temperaturas extremas, e é, conseqüentemente, muito menos úmida do que na estação chuvosa (Murphy & Lugo 1986, Sánchez-Azofeifa et al. 2005). Em estudo realizado durante a estação seca em floresta tropical úmida na Nova Guiné, Novotny et al. (1999) encontraram maior risco de predação para herbívoros das famílias Chrysomelidae, Curculionidae e Cicadellidae durante o dia. Tal risco de predação decorria principalmente da atividade de formigas com hábito diurno. Esses resultados sugerem que insetos herbívoros residentes em períodos secos podem ser bem adaptados (restrições fisiológicas ou comportamentais) às condições ambientais das FTSS.

Para abelhas, durante a estação seca e transição seca-chuva foi observado maior abundância no turno diurno, enquanto mariposas apresentaram maior atividade noturna durante a estação chuvosa e transição seca-chuva. Em resultado semelhante, através de armadilhas de interceptação de voo em floresta úmida no Gabão, Basset et al. (2001) encontraram maior atividade para abelhas durante o dia, enquanto os lepidópteros apresentaram preferência pela noite. Em geral, para florestas tropicais, flores de plantas melitófilas apresentam antese diurna, enquanto plantas polinizadas por mariposas apresentam antese noturna (Bawa 1990, Aguiar & Martins 1997, Mendes et al. 2011). Tal padrão temporal pode proporcionar maior quantidade e qualidade de recursos, tais

como pólen, óleo e néctar em distintos períodos. Embora, tenha sido encontrada maior atividade de abelhas no turno diurno durante a estação seca, provavelmente esta atividade se concentra em períodos de reduzida temperatura como na parte da manhã. Durante a seca, as flores de muitas plantas já poderiam estar murchas e ressecadas no período da tarde. Além disso, a depleção dos estoques de pólen e néctar pelo forrageamento intensivo das abelhas durante a manhã poderia resultar numa grande diminuição dos recursos florais, tornando o forrageamento pouco proveitoso no período vespertino e noturno (veja Aguiar & Martins 1997, Zanella & Martins 2003). Por outro lado, a ausência de diferença na atividade diária de mariposas durante a estação seca pode estar relacionado à existência de adultos não-reprodutivos, pois estes insetos não costumam voar a noite à procura de fêmeas (Janzen 1987). Finalmente, o restabelecimento da atividade noturna na transição seca-chuva se deve ao início das primeiras chuvas, eclosão de adultos que hibernaram durante a estação seca e produção de recursos como flores para adultos e folhas novas para larvas.

## CONCLUSÕES

Ao quantificar a atividade de insetos por meio de interceptação de voo, foram amostrados insetos adultos envolvidos no forrageamento de recursos alimentares e micro-habitat, em busca de parceiros para acasalamento, evitando a predação e potencialmente dispersando ou migrando (Janzen 1973, 1987, Novotny & Basset 1998, Basset et al. 2001, Grimbacher & Stork 2007, 2009). Embora não tenha sido determinada a exata razão pela qual os insetos estão voando, esses dados descrevem a sazonalidade da comunidade de insetos. Apesar de a metodologia utilizada ser mais adequada para refletir padrões temporais do que espaciais (veja Basset et al. 2001), os resultados revelaram o mesmo padrão espaço-temporal encontrado por Silva & Neves

(2014) utilizando o método de batimento, na qual registraram maior abundância de herbívoros sobre plantas sempre verdes em períodos secos.

Os resultados indicaram que a FTS estudada: (1) suporta uma elevada fauna de insetos na seca (principalmente herbívoros sugadores e abelhas), existindo uma baixa sobreposição de espécies entre as estações; (2) apenas insetos herbívoros apresentaram preferência de voo sobre plantas sempre verdes durante a estação seca; e (3) dentre a fauna amostrada na estação seca, apenas herbívoros apresentaram atividade noturna. A busca por padrão temporal na diversidade de insetos não é uma tarefa fácil, dada a miríade de grupos funcionais, bem como a influência de diferentes condições abióticas e recursos alimentares. Estudos de longo prazo, grandes escalas espaciais e abordagens experimentais são necessários para confirmar se tais variações são idiossincráticas ou determinadas por mecanismos *bottom-up* e *top-down*.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar CML, Martins CF (1997) Abundância relativa, diversidade e fenologia de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) na Caatinga, São João do Cariri, Paraíba, Brasil. *Iheringia - Série Zoologia* 83:151-163.
- Antunes FZ (1994) Caracterização Climática – Caatinga do Estado de Minas Gerais. *Informe Agropecuário* 17: 15-19.
- Basset Y (1988) A composite interception trap for sampling arthropods in tree canopies. *Journal of the Australian entomological Society*: 27: 213-219.
- Basset Y, Springate ND (1992) Diel activity of arboreal arthropods associated with a rainforest tree. *Journal of Natural History* 26: 947-952.
- Basset Y, Aberlenc HR, Barrios H, Curletti G, Bérenger JM, Vesco JP, Causse P, Haug A, Hennion AS, Lesobre L, Marquès F, O'meara R (2001) Stratification and diel activity of arthropods in a lowland rainforest in Gabon. *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 585–607.
- Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, Didham RK, Guilhaumon F, Missa O, Novotny V, Ødegaard F, Roslin T, Schmidl J, Tishechkin AK, Winchester NN, Roubik DW, Aberlenc HP, Bail J, Barrios H, Bridle JR, Castaño-Meneses G, Corbara B, Curletti G, Rocha WD, Bakker D, Delabie JHC, Dejean A, Fagan LL, Floren A, Kitching RL, Medianero E, Miller SE, Oliveira EG, Orivel J, Pollet M, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Schmidt JB, Sørensen L, Leponce M (2012) Arthropod diversity in a Tropical Forest. *Science* 338: 1481-1484.
- Bawa KS (1990) Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399–422.
- Clarke KR (1993) Nonparametric analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117–143.

- Crawley MJ (2007) *Statistical computing – An introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons, London.
- Didham RK, Springate ND (2003) Determinants of temporal variation in community structure. In: Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL (eds) *Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 28–39.
- Dirzo R, Domínguez CA (1995) Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. In: Bullock SH, Mooney A, Medina E (eds) *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 304-325.
- Freire-Jr G, Nascimento AR, Konstantinov IM, Diniz IR (2014) Temporal occurrence of two *Morpho* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae): influence of weather and food resources. *Environmental Entomology* 43: 274-282.
- Gonda-King L, Gómez S, Martin JL, Orians CM, Preisser EL (2014) Tree responses to an invasive sap-feeding insect. *Plant Ecology* 215: 297-304.
- Gotsch SG, Powers JS, Lerdau MT (2010) Leaf traits and water relations of 12 evergreen species in Costa Rican wet and dry forests: patterns of intra-specific variation across forests and seasons. *Plant Ecology* 211: 133-146.
- Grimbacher PS, Stork NE (2007) Vertical stratification of feeding guilds and body size in beetle assemblages from an Australian tropical rainforest. *Austral Ecology* 32: 77–85.
- Grimbacher PS, Stork NE (2009) Seasonality of a diverse beetle assemblage inhabiting lowland tropical rain forest in Australia. *Biotropica* 41: 328–337.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD (2001) Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1–9.

- Hasselquist NJ, Allen MF, Santiago LS (2010) Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia* 164: 881–890.
- Janzen DH (1967) Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- Janzen DH (1973) Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54: 687-708.
- Janzen DH (1983) Food webs: who eats what, why, how, and with what effects in a tropical forest. In: Golley FB (ed) *Tropical Rain Forest Ecosystems: Structure and Function*. Elsevier Scientific, Amsterdam, pp 162-182.
- Janzen DH (1987) How moths pass the dry season in a Costa Rican dry forest. *International Journal of Tropical Insect Science* 8: 489-500.
- Janzen DH, Waterman PG (1984) A seasonal census of phenolics, fibre and alkaloids in foliage of forest trees in Costa Rica: some factors influencing their distribution and relation to host selection by Sphingidae and Saturniidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 21:439-454.
- Justiniano MJ, Fredericksen TD (2000) Phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica* 32: 276-281.
- Madeira JA, Fernandes GW (1999) Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 15: 463-479.
- Madeira BG, Espírito-Santo MM, D'Angelo-Neto S, Nunes YRF, Sánchez-Azofeifa GA, Fernandes GW, Quesada M (2009) Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 291: 291-304.



- Marquis RJ, Morais HC, Diniz IR (2002) Interactions among Cerrado plants and their herbivores: unique or typical? In: Oliveira PS, Marquis RJ (eds) The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, New York, pp 306-328.
- Mendes FN, Rêgo MMC, Albuquerque PMC (2011) Fenologia e biologia reprodutiva de duas espécies de *Byrsonima* Rich. (Malpighiaceae) em área de Cerrado no Nordeste do Brasil. *Biota Neotropica* 11: 103-115.
- Murphy PG, Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Neves FS, Braga RF, Espírito-Santo MM, Delabie JHC, Fernandes GW, Sánchez-Azofeifa GA (2010) Diversity of Arboreal Ants In a Brazilian Tropical Dry Forest: Effects Of Seasonality and Successional Stage. *Sociobiology* 56: 177-194.
- Neves FS, Silva JO, Espírito-Santo MM, Fernandes GW (2014) Insect herbivores and leaf damage along successional and vertical gradients in a tropical dry forest. *Biotropica* 46:14-24.
- Novotny V, Wilson MR (1997) Why are there no small species among xylem-sucking insects? *Evolutionary Ecology* 11: 419-437.
- Novotny V, Basset Y (1998) Seasonality of sap-sucking insects (Auchenorrhyncha: Hemiptera) feeding on *Ficus* (Moraceae) in a lowland rain forest in New Guinea. *Oecologia* 115: 514-522.
- Novotny V, Basset Y, Auga J, Boen W, Dal C, Drozd P, Kasbal M, Isua B, Kutil R, Manumbor M, Molem K (1999) Predation risk for herbivorous insects on tropical vegetation: a search for enemy-free space and time. *Australian Journal of Ecology* 24: 477-483.
- Novotny V, Basset Y, Kitching R (2003) Herbivore assemblages and their food resources. In: Basset Y, Novotny V, Miller S, Kitching R (eds) *Arthropods of*

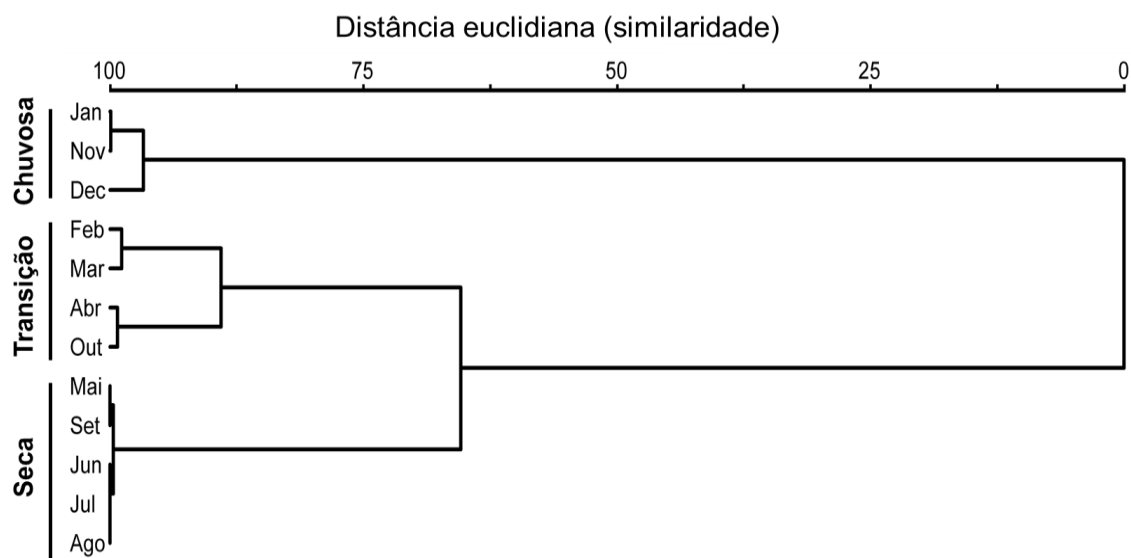
- tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge University Press, Cambridge, pp 40–53.
- Novotny V, Basset Y (2005) Host specificity of insect herbivores in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 272: 1083-1090.
- Nunes YRF, Luz GR, Braga LL (2012) Phenology of tree species populations in Tropical Dry Forests of Southeastern Brazil. In: Zhang X (ed) Phenology and climate change. InTech, pp 125-142.
- Moran CV, Southwood TRE (1982) The guild composition of arthropod communities in trees. *Journal of Animal Ecology* 51: 289–306.
- Peeters PJ, Read J, Sanson GD (2001) Variation in the guild composition of herbivorous insect assemblages among co-occurring plant species. *Austral Ecology* 26: 385–399.
- Peronti ALBG, Fernandes LBR, Fernandes MA (2013) A facultative association between *Plebeia droryana* (Friese, 1900) (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) and a wax scale insect, *Ceroplastes janeirensis* (Hemiptera: Coccoidea: Coccidae). *Brazilian Journal of Biology* 73: 453-454.
- Pezzini FF (2008) Fenologia de comunidades arbóreas de mata seca em três estágios sucessionais. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Pezzini FF, Ranieri BD, Brandão D, Fernandes GW, Quesada M, Espírito-Santo MM, Jacobi CM (2014) Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. *Plant Biosystems* (publicado online 21/02/2014). doi: doi.org/10.1080/11263504.2013.877530
- Pinheiro F, Diniz IR, Coelho D, Bandeira MSP (2002) Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27: 132–136.
- Price PW (1997) *Insect Ecology*, 3rd ed. Wiley, New York.

- Price PW (2002) Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research* 17: 241-247.
- R Development Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rafael JA, Melo GAR, Carvalho CJB, Casari AS, Constantino R (2012) Os Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Ragusa-Netto JA, Silva RR (2007) Canopy phenology of a dry forest in western Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 67: 569-575.
- Rakitov RA (2000) Secretion of brochosomes during the ontogenesis of a leafhopper, *Oncometopia orbona* (F.) (Insecta:Homoptera:Cicadellidae). *Tissue & Cell* 32: 28-39.
- Rakitov RA (2002) What are brochosomes for? An enigma of leafhoppers (Hemiptera, Cicadellidae). *Denisia (Linz)* 4: 411-432.
- Rees CJC (1983) Microclimate and the flying Hemiptera fauna of a primary lowland rain forest in Sulawesi. In: Sutton SL, Whitmore TC, Chadwick AC (eds) tropical rain forest: ecology and management. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 121–136.
- Sanchez-Azofeifa GA, Quesada M, Rodríguez JP, Nassar JM, KE Stoner; Castillo A, Garvin T, Zent EL, Calvo-Alvarado JC, Kalacska MER, Fajardo L, Gamon JA, Cuevas-Reyes P (2005) Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica* 37: 477–485.
- Scherrer S, Diniz IR, Morais HC (2010) Climate and host plant characteristics effects on lepidopteran caterpillar abundance on *Miconia ferruginata* DC. and *Miconia pohliana* Cogn (Melastomataceae). *Brazilian Journal of Biology* 70: 103-109.

- Silva NAP, Frizzas MR, Oliveira CMD (2011) Seasonality in insect abundance in the “Cerrado” of Goiás State, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 55: 79-87.
- Silva JO, Espírito-Santo MM, Melo GA (2012) Herbivory on *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest. *Arthropod-Plant Interactions* 6: 45–57.
- Silva JO & Neves FS (2014) Insect herbivores associated with an evergreen tree *Goniorrhachis marginata* Taub. (Leguminosae: Caesalpinioideae) in a tropical dry forest. *Brazilian Journal of Biology* (*no prelo*).
- Silveira FA, Melo GAR, Almeida EAB (2002) Abelhas brasileiras: sistemática e identificação. Fundação Araucária, Belo Horizonte.
- Springate ND, Basset Y (1996) Diel activity of arboreal arthropods associated with Papua New Guinean trees. *Journal of Natural History* 30: 101-112.
- Stone GN, Schönrogge K (2003) The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology and Evolution* 18:512-522
- Vasconcellos A, Andreazze R, Almeida AM, Araujo HFP, Oliveira ES, Oliveira U (2010) Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 54: 471–476.
- Zanella FCV, Martins CF (2003) Abelhas da caatinga: biogeografia, ecologia e conservação. In: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC (eds) *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária, UFPE, Recife, pp 75–134.
- Walter J, Hein H, Auge H, Beierkuhnlein C, Löffler S, Reifenrath K, Schädler M, Weber M, Jentsch A (2012) How do extreme drought and plant community composition affect host plant metabolites and herbivore performance? *Arthropod-Plant Interactions* 6: 15-25.

- Wardhaugh CW (2014) The spatial and temporal distributions of arthropods in forest canopies: uniting disparate patterns with hypotheses for specialization. *Biological Reviews* (doi: 10.1111/brv.12094)
- Wolda H (1978) Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology* 47: 369–381.
- Wolda H (1988) Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 1–18.

**Anexo 1.** Dendrograma elaborado a partir das médias mensais de pluviosidade entre 1976-2011, segundo o método de ligação completa e distância euclidiana. Dados obtidos da estação de Mocambinho-MG, distante 15km do Parque Estadual da Mata Seca (PEMS).



**Anexo 2.** Floresta tropical seca no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS) durante os quatro períodos amostrais: (a) estação chuvosa (janeiro-2012), (b) transição chuvosa-seca (abril-maio-2012), (c) estação seca (agosto-2011) e (d) transição seca-chuvosa (outubro-2011).



**Anexo 3.** Riqueza (R) e abundância (A) de insetos herbívoros mastigadores amostrados em quatro períodos (estação chuvosa, transição chuva-seca, estação seca e transição seca-chuvosa) de uma floresta tropical seca. A análise de SIMPER exhibe a contribuição de cada família para a ordenação das armadilhas na NMDS.

Taxa	R	A	Abundância média				Contribuição	Acumulada (%)
			Chuva	Chuva-seca	Seca	Seca-chuva		
Chrysomelidae	78	411	7,32	0,111	6,56	8	29,19	29,19
Phasmatidae	13	227	0,263	0,5	11,6	0,211	12,74	41,93
Curculionidae	59	110	1,58	0,389	0,889	3	11,14	53,07
Tettigonidae	20	88	1,37	2,17	0,667	0,579	10,05	63,12
Scarabaeidae	16	89	1,37	0	0,0556	3,26	8,321	71,44
Proscopidae	15	82	0,211	1,78	1,44	1,05	6,548	77,99
Staphylinidae	22	27	1,11	0,167	0,0556	0,105	4,037	82,03
Dermestidae	14	23	0,368	0,556	0,278	0,0526	3,327	85,36
Mordelidae	16	23	0,737	0	0,0556	0,421	2,916	88,27



**Anexo 3. Continuação**

Taxa	R	A	Abundância média				Contribuição	Acumulada (%)
			Chuva	Chuva-seca	Seca	Seca-chuva		
Nitidulidae	10	23	0,895	0,0556	0	0,263	2,508	90,78
Elateridae	11	17	0	0,167	0,111	0,632	1,897	92,68
Carabidae	9	16	0	0,0556	0,222	0,579	1,75	94,43
Cleridae	8	18	0,0526	0,167	0,667	0,105	1,666	96,09
Passalidae	5	12	0,474	0,0556	0	0,105	1,577	97,67
Tenebrionidae	2	3	0	0,167	0	0	0,6493	98,32
Cerambycidae	2	3	0	0,167	0	0	0,6053	98,92
Cincidelidae	3	5	0	0	0,111	0,158	0,4417	99,37
Mordelidae	2	2	0	0	0	0,105	0,2702	99,64
Buprestidae	2	2	0	0,0556	0	0,0526	0,2637	99,9
Cantaridae	1	1	0,0526	0	0	0	0,1002	100
<b>TOTAL</b>	<b>308</b>	<b>2364</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>

**Anexo 4.** Riqueza (R) e abundância (A) de insetos herbívoros sugadores amostrados em quatro períodos (estação chuvosa, transição chuva-seca, estação seca e transição seca-chuvosa) de uma floresta tropical seca. A análise de SIMPER exhibe a contribuição de cada família para a ordenação das armadilhas na NMDS.

Taxa	R	A	Abundância média				Contribuição	Acumulada (%)
			Chuva	Chuva-seca	Seca	Seca-chuva		
Cicadellidae	53	3405	3,5	11,9	184	2	80,9	80,9
Flatidae	5	9	0,222	0,188	0,118	0	2,701	83,6
Achilidae	5	7	0,389	0	0	0	2,53	86,13
Membracidae	5	7	0,333	0,0625	0	0	2,386	88,52
Coreidae	2	4	0	0	0	0,308	2,218	90,73
Cercopidae	2	6	0,333	0	0	0	1,858	92,59
Dictyopharidae	2	2	0,111	0	0	0	1,434	94,02
Tingidae	3	4	0	0,125	0,118	0	1,313	95,34
Thyreocoridae	1	2	0	0	0,0588	0,0769	1,1	96,44

**Anexo 4. Continuação**

Taxa	R	A	Abundância média				Contribuição	Acumulada (%)
			Chuva	Chuva-seca	Seca	Seca-chuva		
Psyllidae	1	2	0,0556	0	0	0,0769	1,051	97,49
Cixiidae	2	3	0,167	0	0	0	0,9889	98,48
Acanaloniidae	2	3	0,167	0	0	0	0,888	99,37
Reduviidae	1	1	0,0556	0	0	0	0,3763	99,74
Pentatomidae	1	1	0	0,0625	0	0	0,1361	99,88
Rhopalidae	2	6	0	0	0,353	0	0,06938	99,95
Scuteleridae	1	1	0	0	0,0588	0	0,05287	100
<b>TOTAL</b>	<b>88</b>	<b>3463</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>

**Anexo 5.** Abundância (A) de 22 espécies de abelhas (Hymenoptera: Apoidea) amostradas em quatro períodos (estação chuvosa, transição chuva-seca, estação seca e transição seca-chuvosa) de uma floresta tropical seca. A análise de SIMPER exhibe a contribuição de cada espécie para a ordenação das armadilhas na NMDS.

Taxa	A	Abundância média				Contribuição	Acumulada (%)
		Chuva	Chuva-seca	Seca	Seca-chuva		
<i>Schwarzula timida</i>	146	0,778	0,056	1,33	5,94	30,7	30,7
<i>Trigonisca</i> sp.1	166	0	0,055	0,055	9,11	24,37	55,07
<i>Tetragonisca angustula</i>	41	0	0,055	1,33	0,889	10,17	65,24
<i>Partamona rustica</i>	11	0	0,333	0,222	0,055	7,835	73,07
<i>Trigonisca pediculana</i>	52	0	0	2,72	0,167	7,704	80,78
<i>Trigonisca intermedia</i>	35	0,222	0,055	0,889	0,778	5,411	86,19
<i>Oxytrigona tataira</i>	4	0	0,167	0,055	0	4,134	90,32
<i>Apis mellífera</i>	7	0,055	0,167	0	0,167	4,032	94,35
<i>Augochloropsis</i> sp.1	4	0	0	0	0,222	1,137	95,49

**Anexo 5.** Continuação

Taxa	A	Abundância média				Contribuição	Acumulada (%)
		Chuva	Chuva-seca	Seca	Seca-chuva		
<i>Ceratina</i> (Crewella) sp.1	2	0	0	0	0,111	1,036	96,53
<i>Friesella schrottkyi</i>	1	0	0	0,055	0	0,912	97,44
<i>Augochlora</i> sp.1	1	0	0	0	0,0556	0,6059	98,05
<i>Melipona</i> (Melipona) <i>quadrifasciata</i>	4	0	0	0	0,222	0,4625	98,51
<i>Augochlorella</i> sp.1	1	0,0556	0	0	0	0,3471	98,86
<i>Augochloropsis</i> sp.2	2	0	0	0	0,111	0,2798	99,14
<i>Trigona hyalinata</i>	1	0	0	0,0556	0	0,2291	99,36
<i>Augochloropsis</i> sp.3	3	0	0	0	0,167	0,2164	99,58
<i>Plebeia droryana</i>	1	0	0	0	0,0556	0,1229	99,7
<i>Augochloropsis</i> sp.4	1	0	0	0	0,0556	0,1229	99,83
<i>Frieseomelitta languida</i>	1	0	0	0	0,0556	0,07572	99,9

**Anexo 5.** Continuação.

Taxa	A	Abundância média				Contribuição	Acumulada (%)
		Chuva	Chuva-seca	Seca	Seca-chuva		
<i>Trigonisca meridionalis</i>	1	0	0	0,0556	0	0,05084	99,95
<i>Ceratina (Crewella) sp.2</i>	1	0	0	0	0,0556	0,04672	100
<b>TOTAL</b>	486	-	-	-	-	-	-

**Anexo 6.** Riqueza (R) e abundância (A) de famílias de mariposas (Hymenoptera: Heterocera) amostradas em quatro períodos (estação chuvosa, transição chuva-seca, estação seca e transição seca-chuvosa) de uma floresta tropical seca. A análise de SIMPER exhibe a contribuição de cada família para a ordenação das armadilhas na NMDS.

Taxa	R	A	Abundância média				Contribuição	Acumulada (%)
			Chuva	Chuva-seca	Seca	Seca-chuva		
Noctuidae	43	106	4,93	1,92	0,833	1	64,58	64,58
Crambidae	5	11	0,267	0	1	0,25	18,67	83,24
Elachistidae	3	3	0,0667	0,0833	0,167	0	4,732	87,98
Geometridae	4	4	0,2	0,0833	0	0	3,486	91,46
Gelechidae	1	1	0,0667	0	0	0	2,952	94,41
Hesperidae	1	1	0	0,0833	0	0	2,57	96,98
Sphingidae	1	2	0,0667	0,0833	0	0	2,454	99,44

**Anexo 6.** Continuação.

Taxa	R	A	Abundância média				Contribuição	Acumulada (%)
			Chuva	Chuva-seca	Seca	Seca-chuva		
Tortricidae	1	1	0,0667	0	0	0	0,5616	100
<b>TOTAL</b>	59	129	-	-	-	-	-	-



**Características foliares e herbivoria entre plantas decíduas e  
sempre verdes em uma floresta tropical seca**

## RESUMO

Plantas decíduas e sempre-verdes coexistem em florestas tropicais secas (FTSs), mas apresentam diferente longevidade foliar e eficiência no uso de recursos. Essas diferentes adaptações reforçam a provável existência de distintas síndromes foliares (defesas e conservação hídrica) e consumo por herbívoros. Além disso, com o avançar da idade foliar as folhas podem tornar-se mais indigestas e impalatáveis para herbívoros, independente do grupo fenológico. Neste estudo, foram avaliadas plantas decíduas e sempre verdes dentro de um mesmo tipo de habitat no qual predominam árvores com 90-100% de deciduidade. Foram amostrados 10 indivíduos para cada uma das três espécies decíduas mais abundantes em uma FTS brasileira (*Sapium glandulosum*, *Handroanthus reticulatus* e *Combretum duarteanum*), e outros 10 indivíduos para cada uma das três espécies sempre verdes *Aspidosperma polyneuron*, *Goniorrhachis marginata* e *Ziziphus joazeiro*. No geral, plantas decíduas apresentaram maiores taxas de herbivoria foliar, área foliar específica, conteúdo de água e nitrogênio, enquanto plantas sempre verdes apresentaram maior espessura foliar, concentração de fenólicos totais e taninos. Quando as características foliares foram avaliadas entre e dentro de cada grupo fenológico, folhas jovens apresentaram maior conteúdo de água e nitrogênio, e menor concentração de compostos fenólicos do que folhas maduras. Além disso, folhas jovens e altamente nutritivas apresentaram maiores taxas de herbivoria. Nossos resultados sugerem uma provável convergência adaptativa sobre as características foliares entre grupos fenológicos, baseada em diferentes adaptações fisiológicas e risco de ataque por herbívoros. A constante exposição das folhas de plantas sempre verdes pode ter implicado em um maior risco de perda de água e nutrientes via herbivoria, favorecendo a seleção para aumento de compostos baseados em carbono e redução do teor nutricional foliar.

## INTRODUÇÃO

A convergência adaptativa de características foliares defensivas entre diferentes grupos fenológicos tem sido bem documentada em estudos ecológicos nas últimas décadas (Mooney & Gulmon 1982, Sobrado 1991, Eamus 1999, Chaturvedi et al. 2011, Pringle et al. 2011, Méndez-Alonzo et al. 2012). Em geral, esses estudos abordam os *trade-offs* da alocação diferencial de recursos relacionados às taxas de fotossíntese e crescimento em detrimento ao investimento em atributos foliares defensivos (Mooney & Gulmon 1982, Coley et al. 1985, Gotsch et al. 2010, Pringle et al. 2011). Nesses casos, vários atributos foliares podem ser usados para inferir adaptação em um contexto seletivo, e dessa maneira, as defesas de plantas podem ser abordadas como múltiplos atributos (*e.g.*, síndromes de defesa) que interagem sinergicamente para maximizar estratégias de *fitness* da planta (veja Agrawal & Fishbein 2006).

Espécies decíduas e sempre verdes coexistem em florestas secas, mas particularmente, esses grupos fenológicos diferem em sua eficiência no uso de recursos (*e.g.*, CO<sub>2</sub>, água e nitrogênio) (Sobrado 1991, Smith 1993, Eamus & Prior 2001, Franco et al. 2005, Méndez-Alonzo et al. 2012). Plantas sempre verdes sustentam suas folhas por longos períodos e precisam estar adaptadas à conservação hídrica durante a severa estação seca. Por outro lado, plantas decíduas perdem suas folhas durante a estação seca para reduzir a perda de água, e otimizam suas taxas de crescimento e fotossíntese durante a estação chuvosa para manter uma alta eficiência no uso de água (Eamus 1999, Franco et al. 2005, Tomlinson et al. 2013). Essas diferentes adaptações reforçam a provável existência de distintas síndromes foliares (*e.g.*, defensivas e fisiológicas) sobre esses dois grupos fenológicos.

A longevidade foliar é um fator preponderante sobre as características foliares defensivas e a susceptibilidade para ataque de herbívoros em diferentes grupos fenológicos (Mooney & Gulmon 1982, Coley & Barone 1996, Marquis et al. 2001,

Dirzo & Boege 2008, Pringle et al. 2011). A constante disponibilidade de folhas em plantas sempre verdes poderia acarretar em maior risco de ataque por herbívoros (Dirzo & Domínguez 1995, Dirzo & Boege 2008). Tal situação pode ter favorecido uma pressão seletiva para maior investimento em defesas estruturais por essas plantas. Isso possivelmente explicaria os menores níveis de herbivoria encontrados no tempo ecológico sobre este grupo fenológico em florestas secas (Stanton 1975, Janzen & Waterman 1984, Dirzo & Boege 2008). Além disso, folhas com elevada longevidade demandam altos custos para produção (Sobrado 1991, Eamus 1999), e sua manutenção deve consistir principalmente no investimento de compostos estruturais baseados em carbono (Coley et al. 1985, Coley & Barone 1996, Endara & Coley 2011). Esses compostos podem tornar as folhas de plantas sempre verdes mais duras e espessas e com menor conteúdo de nitrogênio, área foliar específica (SLA; área foliar por unidade de massa foliar) e palatabilidade para herbívoros.

Em florestas tropicais secas (FTSs), existe elevada produção sincrônica de tecidos novos e altamente nutritivos para herbívoros durante o início da estação chuvosa (Filip et al. 1995, Dirzo & Domínguez 1995, Boege 2005, Silva et al. 2012). Nesse período, tanto plantas sempre verdes quanto decíduas apresentam folhas jovens (Murphy & Lugo 1986). Ao final da estação chuvosa, as folhas das plantas decíduas tornam-se completamente maduras e com alta concentração de defesas baseadas em carbono, tais como fibras, fenólicos e taninos (Janzen & Waterman 1984, Boege 2005, Oliveira et al. 2012). Por outro lado, o conteúdo nutricional da folha é reduzido com a idade foliar (*e.g.*, conteúdo de nitrogênio foliar) (Filip et al. 1995, Gotsch et al. 2010, Silva et al. 2012), resultando em menores taxas de herbivoria sobre folhas maduras. O mesmo padrão descrito acima também é esperado para plantas sempre verdes (Silva & Neves 2014), reforçados ainda pela variação sazonal de água e luz. Dessa forma, é esperado um aumento na concentração de compostos baseados em carbono e redução de

nutrientes foliares com o avanço da idade foliar para ambos os grupos fenológicos. Porém, devido à intensa variação sazonal (da estação chuvosa para seca) e maior longevidade foliar de plantas sempre verdes (11 meses) quando comparado a plantas decíduas (6 meses), variações mais acentuadas são esperadas para as características foliares e herbivoria entre idade foliar de plantas sempre verdes.

Apenas uma pequena fração da flora das FTSs é sempre verde, variando entre 1,1-9,7% (Murphy & Lugo 1986, Ragusa-Neto & Silva 2007, Pezzini et al. 2014). A maioria dos estudos envolvendo características foliares e herbivoria entre grupos fenológicos em FTSs, geralmente utilizaram plantas presentes em habitats sempre verdes (*e.g.*, vegetação ripária, floresta úmida ou savana) *versus* habitats decíduos (Stanton 1975, Dirzo & Domínguez 1995, Neves et al. 2010, Pringle et al. 2011, Tomlinson et al. 2013). Entretanto, esse estudo avalia plantas decíduas e sempre verdes dentro de um mesmo tipo de habitat, no qual predominam árvores decíduas (Madeira et al. 2009), com aproximadamente 90-100% de perda foliar durante a estação seca (Pezzini et al. 2014). Esse sistema fornece um cenário ideal para testar a intensidade e adaptação das plantas para produção de compostos foliares defensivos e o ataque por herbívoros em contrastantes grupos fenológicos de plantas, visto que estas plantas estão sujeitas às mesmas condições edafo-climáticas, topográficas e de sazonalidade. Dessa forma, o presente estudo teve como objetivo comparar algumas características foliares relacionadas com a fisiologia e defesa (*e.g.*, espessura foliar, SLA, conteúdo de água e nitrogênio, concentração de fenólicos totais e taninos), e taxas de herbivoria entre folhas jovens e maduras de espécies sempre verdes e decíduas em uma FTS. As seguintes hipóteses foram testadas: (1) as plantas sempre verdes apresentam síndromes foliares relacionadas à conservação de água e defesa, com baixos níveis de herbivoria em comparação às decíduas, cujas folhas selecionam características envolvidas na eficiência do uso da água e luz; (2) independentemente do grupo fenológico, folhas

maduras apresentam maiores níveis de defesas foliares e menores níveis de nitrogênio e herbivoria quando comparadas a folhas jovens; e (3) a herbivoria em plantas de ambos os grupos fenológicos é afetada pela composição físico-química foliar.

## MATERIAS E MÉTODOS

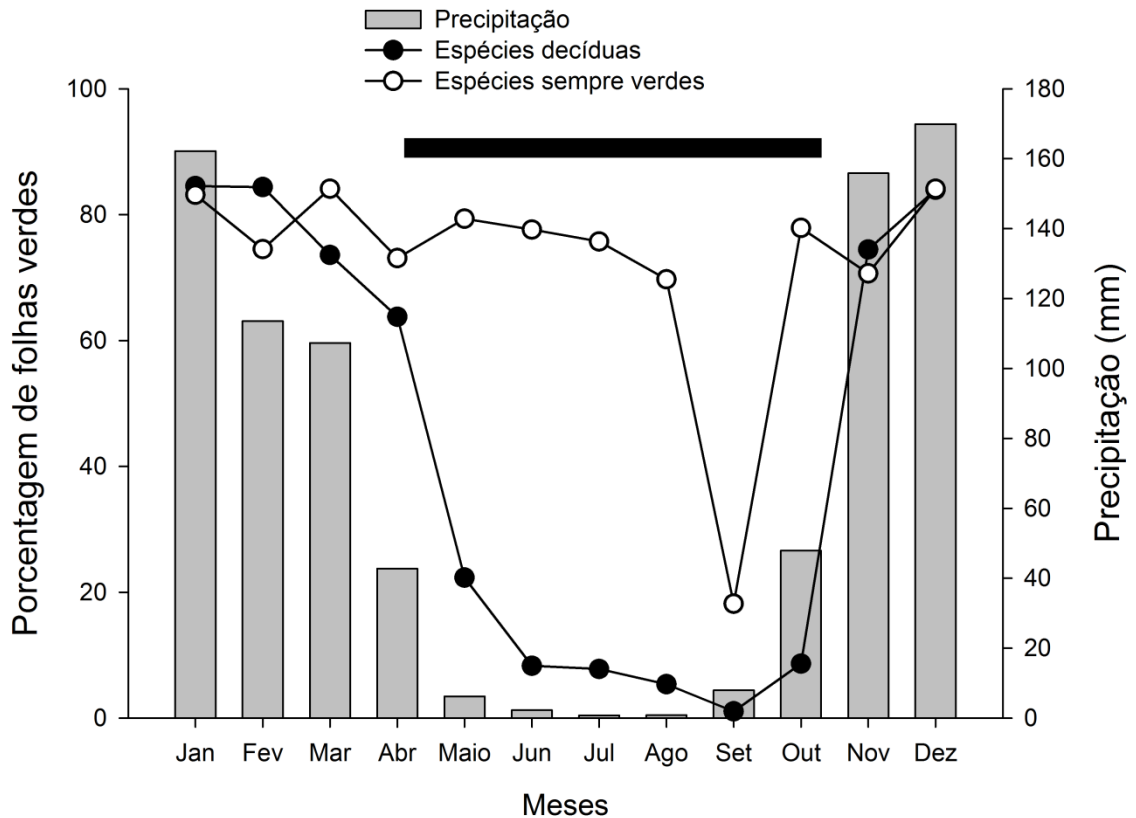
### **Área de estudo**

Este estudo foi realizado no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS), município de Manga, Minas Gerais. O PEMS apresenta uma área de 15.466,44 ha, altitudes entre 400-500 m acima do nível do mar e está localizado entre as coordenadas 14°48'36" – 14°56'59" S e 43°55'12" – 44°04'12" W. O clima desta região é classificado como tropical semi-árido (Aw na classificação de Köppen), com temperatura média de 24°C e precipitação anual média de 871 mm (Antunes 1994). A estação seca estende-se de maio a outubro e é marcada pela perda de quase 100% das folhas, seguido pelo surgimento sincronizado de folhas em novembro (Pezzini et al. 2014). O nível e duração da deciduidade variam entre as espécies vegetais, mas as espécies sempre verdes podem manter as suas folhas durante a estação seca (Fig. 1).

Aproximadamente 1.525 ha do PEMS são cobertos por pastagens abandonadas em estágios iniciais de regeneração, enquanto a área restante suporta florestas secas primárias ou secundárias em estágio de sucessão avançado (Madeira et al. 2009). Esse estudo foi realizado em uma FTS secundária que foi abandonada há cerca de 60-65 anos atrás, após corte seletivo e uso para criação de gado. Nessa FTS existem dois estratos verticais: o primeiro é composto de árvores decíduas de crescimento rápido, que atingem um tamanho máximo de 10-12 metros de altura e formam um dossel fechado. O segundo estrato é composto por um sub-bosque denso, com lianas, árvores adultas pertencentes a espécies tolerantes à sombra e árvores juvenis.

## Desenho amostral

Foram amostradas seis espécies arbóreas, sendo três decíduas e três sempre verdes. A escolha das espécies foi baseada em estudos prévios de fitossociologia e fenologia no PEMS (veja Pezzini 2008, Madeira et al. 2009). As espécies sempre verdes foram *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. (Apocynaceae), *Goniorrhachis marginata* Taub. (Fabaceae-Ceasalpinioideae) e *Ziziphus joazeiro* Mart. (Rhamnaceae). A quarta espécie sempre verde existente no PEMS, *Machaerium scleroxylon* Tul. (Fabaceae-Faboideae), não foi escolhida devido à baixa abundância registrada. Todas as espécies sempre verdes amostradas permanecem com folhas por aproximadamente 11,5 meses no ano, e então no fim da estação seca ou início da estação chuvosa elas perdem todas as suas folhas, que são imediatamente substituídas dentro de poucos dias (Pezzini et al. 2014). As três espécies decíduas escolhidas foram *Sapium glandulosum* L. Morong (Euphorbiaceae), *Handroanthus reticulatus* Mattos (Bignoniaceae) e *Combretum duarteanum* Cambess. (Combretaceae). Essas espécies decíduas foram escolhidas devido ao seu grande valor de importância (VI), na qual combina densidade, área basal e frequência (veja Madeira et al. 2009). Dessa forma, a intenção foi amostrar espécies que representavam uma grande porção da biomassa no sistema. Esse desenho amostral traz à tona um problema inerente para comparações interespecíficas: algumas espécies de plantas estarão mais estreitamente relacionadas (*e.g.* filogeneticamente) do que outras, reduzindo, assim, o grau em que as espécies são estimativas independentes das relações testadas (Marquis et al. 2001). A fim de contornar esse problema, foram amostradas espécies distantes filogeneticamente.



**Figura 1.** Porcentagem média de folhas verdes no dossel de espécies decíduas, sempre verdes e precipitação média mensal de 2007-2012 no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS). As espécies decíduas foram representadas pelo valor médio agrupado para *S. glandulosum*, *H. reticulatus* e *C. duarteanum*, enquanto as sempre verdes foram representadas por *A. polyneuron*, *G. marginata* e *Z. joazeiro*. A barra preta horizontal indica a estação seca no PEMS.

Os indivíduos das espécies sempre verdes amostradas permanecem com folhas de outubro a agosto (11 meses), e são consideradas pioneiras persistentes, sendo encontrados desde estágios iniciais de regeneração (ca. 11 anos de regeneração) a florestas maduras (> 50 anos de regeneração) (veja Madeira et al. 2009). Por outro lado, as plantas das espécies decíduas amostradas permanecem com folhas de novembro a abril (6 meses), e são encontradas apenas em florestas maduras do PEMS (Fig. 1). Todas as espécies amostradas atuam como hospedeiras para uma grande variedade de herbívoros, incluindo, coleópteros, hemípteros e ortópteros (veja Capítulo I).

Foram amostrados 10 indivíduos reprodutivos para cada espécie entre setembro



de 2011 e agosto de 2012, totalizando 60 indivíduos. Os indivíduos apresentavam uma distância mínima de 100 metros da borda da FTS e altura entre 5 a 8 metros. Os indivíduos de uma mesma espécie apresentavam uma distância mínima de 10 metros entre si. Como as folhas de espécies de FTS caem facilmente quando manipuladas, e devido à dificuldade de acesso à copa dos indivíduos, não foi possível acompanhar as taxas de herbivoria nas mesmas folhas ao longo da idade foliar. Com auxílio de uma escada regulável de sete metros, nós realizamos a marcação de uma coorte de 40 brotos foliares (sem dano por herbivoria) para cada indivíduo durante o período de produção de folhas novas. Esse período correspondeu a setembro para as plantas sempre verdes e novembro para as plantas decíduas. Após 30 dias da marcação, 10 folhas jovens e completamente expandidas foram retiradas desta coorte de cada indivíduo. Posteriormente, 10 folhas maduras foram retiradas de todos os indivíduos antes do período de deciduidade foliar para cada grupo fenológico, respectivamente, abril e agosto para decíduas e sempre verdes.

### **Quantificação da herbivoria e características foliares**

Todas as folhas foram armazenadas individualmente em caixa térmica com gelo e transportadas para o laboratório. Entre as 10 folhas coletadas por indivíduo em cada período amostral, cinco folhas foram utilizadas para quantificação da herbivoria (porcentagem de área foliar perdida). As folhas foram colocadas sobre uma superfície de papel com anteparo de fundo branco e fotografadas. A área foliar total e perdida foram calculadas com o auxílio do *software* ImageJ (Rasband 2006). Posteriormente, foi calculada porcentagem média de herbivoria por indivíduo. As taxas de herbivoria (% de herbivoria/ dia) entre o surgimento da folha e sua expansão, e entre o período de folha jovem completamente expandida à madura também foram calculadas para cada indivíduo, através da subtração da porcentagem de área foliar perdida em um período

pelo anterior dividido pelo intervalo de dias entre as amostras. As mesmas folhas utilizadas para a herbivoria foram utilizadas para mensurar a espessura foliar, conteúdo de água (%) e SLA. A espessura foliar foi obtida através de um micrometro digital Mitutoyo (Mitutoyo Co., Kanagawa, Japão), calibrado para 0,001 mm (veja Telhado et al. 2010). A espessura foliar foi medida em três posições sobre o limbo foliar, evitando-se as nervuras primárias e secundárias. Para determinação do conteúdo de água, três discos foliares foram pesados a fresco, desidratados em estufa por 72 horas a 50°C (Cornelissen et al. 2003) e pesados novamente a seco. Em seguida, foi aplicada a fórmula  $[(\text{peso fresco} - \text{peso seco}) / \text{peso fresco}] \times 100$  para determinação do teor de água na folha. Por fim, a SLA foi obtida através da razão da área foliar ( $\text{cm}^2$ ) pelo peso seco da folha (g). Os dados de herbivoria, espessura, SLA e conteúdo de água foram agrupados por média em cada indivíduo.

As outras cinco folhas coletadas por planta em cada período amostral foram desidratadas em estufa (50°C por 72h), moídas em um pó bem fino para quantificação de dois tipos de metabólitos secundários: compostos fenólicos totais (mg/g) e taninos totais (mg/g). Esses compostos foram escolhidos neste estudo devido ao seus efeitos deterrentes para herbívoros em FTSs (Boege 2004, Boege 2005, Dirzo & Boege 2008). A qualidade nutricional foi avaliada através do conteúdo de nitrogênio (%), uma vez que esse nutriente é considerado um dos fatores mais limitantes para insetos herbívoros (Mattson 1980). Os compostos fenólicos totais foram quantificados a partir de extratos de metanol a 50% seguindo o método de Folin-Dennis (Swain & Hillis 1959), e usando ácido gálico como padrão. Os mesmos extratos foram utilizados para a quantificação dos taninos (condensados e hidrolisáveis) a partir do método de difusão radial (Hagerman 1987), sendo utilizado ácido tânico como o padrão. O conteúdo de nitrogênio foi obtido a partir dessas mesmas folhas secas através do método de micro-kjeldahl (Allen et al. 1974). Foram realizadas três réplicas por planta para cada análise

química (fenólicos, taninos e nitrogênio), posteriormente os dados foram agrupados por média para cada indivíduo. Essas metodologias foram escolhidas por serem de fácil acesso aos resultados, amplamente utilizadas em estudos ecológicos e de custos relativamente baixo (Oliveira et al. 2012, Silva et al. 2012).

### **Análises estatísticas**

Para verificar o efeito do grupo fenológico (sempre verde x decídua) e idade foliar (folha jovem x madura) sobre as taxas de herbivoria, espessura foliar, SLA, conteúdo de água, fenólicos totais, taninos e conteúdo de nitrogênio foram ajustados modelos lineares de efeitos mistos (LME) (Crawley 2007). A coleta de dados de forma repetida sobre as mesmas plantas e coorte foliar em datas subsequentes viola o pressuposto da independência das amostras. Assumir independência quando esta não ocorre inflaria os graus de liberdade do erro e poderia levar a significância espúria (erro do tipo I). O uso de modelos mistos é recomendado para lidar com a estrutura de erros relacionados a este tipo de desenho amostral. Para contornar este problema, os dados obtidos neste estudo foram agrupados por indivíduo e as variâncias dos erros calculadas para cada grupo diferente. Neste caso, a resposta não é a medida individual e sim a sequência de medidas em um mesmo indivíduo (Crawley 2007). O grupo fenológico e a idade foliar foram usados como variáveis explanatórias (efeito fixo), enquanto os grupos resultantes por planta foram tratados como efeitos aleatórios (data/identidade do indivíduo). Foi construído um modelo para cada variável resposta (herbivoria e características foliares) em função do grupo fenológico, idade foliar e interação grupo fenológico x idade foliar. Essas comparações foram realizadas entre e dentro dos grupos fenológicos. As variáveis respostas foram transformadas em logaritmo para assumir os pressupostos de normalidade dos dados nesses tipos de análises.

Para verificar o efeito das características foliares sobre as taxas de herbivoria foram ajustados modelos lineares generalizados (GLMs). Esse procedimento foi realizado apenas com os dados obtidos para folhas jovens por dois motivos: (1) a maior porcentagem de consumo foliar por herbívoros ocorre durante a expansão de folhas jovens (Coley & Barone 1996, Kursar & Coley 2003); e (2) devido à área foliar removida por herbívoros acumular com o avançar da idade da folha, os níveis de danos encontrados sobre folhas maduras poderiam ser parcialmente provocados sobre condições nas características foliares passadas. Dessa forma, a relação entre herbivoria foliar e características foliares incluindo folhas maduras poderia ser espúria. Foi construído um modelo completo contendo todas as características foliares, seguido de comparações *stepwise* (seleção *backward*), com a remoção das variáveis não significativas. A área foliar removida foi usada como variável resposta, enquanto o grupo fenológico, espessura foliar, SLA, conteúdo de água, fenólicos totais, taninos e conteúdo de nitrogênio foram usados como variáveis explanatórias. Os modelos foram submetidos a análises de resíduos para verificar a adequação da distribuição de erro assumida. Todas as análises foram realizadas utilizando o software R 2.15 (R Development Core Team 2013).

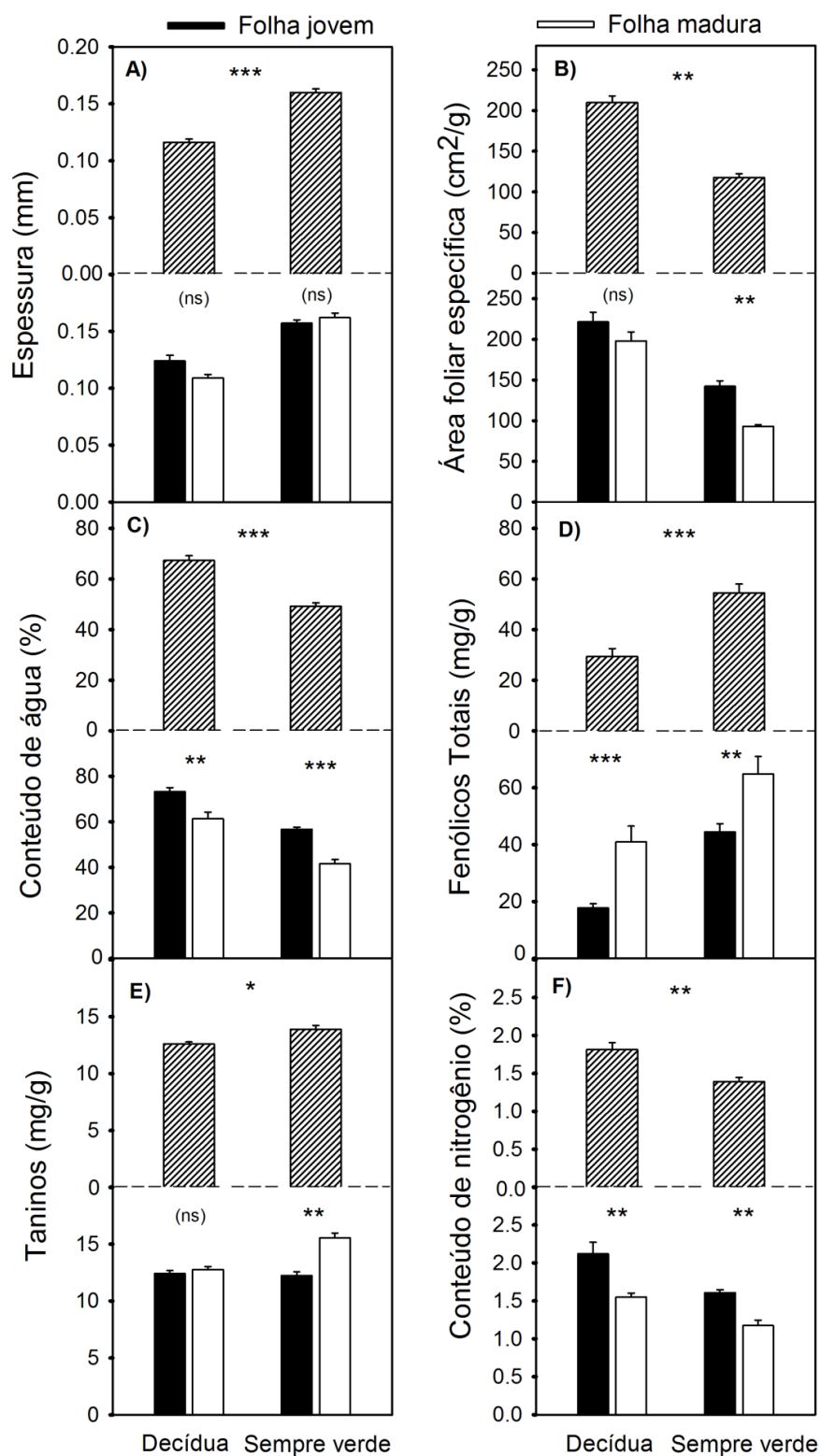
## RESULTADOS

Todas as características foliares avaliadas diferiram entre grupo fenológicos. Plantas decíduas registraram maior SLA, conteúdo de água e nitrogênio foliar, enquanto plantas sempre verdes apresentaram maior espessura foliar, concentração de fenólicos totais e taninos (Tabela 1, Fig. 2). Além disso, maiores taxas de herbivoria foram observadas em plantas decíduas (Tabela 1, Fig. 3). A porcentagem de herbivoria acumulada em folhas maduras diferiu entre plantas decíduas ( $6,57 \pm 0,48\%$ ) e sempre verdes ( $3,20 \pm 0,54\%$ ;  $F_{1,58} = 18,17$ ,  $p < 0,001$ ).

**Tabela 1.** Análise de variância de modelos lineares de efeitos mistos para avaliar o efeito do grupo fenológico (decíduo e sempre verde), idade foliar (jovem e madura) e a interação grupo fenológico e idade foliar sobre a espessura foliar, área foliar específica (SLA), conteúdo de água, compostos fenólicos, taninos, nitrogênio e taxa de herbivoria (n = 60 para cada modelo).

Variável resposta	Variável explanatória	numGL	denGL	F	P
Espessura foliar (mm)	grupo fenológico	1	58	118,38	<0,001*
	idade foliar	1	57	1,68	0,199
	grupo fenológico x idade	1	56	7,4	0,08
SLA (cm <sup>2</sup> /g)	grupo fenológico	1	58	87,15	<0,001*
	idade foliar	1	57	28,83	<0,001*
	grupo fenológico x idade	1	56	3,66	0,075
Conteúdo de água (%)	grupo fenológico	1	58	75,05	<0,001*
	idade foliar	1	57	102,66	<0,001*
	grupo fenológico x idade	1	56	1,312	0,256
Fenólicos totais (mg/g)	grupo fenológico	1	58	32,72	<0,001*
	idade foliar	1	57	24,59	<0,001*
	grupo fenológico x idade	1	56	0,105	0,745
Taninos (mg/g)	grupo fenológico	1	58	26,87	<0,001*
	idade foliar	1	57	41,22	<0,001*
	grupo fenológico x idade	1	56	7,419	0,09
Nitrogênio (%)	grupo fenológico	1	58	25,05	<0,001*
	idade foliar	1	57	34,76	<0,001*
	grupo fenológico x idade	1	56	0,64	0,425
Herbivoria (%/dia)	grupo fenológico	1	58	39,58	<0,001*
	idade foliar	1	57	36,08	<0,001*
	grupo fenológico x idade	1	56	4,27	0,083

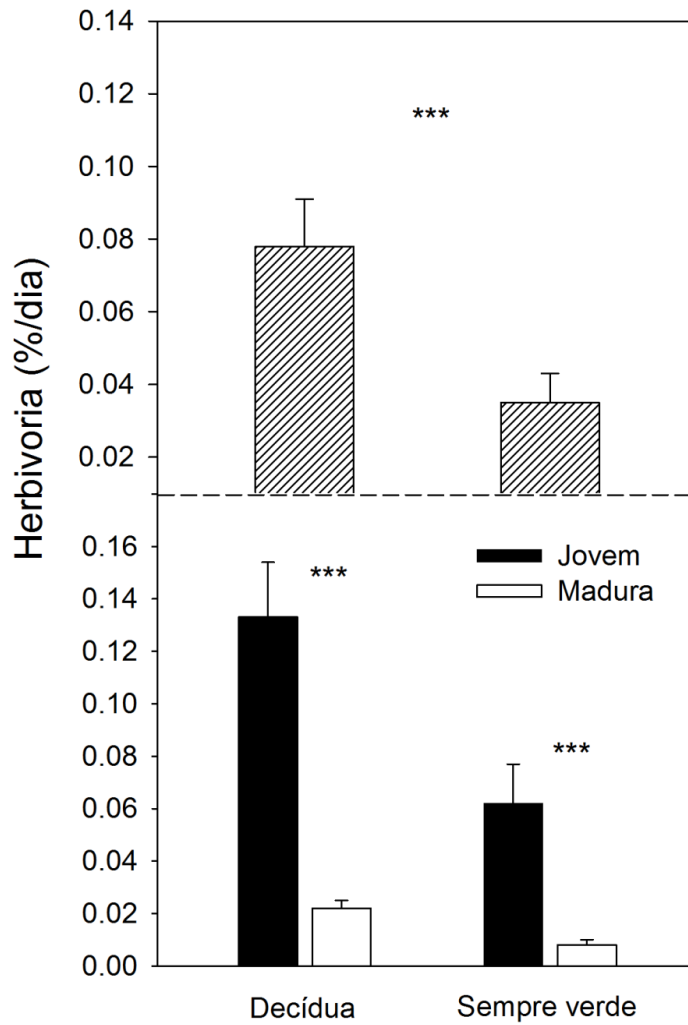
\* Variável explanatória retida no modelo mínimo adequado (p <0,05).



**Figura 2.** Características foliares avaliadas para o conglomerado total de plantas decíduas e sempre verdes (colunas tracejadas; painel superior), e separadas de acordo com a idade foliar para cada grupo fenológico (colunas pretas e brancas; painel inferior). Barras de erro representam o erro padrão da média (n = 60). \* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$ ; \*\*\* =  $P < 0,001$  e (ns) = não significativa.

As características foliares avaliadas diferiram entre folhas jovens e maduras independente do grupo fenológico, exceto a espessura foliar (Tabela 1). Em ambos os grupos fenológicos, folhas jovens apresentaram maior conteúdo de água e nitrogênio, e menor concentração de compostos fenólicos que folhas maduras (Fig. 2). Além disso, folhas jovens de plantas sempre verdes apresentaram maior SLA e menor concentração de taninos que folhas maduras (Fig. 2). Para ambos os grupos fenológicos, maiores taxas de herbivoria foram registradas em folhas jovens (Fig. 3). O mesmo padrão encontrado para características foliares e taxas de herbivoria para idade foliar entre e dentro dos grupos fenológicos também foi encontrado em nível de espécies (Tabela 2).

Apesar das diferenças nas características foliares e herbivoria entre grupos fenológicos, variações na porcentagem de herbivoria foram significativamente relacionadas apenas com a SLA, concentração de compostos fenólicos e conteúdo de nitrogênio (Tabela 3, Fig. 4). Houve efeito negativo da SLA sobre a herbivoria foliar apenas para plantas decíduas. Por outro lado, verificamos efeitos positivos da concentração de compostos fenólicos e conteúdo de nitrogênio foliar para ambos os grupos fenológicos (Anexo 1, Fig. 4). Dado que indivíduos de *C. duarteanum* apresentaram a menor SLA e os maiores níveis de herbivoria entre as espécies decíduas, quando três indivíduos de *C. duarteanum* foram excluídos das análises, nós não encontramos efeito significativo da SLA sobre a taxa de herbivoria ( $F_{1,55} = 0,96$ ;  $p = 0,75$ ). Avaliações detalhadas para verificar a relação entre herbivoria e características foliares para cada espécie podem ser visualizadas no Anexo 2.



**Figura 3.** Taxa média de herbivoria (% de área foliar removida por dia) sobre plantas decíduas e sempre verdes, comparando o conglomerado total de plantas de cada tipo fenológico (colunas tracejadas; painel superior) e separadas de acordo com a idade foliar para cada grupo fenológico (colunas pretas e brancas; painel inferior). Barras de erro representam o erro padrão da média (n = 60). \* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$  e \*\*\* =  $P < 0,001$ .

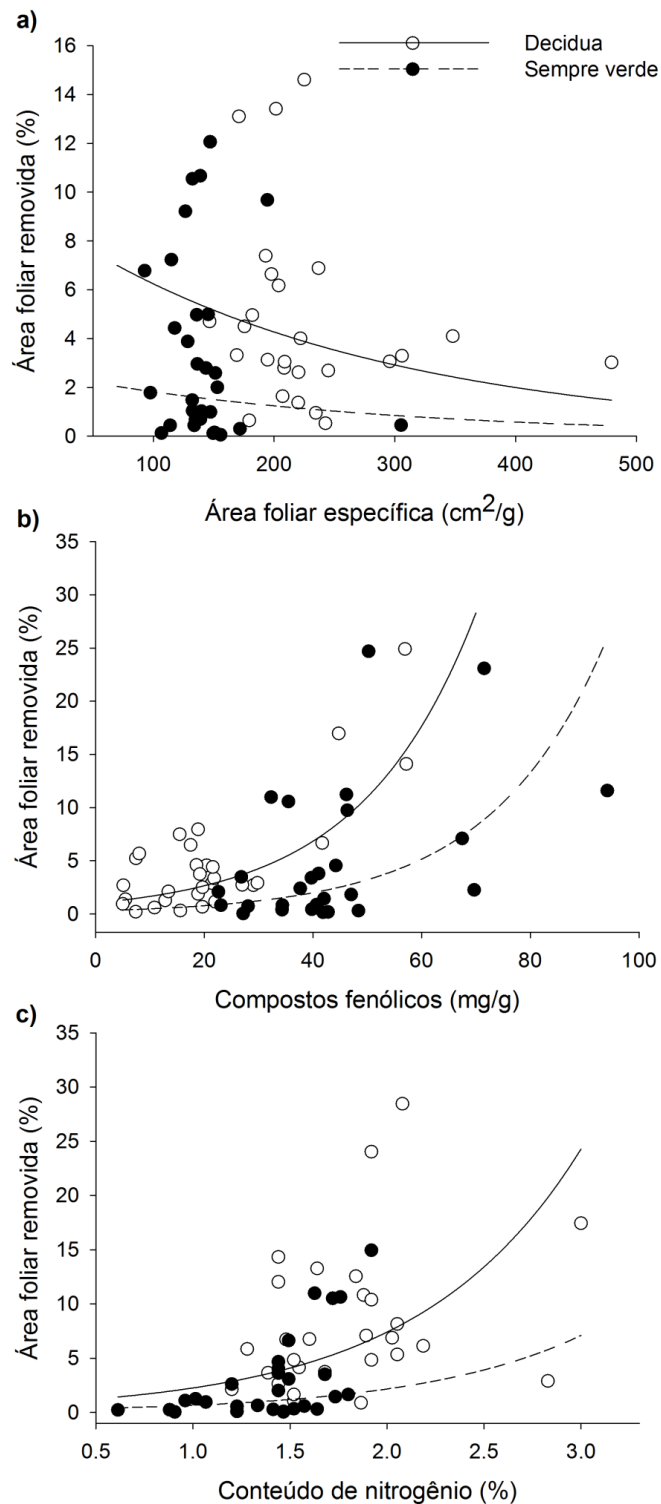


**Tabela 2.** Características foliares e taxas de herbivoria em folhas jovens e maduras de espécies decíduas e sempre verdes de uma floresta tropical seca. \* =  $P < 0,05$ ; \*\* =  $P < 0,01$  e \*\*\* =  $P < 0,001$ . As análises foram realizadas para cada espécie (n = 20).

<b>Decíduas</b>						
	<i>Combretum duarceanum</i>		<i>Handroanthus reticulatus</i>		<i>Sapium glandulosum</i>	
	Jovem	Madura	Jovem	Madura	Jovem	Madura
Espessura (mm)	0,11±0,007	0,10±0,003 <sup>NS</sup>	0,13±0,01	0,12±0,006 <sup>NS</sup>	0,118±0,007	0,10±0,003 <sup>NS</sup>
SLA (cm <sup>2</sup> /g)	194,41 ± 8,82	204,17 ± 6,08 <sup>NS</sup>	251,56 ± 0,71	217,06 ± 12,88 <sup>NS</sup>	218,44±12,52	172,95±15,02*
Conteúdo de água (%)	74,53±0,84	69,41±1,28**	62,30±1,29	39,77±0,82***	83,16±0,48	74,79±1,58*
Fenólicos totais (mg/g)	20,77±2,75	32,64±2,82**	14,65±1,94	19,36±1,82**	21,80±1,18	70,78±11,24***
Taninos (mg/g)	12,74±0,51	13,30±0,49 <sup>NS</sup>	11,24±0,04	11,25±0,03 <sup>NS</sup>	13,23±0,36	13,73±0,11 <sup>NS</sup>
Nitrogênio (%)	2,69±0,57	1,63±0,08**	1,92±0,13	1,60±0,10 <sup>NS</sup>	1,96±0,03	1,41±0,07*
Herbivoria (%/dia)	0,23±0,04	0,015±0,007**	0,083±0,02	0,024±0,004*	0,08±0,017	0,027±0,004*
<b>Sempre verdes</b>						
	<i>Aspidosperma polyneuron</i>		<i>Goniorrhachis marginata</i>		<i>Ziziphus joazeiro</i>	
	Jovem	Madura	Jovem	Madura	Jovem	Madura
Espessura (mm)	0,15±0,004	0,16±0,002 <sup>NS</sup>	0,16±0,005	0,16±0,006 <sup>NS</sup>	0,15±0,005	0,16±0,011 <sup>NS</sup>
SLA (cm <sup>2</sup> /g)	143,29±2,86	96,22±2,57***	128,84±8,90	87,58±4,99**	154,92±17,71	95,21±3,10**
Conteúdo de água (%)	60,90±0,39	32,73±0,86***	55,22±1,75	42,41±1,48*	54,15±1,26	49,92±3,03 <sup>NS</sup>

**Tabela 2.** Continuação.

<b>Sempre verdes</b>	<i>Aspidosperma polyneuron</i>		<i>Goniorrhachis marginata</i>		<i>Ziziphus joazeiro</i>	
	Jovem	Madura	Jovem	Madura	Jovem	Madura
Fenólicos totais (mg/g)	34,95±3,41	50,33±7,38**	58,27±5,51	98,02±10,04**	40,14±1,98	49,37±6,46 <sup>NS</sup>
Taninos (mg/g)	12,62±0,70	16,75±0,71*	12,83±0,64	14,87±0,64 <sup>NS</sup>	11,24±0,02	15,06±0,75*
Nitrogênio (%)	1,72±0,07	1,12±0,06*	1,50±0,02	1,21±0,08 <sup>NS</sup>	1,58±0,05	1,20±0,19 <sup>NS</sup>
Herbivoria (%/dia)	0,03±0,01	0,004±0,002*	0,15±0,02	0,005±0,003***	0,005±0,002	0,015±0,003 <sup>NS</sup>



**Figura 4.** Área foliar removida (%) em função (a) da área foliar específica (SLA), (b) concentração de compostos fenólicos e (c) conteúdo de nitrogênio em plantas decíduas e sempre verdes de uma floresta tropical seca (n = 60). As curvas foram construídas utilizando-se os parâmetros obtidos através do modelo mínimo adequado (Anexo 1) e ajustadas para função exponencial (anti-log). Círculos vazios (decíduas) e preenchidos (sempre verdes) representam valores obtidos após a soma dos resíduos com os valores preditos de cada variável, assumindo valor médio para as outras co-variáveis.

**Tabela 3.** *Deviance* dos modelos lineares generalizados (GLMs) mostrando os efeitos do grupo fenológico, espessura foliar, área foliar específica (SLA), conteúdo de água, compostos fenólicos totais, taninos e conteúdo de nitrogênio sobre a porcentagem de herbivoria foliar. Apenas dados de folhas jovens foram usados para essas análises (n = 60).

Variável resposta	Variável explanatória	G.L	<i>Deviance</i>	<i>Residual</i> G.L	<i>Residual Deviance</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Área foliar removida (%)	Modelo Nulo			57	153,320		
	Grupo fenológico	1	27,691	56	125,628	16,42	<b>0,0001*</b>
	Espessura foliar	1	0,456	55	125,172	0,27	0,605
	SLA	1	8,378	54	116,794	4,97	<b>0,030*</b>
	Água	1	0,579	53	116,215	0,34	0,560
	Fenólicos totais	1	18,789	52	97,425	11,34	<b>0,001*</b>
	Taninos	1	2,167	51	95,258	1,29	0,262
	Nitrogênio	1	10,929	50	84,329	6,48	<b>0,014*</b>

\*Variáveis explanatórias retidas no modelo mínimo adequado ( $p < 0,05$ ). Para um melhor ajuste do modelo a variável resposta (área foliar removida) foi logaritimizada.

## DISCUSSÃO

### Decíduas vs sempre verdes

Na floresta tropical seca estudada, plantas decíduas apresentaram maior SLA, conteúdo de água e nitrogênio foliar, enquanto as plantas sempre verdes apresentaram maior espessura foliar, concentração de fenólicos totais e taninos. Essas variações nas características foliares estão de acordo com as nossas previsões, e podem refletir *trade-offs* fisiológicos e/ou evolutivos para distintas adaptações fisiológicas baseadas na diferente longevidade foliar (Eamus 1999, Chaturvedi et al. 2011, Méndez-Alonzo et al. 2012, Tomlinson et al. 2013). Para espécies decíduas, o alto conteúdo de nitrogênio

foliar e SLA estão positivamente relacionados com a capacidade fotossintética e eficiência do uso da água (Mooney & Gulmon 1982, Sobrado 1991, Eamus & Prior 2001, Franco et al. 2005). Além disso, mais de 50% das enzimas envolvidas nos processos de fotossíntese apresentam nitrogênio em sua composição (Mooney & Gulmon 1982). Por outro lado, plantas sempre verdes apresentam maior concentração foliar de compostos secundários e substâncias insolúveis (*e.g.*, ceras e lignina) que conferem dureza e espessura, e que tornam as folhas mais eficientes na conservação hídrica (Chabot & Hicks 1982, Méndez-Alonzo et al. 2012, Tomlinson et al. 2013) e proteção contra herbivoria (Dirzo & Boege 2008, Pringle et al. 2011).

Segundo Agrawal & Fishbein (2006), defesas anti-herbivoria seriam delimitadas por três tipos de síndromes: (1) plantas pobremente defendidas com mecanismos de escape fenológico; (2) plantas com folhas nutritivas, palatáveis que contêm defesas físicas e químicas e (3) plantas com folhas duras, resistentes e impalatáveis. Essas predições destacam que há uma considerável sobreposição entre as síndromes foliares para as estratégias de defesa anti-herbivoria e fisiológicas. A síndrome de tolerância ou escape propõe a ausência de traços de resistência em plantas de crescimento rápido e altamente nutritivas (veja Kursar & Coley 2003). Provavelmente, espécies que apresentam baixo investimento em defesas apresentam rápida expansão foliar (*e.g.*, espécies decíduas) como uma tentativa de encurtar o período de vulnerabilidade para herbívoros, enquanto espécies bem defendidas (*e.g.*, sempre verdes) apresentariam uma lenta expansão foliar (veja Marquis et al. 2001). Quando apenas folhas jovens foram comparadas, essa hipótese não foi corroborada aqui. Assim, o alto conteúdo de nitrogênio em folhas jovens decíduas (*i.e.*, rápida expansão) provavelmente contribui para as suas altas taxas de herbivoria foliar (veja Tabela 2). Alternativamente, folhas jovens de plantas decíduas sofreram maior herbivoria porque foram menos defendidas quimicamente. Devido a multifuncionalidade dos traços foliares, é necessário uma

abordagem no contexto de co-ocorrência dos outros traços, a fim de compreender as pressões seletivas que favoreceram essas síndromes de defesas e suas consequências para os herbívoros.

Embora os nossos resultados exibam diferenças marcante entre grupos fenológicos, vários estudos ressaltam a importância da realização de comparações controladas filogeneticamente (veja Dirzo & Boege 2008, Powers & Tiffin 2010, Pringle et al. 2011). Testar características foliares defensivas e herbivoria pode ser uma difícil tarefa entre grupos fenológicos, devido variações interespecíficas entre os atributos avaliados para as espécies vegetais dentro de cada grupo fenológico. Infelizmente, nossos dados foram limitados para permitir a avaliação de comparações filogenéticas, uma vez que, apenas três espécies sempre verdes foram registradas na área de estudo (veja Madeira et al. 2009, Pezzini et al. 2014). Apesar disso, variações nas características foliares entre as espécies dos diferentes grupos fenológicos foram bastante contrastantes (veja Fig. 2, Tabela 2). Provavelmente, existiu uma convergência adaptativa nas características foliares entre plantas decíduas e sempre verdes, moldadas pela variação sazonal nas condições abióticas (*e.g.*, disponibilidade hídrica) e risco de ataque por herbívoros, independente da filogenia das espécies (Pringle et al. 2011).

### **Folhas jovens vs folhas maduras**

No geral, folhas jovens apresentaram maior conteúdo de água, nitrogênio e herbivoria e menor concentração de compostos fenólicos quando comparado a folhas maduras. Esse padrão foi encontrado tanto entre como dentro de cada grupo fenológico, e reforçado em nível de espécie (veja Tabela 2). Para plantas tropicais, cerca de 70% da área foliar é removida durante o período de expansão foliar (Coley & Barone 1996, Kursar & Coley 2003). Além disso, folhas jovens apresentam maior conteúdo de nitrogênio, devido ao alto teor de proteínas e células em expansão com ausência de

parede celular secundária (Mattson 1980, Coley 1983, Filip et al. 1995, Kursar & Coley 2003, Silva et al. 2012). Após a completa expansão foliar, há uma redução na quantidade de nitrogênio importado para a folha e acúmulo de compostos baseados em carbono (*e.g.*, compostos fenólicos e taninos) (Coley 1983, Coley & Barone 1996, Kursar & Coley 2003, Boege 2005, Silva et al. 2012). Entre a completa maturação e a senescência foliar, o conteúdo de nitrogênio foliar é drasticamente reduzido devido sua translocação para outros órgãos da planta (Mattson 1980, Cockfield 1988, Gotsch et al. 2010). Portanto, devido à limitação na disponibilidade de nitrogênio para herbívoros e menor investimento em defesas baseadas em carbono, folhas jovens seriam mais atrativas e de maior valor nutricional para herbívoros.

Esses resultados corroboram alguns estudos realizados em FTSs, sobre a variação temporal nas características foliares e herbivoria ao longo da ontogenia foliar, principalmente para plantas decíduas (Filip et al. 1995, Boege 2005, Gotsch et al. 2010, Silva et al. 2012, Neves et al. 2014). Estes autores encontraram maior porcentagem de área foliar perdida no início da estação chuvosa quando as folhas eram jovens, altamente nutritivas e pouco defendidas. No final da estação chuvosa, quando praticamente todas as folhas das plantas decíduas eram maduras, as folhas apresentavam menores conteúdo de água e nitrogênio (Filip et al. 1995, Boege 2005, Silva et al. 2012), e maiores concentração de fenólicos (Boege 2005, Oliveira et al. 2012). Para plantas sempre verdes em FTSs, defesas baseadas em carbono (*e.g.*, espessura foliar, concentração de fenólicos e taninos) foram maiores em folhas maduras na estação seca (Janzen & Waterman 1984, Gotsch et al. 2010, Silva & Neves 2014), enquanto os níveis de herbivoria foram menores durante este período. Na estação seca há ausência quase total de folhas, o ambiente apresenta baixa disponibilidade hídrica e umidade do ar. Nessas condições, as plantas sempre verdes produzem maior quantidade de compostos secundários de alto peso molecular e de caráter cumulativo, como fibras e taninos

(Coley et al. 1985), aumentando a razão C/N e reforçando ainda mais suas características esclerófilas. Esse comportamento contribui para reduzir a evapotranspiração e foto-oxidação, além de agir como defesa anti-herbivoria (Janzen & Waterman 1984, Silva & Neves 2014). Embora, a maioria dos estudos realizados em FTSS tenha relacionado as taxas de herbivoria entre folhas jovens e maduras às características foliares físicas e químicas, é importante levar em consideração a variação temporal na diversidade de herbívoros em ambientes sazonais. Dessa forma, as maiores taxas de herbivoria em folhas jovens podem ser também relacionadas com a composição e a abundância de insetos herbívoros registrados no início da estação chuvosa para FTSS (Janzen 1981, Silva et al. 2012, Neves et al. 2014). Neste estudo, apenas forças *bottom-up* foram avaliadas, reforçamos, portanto, a necessidade da compreensão do papel da variação temporal de herbívoros e seus inimigos naturais sobre as mudanças nas taxas de herbivoria com o avanço da idade foliar para FTSS.

### **Herbivoria vs características foliares**

Entre as características foliares avaliadas neste estudo, apenas a SLA, concentração de compostos fenólicos e conteúdo de nitrogênio afetaram significativamente a herbivoria foliar. Existiu um efeito negativo da SLA sobre a herbivoria foliar apenas para plantas decíduas. Entretanto, quando indivíduos de *C. duarteanum* foram excluídos da análise (*outliers*), nenhum efeito entre as variáveis foi verificado. Esses resultados indicam o forte efeito das variações intra e interespecíficas nos atributos foliares sobre a herbivoria (*i.e.*, *C. duarteanum* apresentou a maior taxa de herbivoria e o menor SLA). Em geral, SLA está positivamente relacionada com teor de nitrogênio (Franco et al. 2005, Powers & Tiffin 2010, Pringle et al. 2011), e alternativamente, o alto consumo em folhas de menor SLA pode ser uma forma de compensar o baixo valor nutricional da folhagem. Para plantas sempre verdes, não foi



detectada nenhuma relação significativa entre a SLA e herbivoria. Assim, a menor SLA encontrado em árvores sempre verdes pode estar associada à redução da superfície de transpiração foliar (Pringle et al. 2011, Tomlinson et al. 2013), sugerindo que a principal função deste traço foliar pode ser a conservação hídrica.

Ao contrário do esperado, foi encontrada uma relação positiva entre a concentração de compostos fenólicos e herbivoria. Embora compostos fenólicos sejam conhecidos por sua ação tóxica ou repelentes para os herbívoros (Salminen & Karonen 2011), eles desempenham amplas funções, como proteção contra o excesso de radiação solar nas folhas e ataque por patógenos (Close & McArthur 2002, Salminen & Karonen 2011). Nossos resultados podem ser explicados por três hipóteses não excludentes: (1) compostos fenólicos podem estar relacionados à conservação foliar de água e nutrientes; (2) os efeitos dos compostos fenólicos podem estar mascarados pelo maior valor nutricional (*e.g.*, nitrogênio foliar) de folhas jovens; e (3) compostos fenólicos podem ter sido produzidos como defesa induzida após o dano foliar. Outros estudos realizados em FTSs também têm encontrado relação positiva entre compostos fenólicos e herbivoria (Boege 2004, Oliveira et al. 2012, Silva et al. 2012). Como as medidas realizadas neste estudo foram discretas, maiores quantidades de medidas ao longo da expansão foliar pode ser uma forma mais precisa para verificar os efeitos das características foliares sobre a herbivoria.

Por fim, o conteúdo foliar de nitrogênio afetou positivamente os níveis de herbivoria foliar para ambos os grupos fenológicos. Estudos em diferentes ecossistemas, incluindo FTSs, encontraram relação positiva entre herbivoria e teor de nitrogênio foliar (Mattson 1980, Filip et al. 1995, Boege 2005, Silva et al. 2012). Uma vez que insetos herbívoros mastigadores atingem o pico de abundância no início da estação chuvosa (Janzen 1981, Silva et al. 2012, Neves et al. 2014), seus ciclos de vida podem ser ajustados e sincronizados com períodos de maior disponibilidade de folhas altamente

nutritivas em FTS. Esse resultado fornece suporte parcial para o controle *bottom-up* sobre a herbivoria em plantas de ambos os grupos fenológicos de FTS, sendo o conteúdo de nitrogênio o fator que afetou a herbivoria foliar para maior número de espécies (veja Anexo 2).

## CONCLUSÕES

Plantas sempre verdes e decíduas coexistem na FTS estudada, mas diferem em suas características foliares e taxas de herbivoria. Plantas sempre verdes apresentaram maior espessura foliar, concentração de fenólicos e taninos. Entretanto, essas características foliares provavelmente estão relacionadas principalmente à conservação hídrica. Por outro lado, plantas decíduas apresentaram maior conteúdo de nitrogênio foliar e SLA, provavelmente para manter maior eficiência no uso da água. Embora essas distintas síndromes foliares estejam principalmente relacionadas ao déficit hídrico sazonal em FTSs, esses traços foliares afetaram a intensidade de herbivoria, sendo que plantas decíduas apresentaram o dobro da porcentagem de área foliar removida que plantas sempre verdes. Os mecanismos controlando esse padrão precisam ser mais bem compreendidos, mas os resultados deste estudo não indicam claro papel defensivo para SLA e compostos fenólicos em FTS. O principal fator *bottom-up* que afetou a herbivoria neste ecossistema foi o nitrogênio foliar. Folhas maduras apresentaram menores taxas de herbivoria, provavelmente devido à redução do conteúdo de nitrogênio ao longo da idade foliar. Uma exposição constante da folhagem de plantas sempre verdes pode ter implicado em um maior risco de perda de água, nutrientes e herbivoria, favorecendo a seleção para aumento de defesas estruturais. Assim, espécies do mesmo grupo fenológico parecem ter sofrido uma convergência evolutiva em suas síndromes foliares.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agrawal AA, Fishbein M (2006) Plant defense syndromes. *Ecology* 87: S132–S149.
- Allen SE, Grimshaw HM, Parkinson JA, Quarmby C (1974) Chemical analysis of ecological materials. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Antunes FZ (1994) Caracterização Climática – Caatinga do Estado de Minas Gerais. *Informe Agropecuário* 17: 15-19.
- Boege K (2004) Induced responses in three tropical dry forest plant species – direct and indirect effects on herbivory. *Oikos* 107(3): 541-548.
- Boege K (2005) Herbivore attack in *Casearia nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture. *Oecologia* 143: 1432-1939.
- Chabot BF, Hicks DJ (1982) The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 229-259.
- Chaturvedi RK, Raghubanshi AS, Singh JS (2011) Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: a review. *Journal of Biosciences* 36: 1-19.
- Close DC, McArthur C (2002) Rethinking the role of many plant phenolics—protection from photodamage not herbivores? *Oikos* 199: 166-172.
- Cockfield SD (1988) Relative availability of nitrogen in host plants of invertebrate herbivores: three possible nutritional and physiological definitions. *Oecologia* 77: 91-94.
- Coley PD (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53:209-233.
- Coley PD, Bryant JP, Chapin FS III (1985) Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230:895–899.
- Coley PD, Barone JA (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-35.

- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Tersteegen H, Morgan HD, Vanderheijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Crawley MJ (2007) *Statistical computing – An introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons, London.
- Dirzo R, Domínguez CA (1995) Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. In: Bullock SH, Mooney A, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 304-325.
- Dirzo R, Boege K (2008) Patterns of herbivory and defense in tropical dry and rain forests. In: Carson W, Schnitzer SA (eds) *Tropical forest community ecology*. Blackwell Science, West Sussex, pp 63-78.
- Eamus D (1999) Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 11-16.
- Eamus D, Prior L (2001) Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies. *Advances in Ecological Research* 32:113-197.
- Endara MJ, Coley PD (2011) The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology* 25:389-398.
- Filip V, Dirzo RJ, Maass M, Sarukhán J (1995) Within- and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. *Biotropica* 27:78-86.
- Franco AC, Bustamante M, Caldas LS, Goldstein G, Meinzer FC, Kozovits AR, Rundel P, Coradin VTR (2005) Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19: 326-335.

- Gotsch SG, Powers JS, Lerdau MT (2010) Leaf traits and water relations of 12 evergreen species in Costa Rican wet and dry forests: patterns of intra-specific variation across forests and seasons. *Plant Ecology* 211: 133-146.
- Hagerman AE (1987) Radial diffusion method for determining tannin in plant extracts. *Journal of Chemical Ecology* 13: 437–449.
- Janzen DH (1981) Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13: 271-282.
- Janzen DH, Waterman PG (1984) A seasonal census of phenolics, fibre and alkaloids in foliage of forest trees in Costa Rica: some factors influencing their distribution and relation to host selection by Sphingidae and Saturniidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 21: 439-454.
- Kursar TA, Coley PD (2003) Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology* 31: 929–949.
- Madeira BG, Espírito-Santo MM, D'Angelo-Neto S, Nunes YRF, Sánchez-Azofeifa GA, Fernandes GW, Quesada M (2009) Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 291: 291-304.
- Marquis RJ, Diniz IR, Morais HC (2001) Patterns and correlates of interspecific variation in foliar insect herbivory and pathogen attack in Brazilian Cerrado. *Journal of Tropical Ecology* 17: 127–148.
- Mattson JMJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119-161.
- Méndez-Alonzo R, Paz H, Zuluaga RC, Rosell JA, Olson ME (2012) Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* 93: 2397–2406.

- Mooney HA, Gulmon SL (1982) Constraints on leaf structure and function in reference to herbivory. *BioScience* 32: 198-206.
- Murphy PG, Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Neves FS, Araújo LS, Fagundes M, Espírito-Santo MM, Fernandes GW, Sánchez-Azofeifa GA, Quesada M (2010) Canopy herbivory and insect herbivore diversity in a dry forest-savanna transition in Brazil. *Biotropica* 42: 112-118.
- Neves FS, Silva JO, Espírito-Santo MM, Fernandes GW (2014) Insect herbivores and leaf damage along successional and vertical gradients in a tropical dry forest. *Biotropica* 46: 14-24.
- Oliveira KN, Espírito-Santo MM, Silva JO, Melo GA (2012) Ontogenetic and temporal variations in herbivory and defense of *Handroanthus spongiosus* (Bignoniaceae) in a Brazilian tropical dry forest. *Environmental Entomology* 41: 541-550.
- Pezzini FF (2008) Fenologia de comunidades arbóreas de mata seca em três estágios sucessionais. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Pezzini FF, Ranieri BD, Brandão D, Fernandes GW, Quesada M, Espírito-Santo MM, Jacobi CM (2014) Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. *Plant Biosystems* (publicado online 21/02/2014). doi: doi.org/10.1080/11263504.2013.877530
- Powers JS, Tiffin P (2010) Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. *Functional Ecology* 24: 927-936.
- Pringle EG, Adams RI, Broadbent E, Busby PE, Donatti CI, Kurten EL, Renton K, Dirzo R (2011) Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in a Seasonally Dry Tropical Forest. *Biotropica* 43(3): 299–308.

- R Development Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Ragusa-Netto JA, Silva RR (2007) Canopy phenology of a dry forest in western Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 67: 569-575.
- Rasband WS (2006) ImageJ, U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, <http://rsb.info.nih.gov/ij>.
- Salminen JP & Karonen M (2011) Chemical ecology of tannins and other phenolics: we need a change in approach. *Functional Ecology* 25: 325-338.
- Silva JO, Espírito-Santo MM, Melo GA (2012) Herbivory on *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest. *Arthropod-Plant Interactions* 6: 45-57.
- Silva JO, Neves FS (2014) Insect herbivores associated with an evergreen tree *Goniorrhachis marginata* Taub. (Leguminosae: Caesalpinioideae) in a tropical dry forest. *Brazilian Journal of Biology* (no prelo).
- Smith FC (1993) Evergreen vs. deciduous woody plants: which wins where. *Maine Naturalist* 1: 205-212.
- Sobrado MA (1991) Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of Tropical Dry Forest species. *Functional Ecology* 5: 608-616.
- Stanton N (1975) Herbivore pressure on two types of tropical forests. *Biotropica* 7: 8-11.
- Swain T, Hillis WE (1959) The phenolic constituents of *Prunus domestica* I. The quantitative analysis of phenolic constituents. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 10: 63-68.
- Telhado C, Esteves D, Cornelissen T, Fernandes GW, Carneiro MAA (2010) Insect herbivores of *Coccoloba cereifera* do not select asymmetric plants. *Environmental Entomology* 39: 849-855.

Tomlinson KW, Poorter L, Sterck FJ, Borghetti F, Ward D, de Bie S, van Langevelde F  
(2013) Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid  
savannas on three continents. *Journal of Ecology* 101: 430-440.



**Anexo 1.** Parâmetros estimados e erro padrão para o modelo linear generalizado (GLM) mínimo adequado ajustado.

Variáveis	<i>Estimate</i>	Erro padrão
Decídua	-1,172671	1,221505
Sempre verde	-2,461500	0,563478
SLA	-0,003802	0,003295
Fenólicos	0,047330	0,013736
Nitrogênio	1,187443	0,423215

**Anexo 2.** Parâmetros das regressões lineares obtidos através de modelos lineares generalizados (GLMs) para verificar os efeitos *bottom-up* (espessura, área foliar específica - SLA, água, fenólicos totais, taninos e nitrogênio) sobre os níveis de herbivoria (%) em espécies decíduas e sempre verdes. Os resultados significativos estão destacados em negrito na tabela, apenas folhas jovens foram utilizadas (n = 10 indivíduos por espécie).

<b>Decíduas</b>			
	<i>Combretum duarceanum</i>	<i>Handroanthus reticulatus</i>	<i>Sapium glandulosum</i>
Espessura (mm)	$Y=1,29+48,58x; r^2=0,08; p=0,42$	$Y=2,23+2,03x; r^2=0,01; p=0,92$	$Y=4,35+16,33x; r^2=0,05; p=0,52$
SLA (cm <sup>2</sup> /g)	$Y=28,82-0,12x; r^2=0,65; p=0,004$	$Y=4,16-0,06x; r^2=0,09; p=0,38$	$Y=5,47-0,014x; r^2=0,12; p=0,32$
Conteúdo de água (%)	$Y=70,78+1,04x; r^2=0,52; p=0,01$	$Y=7,92-0,08x; r^2=0,02; p=0,63$	$Y=5,43+0,09x; r^2=0,008; p=0,81$
Fenólicos totais (mg/g)	$Y=3,41+0,17x; r^2=0,16; p=0,25$	$Y=2,62-0,01x; r^2=0,01; p=0,93$	$Y=1,23+0,05x; r^2=0,02; p=0,73$
Taninos (mg/g)	$Y=15,70-0,67x; r^2=0,08; p=0,42$	$Y=2,83-0,01x; r^2=0,01; p=0,94$	$Y=6,05-0,27x; r^2=0,04; p=0,58$
Nitrogênio (%)	$Y=11,28+1,88x; r^2=0,47; p=0,03$	$Y=3,22+0,40x; r^2=0,58; p=0,01$	$Y=-6,25+5,68x; r^2=0,51; p=0,02$

**Anexo 2.** Continuação

<b>Sempre verdes</b>			
	<i>Aspidosperma polyneuron</i>	<i>Goniorrhachis marginata</i>	<i>Ziziphus joazeiro</i>
Espessura (mm)	$Y=2,17-6,68x; r^2=0,006; p=0,82$	$Y=4,35+5,32x; r^2=0,001; p=0,93$	$Y=-0,30+3,18x; r^2=0,06; p=0,50$
SLA (cm <sup>2</sup> /g)	$Y=3,89-0,02x; r^2=0,02; p=0,70$	$Y=-2,11+0,06x; r^2=0,32; p=0,08$	$Y=0,31-0,01x; r^2=0,03; p=0,61$
Conteúdo de água (%)	$Y=-24,25+0,41x; r^2=0,17; p=0,24$	$Y=2,17+0,05x; r^2=0,012; p=0,76$	$Y=-0,02+0,01x; r^2=0,004; p=0,85$
Fenólicos totais (mg/g)	$Y=-0,49+0,05x; r^2=0,16; p=0,25$	$Y=7,05-0,03x; r^2=0,04; p=0,58$	$Y=-0,22+0,01x; r^2=0,08; p=0,44$
Taninos (mg/g)	$Y=-1,67+0,22x; r^2=0,15; p=0,25$	$Y=3,34+0,15x; r^2=0,01; p=0,77$	$Y=0,192-0,03x; r^2=0,16; p=0,25$
Nitrogênio (%)	$Y=0,34+0,57x; r^2=0,01; p=0,74$	$Y=-5,63+6,70x; r^2=0,17; p=0,24$	$Y=0,24-0,04x; r^2=0,003; p=0,89$

**Produção de folhas durante a estação seca e suas  
consequências sobre a herbivoria e características foliares em  
uma floresta tropical seca**

## RESUMO

As florestas tropicais secas são marcadas pela produção sincrônica de folhas no início da estação chuvosa. Porém, algumas espécies decíduas suculentas produzem folhas no final da estação seca, podendo constituir um mecanismo de escape temporal de herbívoros. Neste estudo foi avaliada a importância de fatores abióticos (precipitação e fotoperíodo) durante dois anos sobre a fenologia foliar de três espécies decíduas suculentas (*Cochlospermum vitifolium*, *Commiphora leptophloeos* e *Manihot anomala*). Além disso, foi comparada a herbivoria e defesas foliares entre: (1) folhas produzidas antes e durante a estação chuvosa pelas espécies decíduas suculentas; e (2) folhas produzidas durante a estação chuvosa pela comunidade decídua (14 espécies decíduas). Foi encontrada uma correlação positiva entre precipitação, fotoperíodo e a porcentagem de folhas verdes no dossel das três espécies decíduas suculentas. Provavelmente, a antecipação na produção de folhas está associada à precipitação errática ou pequeno aumento do fotoperíodo no final da estação seca. No geral, a coorte foliar produzida durante a estação seca pelas três espécies decíduas suculentas apresentou menor herbivoria foliar e concentração de compostos fenólicos que: (1) a coorte produzida durante a estação chuvosa pelas mesmas espécies, e (2) do que as folhas produzidas no início da estação chuvosa pela comunidade decídua. A probabilidade de uma planta ser encontrada por herbívoros pode determinar o risco de herbivoria e o investimento em defesas, assim, plantas decíduas suculentas (não aparentes) investiriam menos em defesas baseadas em carbono. Os resultados sugerem que a produção antecipada de folhas no final da estação seca pode reduzir o dano foliar provocado por insetos herbívoros e o investimento em atributos defensivos.

## INTRODUÇÃO

As florestas tropicais secas (FTSs) são vegetações tipicamente decíduas, com pelo menos 50% de deciduidade foliar na estação seca do ano e duas marcantes estações (seca e chuvosa) (Murphy & Lugo 1986, Sánchez-Azofeifa et al. 2005). Nesse ecossistema, as fenofases (floração, frutificação, brotamento e queda foliar) estão diretamente relacionadas com a variação sazonal da precipitação (Machado et al. 1997, Justiniano & Fredericksen 2000), fotoperíodo (Borchert & Rivera 2001, Rivera et al. 2002) e temperatura (Nunes et al. 2012), e com as interações animal-plantas (Lieberman & Lieberman 1984, Aide 1991, 1992, Sloan et al. 2006). Dessa forma, a fenologia vegetal pode provocar mudanças na comunidade animal associada (van Schaik et al. 1993, Chaves & Avalos 2006, Sloan et al. 2006, van Asch & Visser 2007) e em funções do ecossistema como herbivoria, polinização e dispersão de sementes (Forrest & Miller-Rushing 2010), principalmente em ambientes decíduos onde há forte variação sazonal na disponibilidade de recursos.

Em FTS, cerca de 90% das espécies produzem folhas durante a estação chuvosa, mas algumas poucas espécies, decíduas de caule suculento, produzem folhas novas antes do início da estação chuvosa (Murphy & Lugo 1986, Borchert & Rivera 2001, Barbosa et al. 2003). Devido à baixa variação sazonal na temperatura, a produção e o desenvolvimento sazonal de folhas pela comunidade vegetal é limitado principalmente pela duração e severidade da estação seca (Borchert 1994, Justiniano & Fredericksen 2000, Borchert & Rivera 2001). Entretanto, pequenas variações no fotoperíodo ou precipitação errática durante o final da estação seca (Bullock & Solis-Magallanes 1990, Justiniano & Fredericksen 2000, Rivera et al. 2002, Barbosa et al. 2003, Lima & Rodal 2010), podem ser os principais fatores conduzindo à produção antecipada de folhas em FTS.

Vários estudos detectaram forte sincronismo entre os períodos de elevada diversidade de herbívoros e produção de folhas novas em FTS (Janzen 1981, Dirzo & Domínguez 1995, Coley & Barone 1996, Oliveira et al. 2012, Silva et al. 2012, Neves et al. 2014). Como a maioria das espécies vegetais presentes nas FTSs são decíduas, o consumo foliar é concentrado durante a estação chuvosa (Janzen 1981, Silva et al. 2012). Alternativamente, a produção de folhas novas por algumas espécies decíduas suculentas durante a estação seca pode atuar como um mecanismo de escape temporal de herbívoros (Aide 1992, Murali & Sukumar 1993, Coley & Barone 1996, Sloan et al. 2006). A probabilidade de uma planta ser encontrada por herbívoros pode determinar o seu risco de herbivoria e o investimento em defesas. Assim, plantas aparentes (comunidade decídua) teriam maior probabilidade de serem encontradas e, portanto, a seleção deveria favorecer maior investimento em defesas (*i.e.*, constitutivas e induzidas) do que em plantas não aparentes (veja Feeny 1976, Rhoades & Cates 1976, Stamp 2003, Endara & Coley 2011, Karban 2011). Dessa forma, plantas não aparentes, decíduas que produzem folhas durante a estação seca, teriam baixa previsibilidade para herbívoros, e conseqüentemente menor investimento em atributos foliares defensivos.

Neste estudo, foi avaliada mensalmente durante dois anos a importância de fatores abióticos (precipitação e fotoperíodo) na fenologia foliar de três espécies decíduas suculentas que produzem folhas novas no final da estação seca: *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng. (Bixaceae), *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett (Burseraceae) e *Manihot anomala* Pohl (Euphorbiaceae). Foi avaliada a existência de escape de herbivoria pelas folhas produzidas durante a estação seca, em nível intraespecífico e de comunidade. Em nível intraespecífico, foi estimada a herbivoria e atributos foliares em coortes produzidas antes e durante a estação chuvosa pelas três espécies decíduas suculentas. Em nível de comunidade, foi comparada a herbivoria e atributos foliares na primeira coorte das três espécies citadas acima *versus* a

coorte produzida durante o início da estação chuvosa pela comunidade decídua (14 espécies decíduas). As seguintes questões foram propostas: (1) A fenologia foliar das três espécies decíduas suculentas está relacionada com a precipitação ou disponibilidade de luz? (2) Existem diferenças na porcentagem de herbivoria e defesas em folhas produzidas antes e durante a estação chuvosa nas três espécies decíduas suculentas? (3) A porcentagem de herbivoria e defesas diferem entre folhas das espécies decíduas suculentas e da comunidade decídua?

## MATERIAL & MÉTODOS

### Área de estudo

Este estudo foi realizado no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS), situado no município de Manga (Minas Gerais) e com área de 15.466,44 ha. O PEMS está localizado no Vale do Médio São Francisco, entre as coordenadas 14°48'36" – 14°56'59" S e 43°55'12" – 44°04'12" W e altitudes entre 400-500 m acima do nível do mar. O clima dessa região é classificado como tropical semi-árido (Aw na classificação de Köppen), com temperatura anual média de 24°C e precipitação anual média de 871 mm (Antunes 1994). A maioria da precipitação é concentrada durante a estação chuvosa (em média 744 mm), com apenas 60 mm durante a prolongada estação seca (Fig. 1a). A disponibilidade de luz (*i.e.*, comprimento de luz no dia) é maior de novembro-abril, período que coincide com a duração da estação chuvosa (Fig. 1a). A estação seca estende-se de maio a outubro e é marcada pela perda de quase 100% das folhas, seguido pelo surgimento sincronizado de folhas em novembro (Pezzini et al. 2014). O nível, duração e período de produção de folhas variam entre as espécies, e o pico de brotamento foliar pode ocorrer no início, meio e final da estação chuvosa. Em algumas espécies das famílias Anacardiaceae, Burseraceae e Euphorbiaceae a produção de folhas novas ocorre antes do início da estação chuvosa.



Aproximadamente 1.525 ha do PEMS são cobertos por pastagens abandonadas em estágios iniciais de regeneração, enquanto a área restante suporta florestas secas primárias ou secundárias em estágio de sucessão avançado (Madeira et al. 2009). A amostragem foi realizada em uma FTS secundária com histórico de abandono há cerca de 35 anos atrás, após uso para criação de gado. Nessa FTS há a presença de dois estratos verticais bem definidos: (1) um dossel descontínuo durante a estação chuvosa, com árvores atingindo até 10 m de altura e com intensa presença de lianas; e (2) sub-bosque denso com presença abundante de arbustos. A floresta possui densidade de árvores de  $76,2 \pm 4,4$  indivíduos / 0,1 ha e área basal de  $15,2 \pm 1,4$  m<sup>2</sup>/ha (Madeira et al. 2009).

### **Espécies estudadas**

A fenologia foliar e o efeito da produção antecipada de folhas na herbivoria e características defesas foram avaliadas em três espécies decíduas suculentas: *C. vitifolium*, *C. leptophloeos* e *M. anomala*. Todas essas espécies apresentam elevada abundância no PEMS e são caracterizadas pela baixa densidade de madeira, acúmulo de água e reservas (Lima & Rodal 2010). As duas primeiras espécies podem atingir até 12 m de altura e apresentam o tronco caracterizado pela presença de ritidomas e lenticelas que se desprendem em fissuras longitudinais. *Cochlospermum vitifolium* possui folhas simples, alternas com cinco lóbulos acuminados e bordo crenado-serrilhado (Lorenzi 2002). As flores são polinizadas por abelhas e a dispersão é anemocórica (Pezzini 2008). *Commiphora leptophloeos* tem folhas alternas, compostas de 3-9 folíolos ovais (Carvalho 2009). A polinização é realizada por abelhas e a dispersão é zoocórica, principalmente por aves (Machado et al. 1997, Carvalho 2009). Por fim, *M. anomala* é uma espécie pioneira que pode atingir até 8 m de altura. Possui folhas simples com 3-5 lóbulos, alternadas e filiformes. Essa espécie é caracterizada pela produção de látex com

odor de Cianeto de Hidrogênio (HCN) e presença de raiz tuberosa para reservas de nutrientes (Rogers & Appan 1973). A polinização é realizada por abelhas e a dispersão é barocórica (Griz & Machado 2001). Em geral, essas espécies frutificam na estação seca. Informações detalhadas sobre a fenologia reprodutiva para a área de estudo estão descritas em Pezzini (2008) e Pezzini et al. (2014).

## **Amostragem**

### *Fenologia foliar*

A fenologia foliar foi avaliada mensalmente de maio de 2007 a abril de 2009 em 15 indivíduos reprodutivos de cada espécie. Os indivíduos apresentavam altura entre 4-7 m e circunferência a altura do peito (CAP)  $\geq 7$  cm. Todas as plantas estavam distribuídas em 12 transectos de 3 x 60 m distantes no mínimo 45 m entre si. Para melhor representar o comportamento fenológico vegetativo, a dinâmica de cobertura foliar compreendeu apenas a porcentagem de folhas verdes na copa, representadas por folhas jovens em expansão, totalmente expandidas e maduras, uma vez que esta variável vegetativa é a que mais afeta a abundância de insetos folívoros (veja van Schaik et al. 1993, Sloan et al. 2006, van Asch & Visser 2007). O valor registrado para cada indivíduo foi avaliado considerando a porcentagem da copa que tal condição contemplava. As fenofases foram avaliadas em campo com valores percentuais de ocorrência e posteriormente enquadradas em cinco categorias, sendo: 0 (0%), 1 (1-25%), 2 (25-50%), 3 (50-75%) e 4 (75-100%), como proposto por Fournier (1974). A maioria das espécies de FTSS, tanto decíduas suculentas quanto a comunidade decídua, apresentam longevidade foliar média de 5-6 meses.

Os fatores abióticos (condições climáticas) foram obtidos por meio de uma estação climatológica instalada no sub-bosque da área de estudo para coletar dados de umidade relativa do ar, temperatura, precipitação e comprimento de luz no dia. As

medidas foram tomadas a cada 30 minutos, sendo que para cada variável foram calculadas as médias mensais, exceto precipitação na qual foi utilizado o valor total mensal acumulado. Baseado na mudança mensal das variáveis climáticas e no conhecimento de seus efeitos na produção de folhas (Borchert & Rivera 2001, Sloan et al. 2006, Lima & Rodal 2010), foi considerado neste estudo apenas a precipitação total mensal e comprimento médio do dia (horas de luz). Como os dados fenológicos não apresentavam distribuição normal, os valores percentuais da dinâmica de cobertura foliar mensal (folhas verdes) e as variáveis climáticas de precipitação e comprimento de luz/dia para mesmo os mesmos período foram analisadas por correlação de Spearman.

#### *Herbivoria e atributos foliares*

A fim de comparar variações intraespecíficas entre características foliares e herbivoria nas coortes de folhas produzidas antes e durante a estação chuvosa, foram amostrados arbitrariamente 20 indivíduos reprodutivos (5-8 m de altura) de cada uma das três espécies decíduas suculentas ( $CAP \geq 10$  cm). Com auxílio de uma escada regulável, foi realizada a marcação de uma coorte de 20 brotos foliares (sem dano aparente por herbívoros) produzida antes da estação chuvosa (setembro-2011) em 10 indivíduos de cada espécie. Trinta dias após marcação, 10 folhas jovens completamente expandidas (coorte 1 – estação seca) foram retiradas de cada indivíduo. Posteriormente, uma segunda coorte de 20 brotos foliares produzida durante a estação chuvosa (coorte 2 – estação chuvosa) também foi marcada em outros 10 indivíduos de cada espécie (novembro-2011), seguida da coleta de 10 folhas jovens por indivíduo após 30 dias.

Além disso, foram realizadas comparações envolvendo as características foliares e herbivoria entre as três espécies decíduas suculentas e a comunidade decídua. Foram selecionados no mínimo três indivíduos de cada uma das 14 espécies decíduas (Anexo 1) de maior valor de importância (VI) na qual combina densidade, área basal e

frequência (veja Madeira et al. 2009). Todos os indivíduos apresentavam entre 5-8 m, CAP  $\geq$  10 cm e distanciavam-se no mínimo 10 m entre si. No início da estação chuvosa (novembro-2011), 20 brotos foliares foram marcados em cada indivíduo, seguido da coleta de 10 folhas jovens por indivíduo após 30 dias. Nesse estudo, medidas da porcentagem de área foliar perdida foram restritas apenas a folhas jovens, visto que elas representam a classe de idade de maior preferência para herbívoros.

Entre as 10 folhas coletadas de cada indivíduo, cinco foram usadas para quantificação da área foliar perdida (%), espessura (mm) e área foliar específica (SLA;  $\text{cm}^2/\text{g}$ ), enquanto as outras cinco foram utilizadas para quantificação de compostos fenólicos totais (mg/g) e taninos (mg/g). Para cálculo da herbivoria foliar, as folhas foram colocadas sobre uma superfície de papel com anteparo de fundo branco e fotografadas. A área foliar total e perdida foram calculadas com o auxílio do software ImageJ (Rasband 2006). Cada imagem foi processada através de uma conversão binária (preto/branco) com uma configuração da escala em centímetro (cm). A porcentagem de área foliar perdida foi obtida através da fórmula  $[(\text{área perdida}/\text{área total}) \times 100]$ . A espessura foliar foi obtida através de um micrometro digital Mitutoyo (Mitutoyo Co., Kanagawa, Japão), calibrado para 0.001 mm (veja Telhado et al. 2010). A espessura foliar foi medida em três posições sobre o limbo foliar, evitando-se as nervuras primárias e secundárias. Por fim, as folhas foram desidratadas em estufa por 72 horas a 50°C (Cornelissen et al. 2003) e pesados a seco. A SLA foi obtida através da razão da área foliar ( $\text{cm}^2$ ) pelo peso seco da folha (g).

As folhas utilizadas para quantificação de compostos fenólicos totais e taninos foram desidratadas em estufa (50°C por 72h), moídas em um pó bem fino e preparado extratos de 50mg com 0,5mL de metanol. Os fenólicos totais foram quantificados segundo o método de Folin-Dennis (Swain & Hillis 1959), com uso de reagente de Folin-Ciocalteu e ácido gálico como padrão. Os taninos foram quantificados através do

método de difusão radial (Hagerman 1987), utilizando ácido tânico para a construção da curva padrão. O mesmo extrato sobrenadante usado para a quantificação dos fenólicos totais foi aplicado à placa Petri contendo uma mistura de ágar e proteína (albumina bovina). O extrato de tanino após reação com a albumina forma um precipitado opaco no qual o diâmetro ao quadrado é proporcional à concentração de taninos no extrato. Todas as características foliares avaliadas e herbivoria foram agrupadas em média por planta. Os indivíduos utilizados para mensuração da herbivoria e características foliares não foram os mesmos utilizados para a fenologia foliar.

O efeito das variações intraespecíficas (coortes foliares produzidas antes *versus* durante a estação chuvosa pelas espécies decíduas suculentas) e interespecíficas (espécies decíduas suculentas *versus* comunidade decídua) sobre a SLA, espessura, área foliar removida, concentração de fenólicos e taninos foram avaliadas através de modelos lineares generalizados (GLMs). Nesses modelos foram utilizados a área foliar removida e os atributos foliares como variáveis respostas, enquanto a coorte foliar de cada espécie foi utilizada como variável explanatória. Nas comparações entre as espécies decíduas suculentas e a comunidade decídua, apenas a primeira coorte foliar de cada espécie foi utilizada e a concentração de taninos não foi avaliada. Todos os modelos foram construídos no software R.2.15 (R Development Core Team 2013), seguidos de análises de resíduos para verificar a adequação dos modelos e das distribuições de erro utilizadas (Crawley 2007).

## RESULTADOS

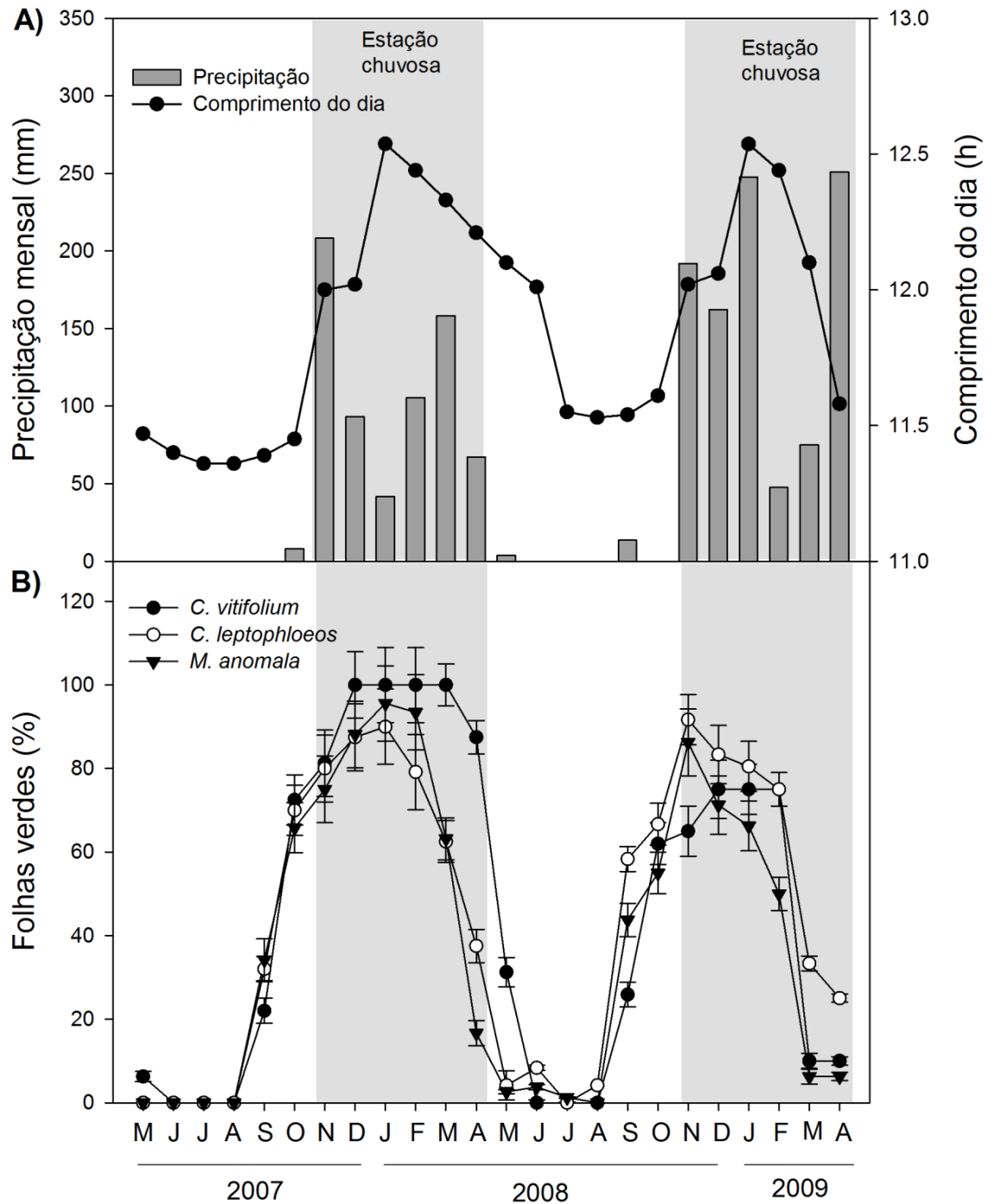
### **Fenologia foliar**

No geral, as três espécies apresentaram um padrão de produção de folhas bem sincronizado (Fig. 1b). As árvores iniciaram a produção e expansão de folhas novas em setembro (antes do início da estação chuvosa), e atingiram uma copa com mais de 65%

de folhas verdes em outubro nos dois anos observados. Nos três meses seguintes, ocorreram poucas mudanças na porcentagem de folhas, e as plantas atingiram copa cheia entre novembro e fevereiro (Fig. 1b). Na segunda estação chuvosa avaliada (2008-2009), as espécies apresentaram menor percentual de folhas verdes quando atingiram o pico de copa cheia (65-85%). Em março, nos dois anos, foi registrada uma acentuada perda de folhas, atingindo níveis de 0% de folhas entre maio e agosto (Fig. 1b). Foi encontrada correlação positiva entre a porcentagem de folhas verdes e as variáveis abióticas: precipitação mensal e comprimento do dia para todas as espécies (Tabela 1).

### **Herbivoria e características foliares**

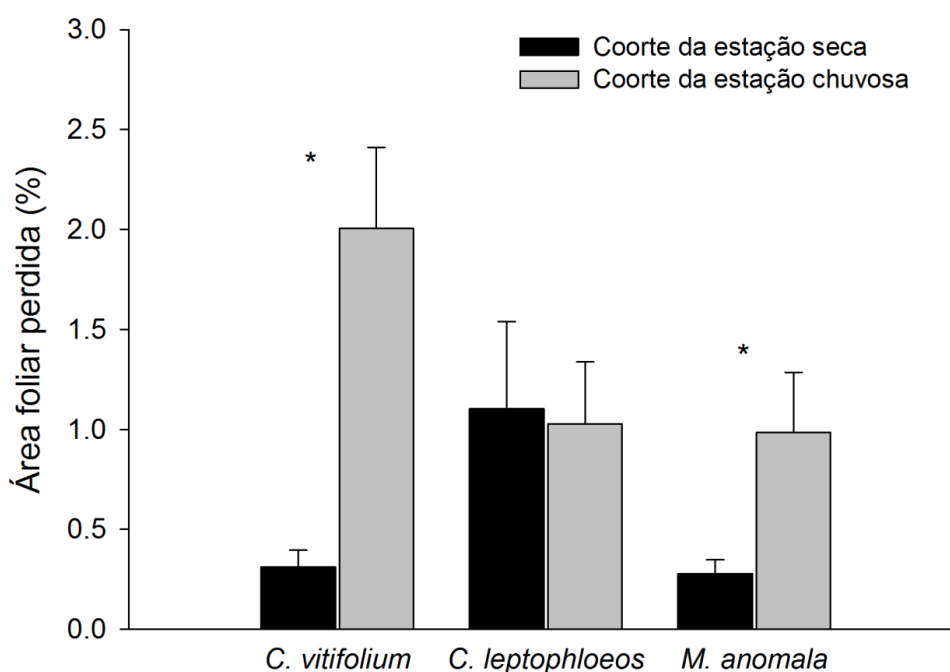
Existiu forte variação intraespecífica na herbivoria e características foliares das distintas coortes. Quando todos os indivíduos foram avaliados, independente da espécie, menor porcentagem de área foliar perdida foi verificada nas folhas produzidas na estação seca ( $0,56 \pm 0,16\%$ ) comparada às folhas produzidas durante a estação chuvosa ( $1,33 \pm 0,30\%$ ;  $F_{1,58} = 4,98$ ,  $p < 0,05$ ). Esse padrão também foi verificado em nível de espécie, exceto para *C. leptophloeos* (Tabela 2, Fig. 2).



**Figura 1.** (a) Precipitação total mensal (mm) e comprimento de luz no dia (horas) no Parque Estadual da Mata Seca de 2007-2009; (b) Porcentagem média mensal de folhas verdes (média  $\pm$  erro padrão) na copa de *Cochlospermum vitifolium*, *Commiphora leptophloeos* e *Manihot anomala* (n = 15 indivíduos para cada espécie). Barras verticais sombreadas delimitam a duração da estação chuvosa em ambos os painéis (a) e (b).

**Tabela 1.** Correlação entre a média mensal de folhas verdes (%) para as diferentes espécies decíduas suculentas que antecipam a produção de folhas e as variáveis abióticas: precipitação total mensal e comprimento médio do dia (n = 24).

% de folhas verdes	Precipitação mensal (mm)		Comprimento do dia (h)	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
<i>C. vitifolium</i>	0,6750	< 0,001	0,6573	< 0,001
<i>C. leptophloeos</i>	0,7043	< 0,0001	0,5860	< 0,01
<i>M. anomala</i>	0,6756	< 0,001	0,5630	< 0,01



**Figura 2.** Porcentagem média de área foliar removida em folhas jovens produzidas nas estações seca (coorte 1) e chuvosa (coorte 2) para as espécies decíduas suculentas: *Cochlospermum vitifolium*, *Commiphora leptophloeos* e *Manihot anomala* (n = 20 indivíduos para cada espécie). O uso de “\*” indica  $P < 0,05$ . Barras de erro indicam o erro padrão.

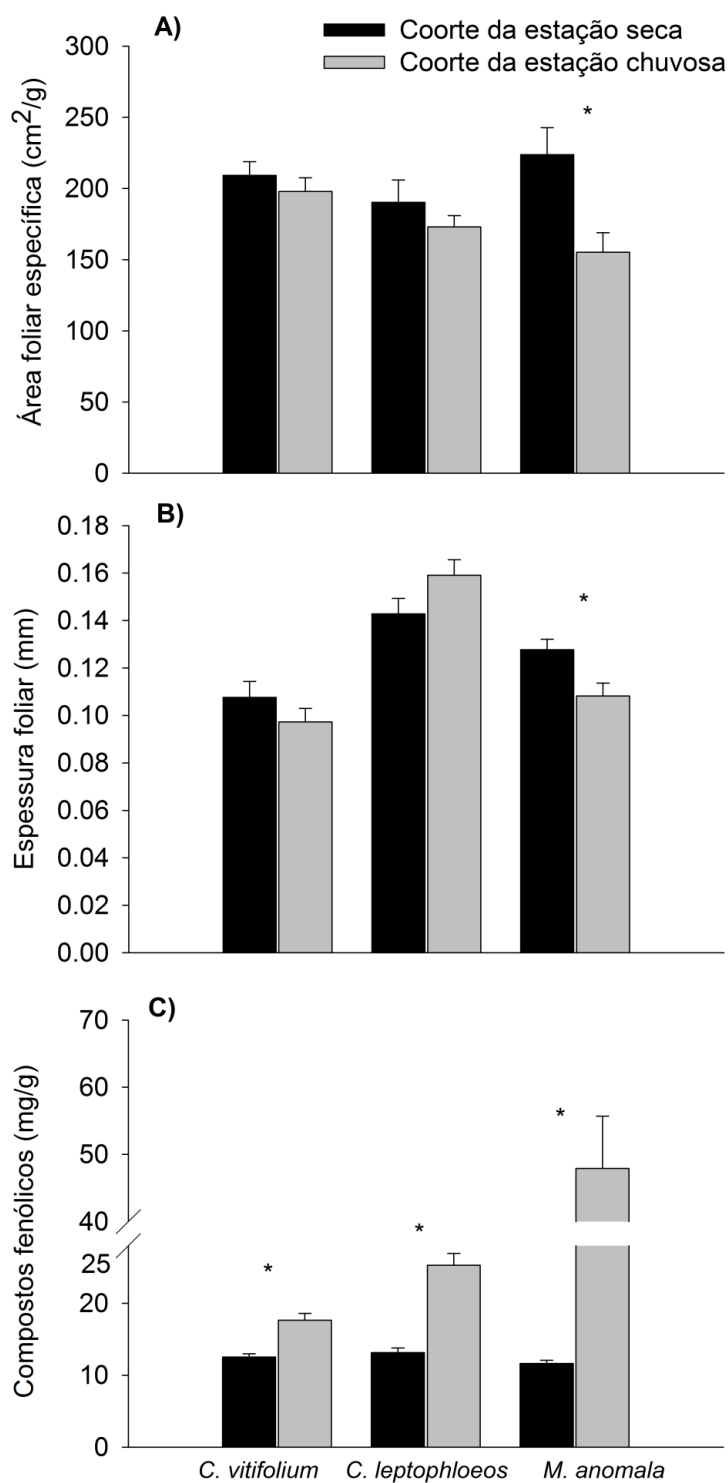


**Tabela 2.** Análise de variância dos modelos lineares generalizados (GLMs) para avaliar a área foliar perdida (%) e atributos foliares em coortes foliares produzidas nas estações seca e chuvosa para três espécies decíduas suculentas (*Cochlospermum vitifolium*, *Commiphora leptophloeos* e *Manihot anomala*) em floresta tropical seca. O uso de “\*” indica  $P < 0,05$  (n = 20 indivíduos para cada espécie).

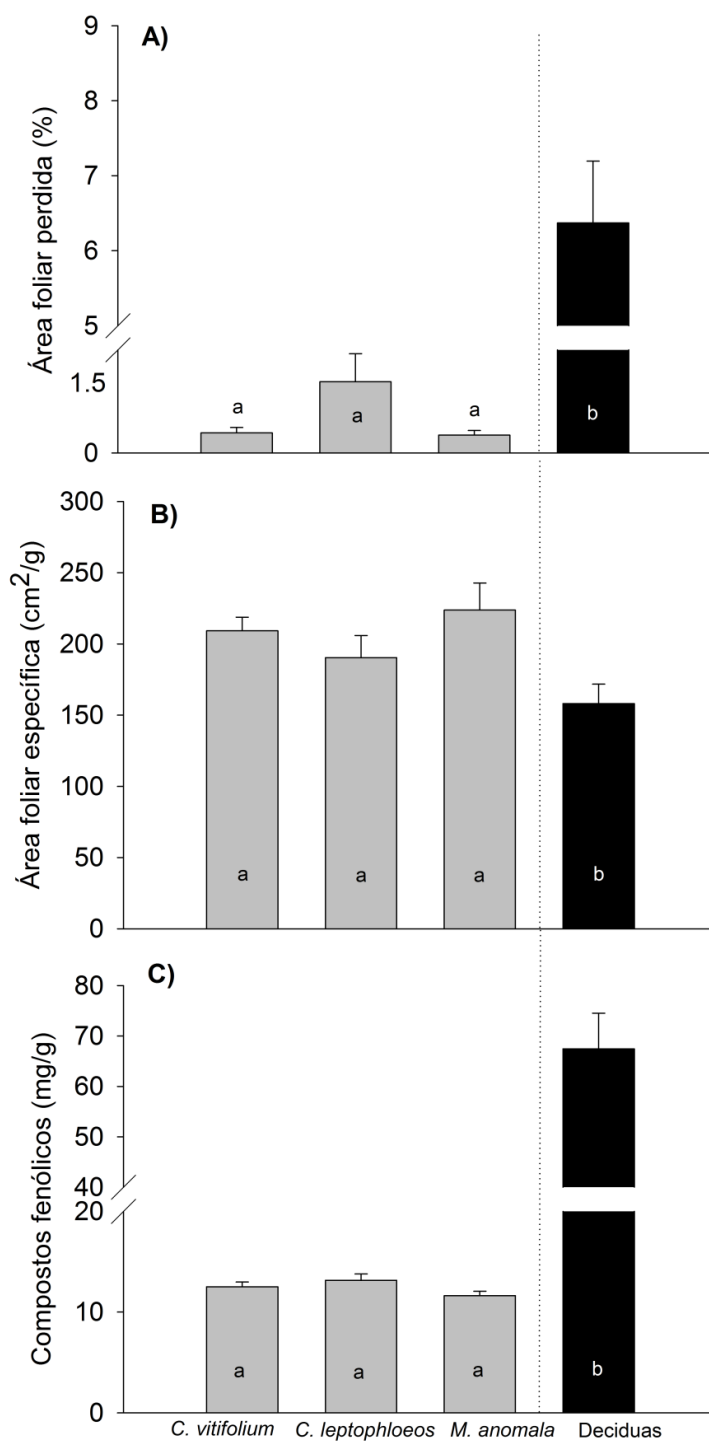
Variáveis	Variável	<i>C. vitifolium</i>		<i>C. leptophloeos</i>		<i>M. anomala</i>	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Respostas	Explanatória						
Área foliar perdida (%)		4,37	<0,05*	0,028	0,86	5,18	0,036*
SLA (cm <sup>2</sup> /g)		0,68	0,41	0,98	0,33	8,63	0,008*
Espessura foliar (mm)	Coorte	1,40	0,25	3,16	0,09	7,76	0,012*
Concentração de fenólicos (mg/g)		22,06	<0,001*	46,68	<0,001*	21,66	<0,001*
Concentração de taninos (mg/g)		3,65	0,07	3,21	0,09	2,98	1,07

A SLA foi maior nas folhas da coorte produzida na estação seca ( $207,56 \pm 8,83$  versus  $175,36 \pm 6,78$   $\text{cm}^2/\text{g}$ ;  $F_{1,58} = 8,45$ ,  $p < 0,01$ ), enquanto um padrão oposto foi verificado para a concentração de compostos fenólicos ( $12,43 \pm 0,31$  versus  $30,27 \pm 3,51$   $\text{mg/g}$ ;  $F_{1,58} = 25,58$ ,  $p < 0,001$ ). Por outro lado, a espessura foliar e concentração de taninos não diferiram entre coortes ( $p > 0,05$ ). Em nível de espécies, a SLA e espessura foliar diferiram apenas entre as coortes de *M. anomala*, sendo maior na coorte produzida na estação seca (Tabela 2, Fig. 3). Por fim, a concentração de compostos fenólicos em todas as espécies foi maior na coorte produzida durante a estação chuvosa (Tabela 2, Fig. 3).

Baseado nas comparações entre as espécies decíduas suculentas e a comunidade decídua, não foram encontradas diferenças significativas apenas para a espessura foliar ( $F_{3,40} = 0,628$ ,  $p > 0,05$ ). Menores níveis de herbivoria ( $F_{3,40} = 30,67$ ,  $p < 0,001$ ) e concentração de compostos fenólicos ( $F_{3,40} = 90,40$ ,  $p < 0,0001$ ) foram encontrados nas espécies decíduas suculentas (Fig. 4). Por outro lado, a SLA ( $F_{3,40} = 5,328$ ,  $p < 0,01$ ) foi maior nas espécies decíduas suculentas quando comparado à comunidade decídua (Fig. 4).



**Figura 3.** Média das características foliares: (a) área foliar específica (SLA; cm<sup>2</sup>/g), (b) espessura foliar (mm) e (c) concentração de compostos fenólicos (mg/g) para folhas jovens produzidas durante as estações seca (coorte 1) e chuvosa (coorte 2) para indivíduos de *Cochlospermum vitifolium*, *Commiphora leptophloeos* e *Manihot anomala* (n = 20 indivíduos para cada espécie). O uso de “\*” indica  $P < 0,05$ . Barras de erro indicam o erro padrão.



**Figura 4.** (a) Área foliar removida (%), (b) área foliar específica (SLA; cm<sup>2</sup>/g) e (c) concentração de compostos fenólicos (mg/g) em folhas jovens produzidas durante a estação seca pelas espécies decíduas suculentas (*Cochlospermum vitifolium*, *Commiphora leptophloeos* e *Manihot anomala*) comparada a folhas jovens da comunidade decídua produzidas durante a estação chuvosa (média ± erro padrão; n = 44). Letras diferentes sobre e dentro das colunas representam médias estatisticamente diferentes ( $P < 0,05$ ).

## DISCUSSÃO

### **Fenologia foliar**

Nas FTSs o brotamento foliar da comunidade decídua é induzido após a primeira chuva forte da estação chuvosa (Bullock & Solis-Magallanes 1990, Borchert 1994, Justiniano & Fredericksen 2000, Nunes et al. 2012), exceto para as espécies decíduas suculentas, que produzem folhas novas no final da estação seca. Nessas espécies, o brotamento foliar pode ser uma resposta ao aumento de fotoperíodo (Borchert 1994, Borchert & Rivera 2001, Sloan et al. 2006, Lima & Rodal 2010) e/ou infrequente chuvas durante o final da estação seca (Aide 1992, Borchert & Rivera 2001).

Neste estudo, as três espécies decíduas suculentas avaliadas produziram folhas novas no final da estação seca (setembro-outubro) e reduziram drasticamente a porcentagem de folhas verdes no final da estação chuvosa (março-abril). Os períodos em que essas espécies apresentavam maior porcentagem de folhas verdes foram correlacionados com os períodos de maior precipitação e comprimento do dia (veja Tabela 1, Fig. 1). Dessa forma, existiu uma correlação positiva entre essas variáveis para as três espécies suculentas avaliadas. A produção antecipada de folhas pode estar associada à pequena precipitação errática (outubro-2007: 8,10 mm e setembro-2008: 13,60 mm) e/ou aumento do comprimento de luz do dia (8-9 minutos entre agosto-outubro para ambos os anos) no final da estação seca (veja Fig. 1). Por outro lado, a redução de folhas verdes, devido senescência e deciduidade foliar, pode ser induzida pela redução do fotoperíodo e precipitação no final da estação chuvosa.

Alguns estudos apontam argumentos para evidenciar o controle do fotoperíodo sobre a produção de folhas, como a alta sincronia intraespecífica na ocorrência da fenofase e baixa variabilidade interanual na época de ocorrência da fenofase (Borchert & Rivera 2001, Borchert et al. 2002). Segundo Rivera et al. (2002), em regiões

próximas ao Equador, onde a variação no comprimento do dia é menor do que uma hora, o início do brotamento foliar em espécies arbóreas decíduas pode ocorrer com uma variação do fotoperíodo menor que 30 min (*i.e.*, *Cedrela odorata* é capaz de responder a mudanças de fotoperíodo < 10 min). A variação na precipitação durante a transição seca-chuva tem sido destacada por Aide (1992), que sugere que pequena precipitação (12 mm) durante o final da estação seca pode ser responsável pelo enfolhamento antecipado de *Hybanthus prunifolius* (Violaceae) no Panamá. Por outro lado, Borchert et al. (2002) demonstraram que irrigação de 20-30 mm durante a estação seca foi o suficiente para induzir o brotamento foliar sobre várias espécies da comunidade decíduas em uma FTS na Costa Rica, exceto sobre as plantas decíduas suculentas, reforçando, portanto, o forte controle do fotoperíodo sobre a produção de folhas deste grupo.

Plantas que produzem folhas durante a estação seca em FTSs, decíduas suculentas, diferem em suas características morfológicas e funcionais das demais espécies decíduas (Medina 1995, Borchert & Rivera 2001, Lima & Rodal 2010). Em geral, cerca de 8-10 espécies vegetais decíduas presentes em FTSs podem antecipar a produção de folhas (Bullock & Solis-Magallanes 1990, Borchert & Rivera 2001, Barbosa et al. 2003, Lima & Rodal 2010, Pezzini et al. 2014), na qual destacam-se os gêneros *Commiphora*, *Cochlospermum*, *Manihot*, *Pereskia*, *Plumeria*, *Pseudobombax* e *Spondias*. Plantas decíduas suculentas são caracterizadas pelo baixo peso específico da madeira, caule verde que armazena água, metabolismo CAM e cascas contendo clorofila (Barbosa et al. 2003). Elas são capazes de armazenar grande quantidade de água no caule (110-271% do peso de madeira) (veja Lima & Rodal 2010), apresentam um sistema radicular profundo e tuberoso para o armazenamento de reservas de amido que pode sustentar a renovação dos órgãos vegetativos (*e.g.*, folhas) antes do início da estação chuvosa (Holbrook et al. 1995, Borchert & Rivera 2001, Fallas-Cedeño et al.

2010). De fato, Borchert & Rivera (2001) e Fallas-Cedeño et al. (2010) verificaram esse mecanismo fenológico nas espécies decíduas suculentas *Plumeria rubra* e *Cochlospermum vitifolium*, respectivamente. Esses autores verificaram uma depleção de reservas energéticas no final da estação seca, após a produção de folhas novas. Portanto, essas espécies decíduas suculentas são capazes de manter seus tecidos altamente hidratados durante todo o ano (Borchert et al. 2002), e não seriam tão dependentes de uma forte precipitação para iniciar a produção de folhas. Porém, durante a estação chuvosa essas espécies teriam incremento na porcentagem de folhas verdes em suas copas auxiliadas pela precipitação.

Este estudo indicou alto sincronismo entre os períodos de maior disponibilidade de folhas verdes, máxima precipitação e fotoperíodo. Porém, o início da produção de folhas ocorreu no final da estação seca, quando o fotoperíodo, precipitação e abundância de herbívoros ainda não haviam atingido os seus picos (veja Janzen 1973, 1981, Murali & Sukumar 1993), fato que dificulta a interpretação dos efeitos do fotoperíodo e precipitação. O efeito isolado de cada variável abiótica sobre a fenologia foliar deve ser futuramente investigado em experimentos controlados. Além disso, a avaliação em uma fina escala durante a transição seca-chuva (setembro-outubro) poderia nos dar indícios de um limiar mais preciso sobre o quanto a variação do fotoperíodo ou distribuição errática da precipitação influenciariam a antecipação do brotamento foliar. A influência de fatores bióticos também deve ser considerada, uma vez que o início da produção de folhas pelas plantas decíduas suculentas coincide com o período de menor risco de herbivoria em FTS (veja Janzen 1981, Murali & Sukumar 1993, Sloan et al. 2006).

### **Herbivoria e características foliares**

Existem várias formas de uma planta reduzir o dano provocado por herbívoros, como por exemplo, através da redução da qualidade nutricional da folha, aumento de

defesas químicas e físicas e efeitos do terceiro nível trófico (Coley & Barone 1996, Johnson 2011, Ali & Agrawal 2012). Porém, entre as alternativas menos estudadas está o “escape” ao dano, na qual as folhas podem: (1) se expandirem rapidamente; (2) serem produzidas de forma sincrônica em nível de comunidade, para saciarem de herbívoros; ou (3) serem produzidas durante a estação seca quando os herbívoros são raros (Lieberman & Lieberman 1984, Aide 1988, 1991, 1992, 1993, Murali & Sukumar 1993, Coley & Barone 1996, Kursar & Coley 2003, Sloan et al. 2006). Neste estudo, folhas produzidas durante a estação seca pelas espécies decíduas suculentas *C. vitifolium* e *M. anomala* apresentaram menores danos foliares e concentrações de compostos fenólicos que folhas produzidas durante a estação chuvosa. Além disso, folhas produzidas durante a estação seca pelas espécies decíduas suculentas apresentaram menores níveis de herbivoria e concentração de compostos fenólicos, e maior SLA quando comparadas a folhas produzidas durante a estação chuvosa pela comunidade decídua. Portanto, esses resultados sugerem a existência de escape de dano foliar em folhas produzidas na estação seca (*i.e.*, para ambos os níveis intraespecífico e comunidade), embora o mecanismo necessite ser melhor investigado.

A menor porcentagem de área foliar removida nas folhas produzidas durante a estação seca também foi encontrada em outras FTSs. No Panamá, folhas de *H. prunifolius* produzidas na estação seca apresentavam 6% de herbivoria comparada a 18% nas folhas produzidas na estação chuvosa (Aide 1992). De forma similar, através de um experimento de irrigação, Aide & Angulo-Sandoval (1997) encontraram menores níveis de herbivoria para *H. prunifolius*, *Desmopsis panamensis* e *Psychotria horizontalis* em indivíduos que produziram folhas durante a estação seca (tratamento irrigação) quando comparados aos indivíduos que produziram folhas durante a estação chuvosa (tratamento controle). No PEMS, as espécies decíduas suculentas atingiram



cerca de 60% da copa cheia no final da estação seca, o que pode ter contribuído para o menor consumo foliar observado para a coorte foliar produzida neste período.

A maior herbivoria encontrada nas folhas da comunidade decídua pode estar relacionada com a maior abundância de herbívoros e maior risco de herbivoria no início da estação chuvosa (Janzen 1973, 1981, Dirzo & Domínguez 1995, Neves et al. 2014). Em estudo realizado em FTS na Índia, Murali & Sukumar (1993) encontraram menor herbivoria em plantas que anteciparam a produção de folhas que na comunidade decídua que produziu folhas de forma sincrônica no início da estação chuvosa. Além disso, esses autores registraram um pico na abundância de insetos herbívoros (*e.g.*, lagartas de Lepidoptera e Coleoptera adultos) durante os meses mais chuvosos. Em FTS em Porto Rico, Sloan et al. (2006) verificaram que as folhas de *Plumeria alba* produzidas durante a estação seca apresentavam escape do herbívoro especialista *Pseudosphinx tetrio* (Sphingidae). Portanto, o risco de ataque por herbívoros pode ser um importante agente seletivo influenciando a fenologia foliar em plantas de sistemas tropicais. Em nosso estudo, embora a abundância de herbívoros não tenha sido quantificada, a produção de folhas durante a estação seca constituiu um eficiente mecanismo para “escape de dano” quando comparado à produção sincrônica de folhas pela comunidade decídua no início da estação chuvosa.

Embora a produção sincrônica de folhas seja uma forma de saciação de herbívoros (Lieberman & Lieberman 1984, Aide 1988, 1991, 1993, Murali & Sukumar 1993), existiu elevada porcentagem de herbivoria sobre as folhas produzidas durante a estação chuvosa. Segundo van Schaik (1993) e Coley & Barone (1996), a produção sincrônica de folhas em nível de comunidade seria uma estratégia efetiva quando a maior parte do dano foliar é exercida por herbívoros generalistas. Por outro lado, as plantas que produzem folhas na estação seca e de forma sincrônica com os seus co-específicos seriam favorecidas contra o dano foliar provocado por herbívoros

especialistas. No presente estudo, não foram avaliadas a especificidade da dieta e a intensidade do dano provocado por cada herbívoro. Assim, futuros estudos em FTS devem verificar a especialização efetiva da comunidade de herbívoros associadas aos diferentes mecanismos de escape de dano foliar.

As folhas produzidas durante a estação seca apresentaram menor concentração de compostos fenólicos. A produção de defesas em plantas é relacionada com o risco de ataque por herbívoros, assim o investimento em defesas (*e.g.*, constitutivas ou induzidas) diminui quando os herbívoros são ausentes ou raros (Feeny 1976, Rhoades 1979, Stamp 2003). Baseado nessa hipótese, plantas ou órgãos aparentes investiriam em defesas quantitativas, altamente custosas e baseadas em carbono, como por exemplo, compostos fenólicos, enquanto as plantas não aparentes investiriam menos neste tipo de defesa e escapariam no espaço ou tempo de seus herbívoros especialistas. Além disso, para muitos insetos, o efeito defensivo em plantas pode estar associado à baixa qualidade nutricional para herbívoros (*e.g.*, água, nitrogênio, espessura). Em geral, a SLA é positivamente relacionada com o teor de nitrogênio (Franco et al. 2005, Pringle et al. 2011). Nesse estudo, a comunidade decídua apresentou menor SLA que as espécies decíduas suculentas, o que reforça a ideia de menor valor nutricional da folhagem da comunidade decídua em FTS.

Baseado na hipótese da defesa ótima (Rhoades 1979, Stamp 2003), plantas com baixa herbivoria poderiam exibir baixos níveis de defesas constitutivas e serem altamente induzíveis. Além disso, em ambientes onde o risco de ataque por herbívoros e a disponibilidade de recursos variam sazonalmente é fortemente sugerido a existência de defesas induzidas (Stamp 2003, Boege 2004, Cornelissen et al. 2011, Karban 2011). Em FTSs, o consumo por herbívoros é concentrado no primeiro mês da estação chuvosa (Oliveira et al. 2012, Silva et al. 2012), e a indução de defesas no início da estação de crescimento permitiria a redução do dano foliar no final da estação, podendo as plantas

maximizarem o uso de fotoassimilados para crescimento no restante da estação chuvosa (Dirzo & Domínguez 1995, Holbrook et al. 1995, Boege 2004). De fato, Boege (2004) encontrou que o dano foliar no início da estação chuvosa em FTS promovia o aumento da concentração de compostos fenólicos e taninos condensados em *Croton pseudoniveus* (Euphorbiaceae) e *Bursera instabilis* (Burseraceae), com consequente redução das taxas de herbivoria no restante da estação. Dessa forma, a alta concentração de compostos fenólicos e a maior herbivoria encontradas em folhas da comunidade decídua quando comparada às folhas das espécies decíduas suculentas (veja Anexo 1, Fig. 4), sugerem que a produção de defesas pode ter ocorrido principalmente após o intenso dano foliar entre novembro-dezembro, como uma alternativa para reduzir futuros ataques de herbívoros. Manipulações experimentais são requeridas a fim de verificar a produção de compostos fenólicos como defesa induzida, além de seu potencial papel sobre os níveis de herbivoria em FTS.

## CONCLUSÕES

A evolução dos mecanismos para produção de folhas nas espécies decíduas suculentas em FTS sugere que: (1) a fenologia foliar pode estar associada a mudanças na precipitação e comprimento do dia; e (2) a produção antecipada de folhas pode reduzir o dano foliar provocado por insetos herbívoros e o investimento em atributos defensivos. Uma avaliação detalhada em uma fina escala temporal durante a transição seca-chuva (setembro-outubro), quando há pequena variação de fotoperíodo e precipitação, poderia dar indícios de um limiar mais preciso sobre o quanto a variação desses fatores abióticos influenciam na antecipação da emissão de folhas, além do monitoramento dos herbívoros associados a essas plantas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aide TM (1988) Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Nature* 336: 574–575.
- Aide TM (1991) Synchronous leaf production and herbivory in juveniles of *Gustavia superba*. *Oecologia* 88: 511-514.
- Aide TM (1992) Dry season leaf production: An escape from herbivory. *Biotropica* 24: 532–537
- Aide TM (1993) Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology* 74: 455-466.
- Aide TM, Angulo-Sandoval P (1997) The effect of dry season irrigation on leaf phenology and the implications for herbivory in a tropical understory community. *Caribbean Journal of Science* 33: 142–149.
- Ali JG, Agrawal AA (2012) Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends Plant Science* 17:293-302
- Antunes FZ (1994) Caracterização Climática – Caatinga do Estado de Minas Gerais. *Informe Agropecuário* 17: 15-19.
- Barbosa DCA, Barbosa MCA, Lima LCM (2003) Fenologia de espécies lenhosas da caatinga. In: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC (eds) *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Editora Universitária, Recife, pp 657-693.
- Boege K (2004) Induced responses in three tropical dry forest plant species – direct and indirect effects on herbivory. *Oikos* 107(3): 541-548.
- Borchert R (1994) Induction of rehydration and bud break by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica. *Trees* 8: 115–125.
- Borchert R, Rivera G (2001) Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. *Tree Physiology* 21:213–221.

- Borchert R, Rivera G, Hagnauer W (2002) Modification of vegetative phenology in a tropical semideciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica* 34:27–39
- Bullock SH, Solis-Magallanes JA (1990) Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22–35
- Carvalho PER (2009). Imburana-de-Espinho *Commiphora leptophloeos*. Comunicado Técnico 228: 1-8.
- Chaves OM, Avalos G (2006) Is the inverse leafing phenology of the dry forest understory shrub *Jacquinia nervosa* (Theophrastaceae) a strategy to escape herbivory? *Revista de Biologia Tropical* 54: 951-963.
- Coley PD, Barone JA (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305–335.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Tersteegen H, Morgan HD, Vanderheijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Cornelissen, T; Fernandes, GW; Coelho, MS (2011) Induced responses in the Neotropical shrub *Bauhinia brevipes* Vogel: does early season herbivory function as cue to plant resistance?. *Arthropod-Plant Interactions* 5: 245-253.
- Crawley MJ (2007) *Statistical computing – An introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons, London.
- Dirzo R, Domínguez CA (1995) Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. In: Bullock SH, Mooney A, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 304–309.
- Endara MJ, Coley PD (2011) The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology* 25: 389–399.

- Fallas-Cedeño N, Holbrook NM, Rocha OJ, Vásquez N, Gutiérrez-Soto MV (2010) Phenology, lignotubers, and water relations of *Cochlospermum vitifolium*, a pioneer tropical dry forest tree in Costa Rica. *Biotropica* 42: 104–111.
- Feeny PP (1976) Plant apparency and chemical defense. In: Wallace JW, Mansell RL (eds) *Biochemical interaction between plants and insects*. Plenum, New York, pp 1–40.
- Forrest J, Miller-Rushing AJ (2010) Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London–B Biological Sciences* 365: 3101–3112.
- Fournier LA (1974) Un método cantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Franco AC, Bustamante M, Caldas LS, Goldstein G, Meinzer FC, Kozovits AR, Rundel P, Coradin VTR (2005) Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19: 326-335.
- Griz L, Machado I (2001) Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in Caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17:303-321.
- Hagerman AE (1987) Radial diffusion method for determining tannin in plant extracts. *Journal of Chemical Ecology* 13: 437–449.
- Holbrook NM, Whitbeck JL, Mooney HA (1995) Drought responses of Neotropical dry forest trees. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 243-276.
- Janzen DH (1973) Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecological Society of America* 54: 687-708.

- Janzen DH (1981) Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13: 271–282.
- Johnson MTJ (2011) Evolutionary ecology of plant defences against herbivores. *Functional Ecology* 25: 305–311.
- Justiniano MJ, Fredericksen TD (2000) phenology of tree species in Bolivian dry forests. *Biotropica* 32: 276-281.
- Karban R (2011) The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Functional Ecology* 25: 339–347.
- Kursar TA, Coley PD (2003) Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology* 31: 929–949.
- Lieberman D, Lieberman M (1984) The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica* 16: 193-201.
- Lima ALA, Rodal MJN (2010) Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 74: 1363-1373.
- Lorenzi H (2002) *Árvores brasileiras: manual de identificação de plantas arbóreas nativas do Brasil*. 2ed. Plantarum, São Paulo.
- Machado ICS, Barros LM, Sampaio E (1997) Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. *Biotropica* 29: 57-68.
- Madeira BG, Espírito-Santo MM, D'Angelo-Neto S, Nunes YRF, Sánchez-Azofeifa GA, Fernandes GW, Quesada M (2009) Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 291: 291-304.
- Medina E (1995) Diversity of life forms of higher plants in Neotropical dry forest. In: Bullock SH, Mooney HA, Medina E (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 221-242.

- Murali KS, Sukumar R (1993) Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. *Oecologia* 94: 114-119.
- Murphy PG, Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.
- Neves FS, Silva JO, Espírito-Santo MM, Fernandes GW (2014) Insect herbivores and leaf damage along successional and vertical gradients in a tropical dry forest. *Biotropica* 46: 14-24.
- Nunes YRF, Luz GR, Braga LL (2012) Phenology of tree species populations in Tropical Dry Forests of Southeastern Brazil. In: Xiaoyang Zhang. (Org.). *Phenology and climate change*. : InTech, , v. , p. 125-142. Capítulo
- Oliveira KN, Espírito-Santo MM, Silva JO, Melo GA (2012) Ontogenetic and temporal variations in herbivory and defense of *Handroanthus spongiosus* (Bignoniaceae) in a Brazilian tropical dry forest. *Environmental Entomology* 41: 541–550.
- Pezzini FF (2008) Fenologia de comunidades arbóreas de mata seca em três estágios sucessionais. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Pezzini FF, Ranieri BD, Brandão D, Fernandes GW, Quesada M, Espírito-Santo MM, Jacobi CM (2014) Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. *Plant Biosystems* (publicado online 21/02/2014). doi: doi.org/10.1080/11263504.2013.877530
- Pringle EG, Adams RI, Broadbent E, Busby PE, Donatti CI, Kurten EL, Renton K, Dirzo R (2011) Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in a Seasonally Dry Tropical Forest. *Biotropica* 43: 299–308.
- R Development Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.



- Rasband WS (2006) ImageJ, U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, <http://rsb.info.nih.gov/ij>.
- Rhoades DF (1979) Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: Rosenthal GA, Janzen DH (eds) *Herbivores: their Interactions with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York, pp 1–55.
- Rhoades DF, Cates RG (1976) Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. In: Wallace JW, Mansell RL (eds) *Recent advances in phytochemistry*, Plenum Press, New York, pp 168– 213.
- Rivera G, Elliott S, Caldas LS, Nicolssi G, Coradin VTR, Borchert R (2002) Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 445-456.
- Rogers DJ, Appan SJ (1973) *Manihot Manihotoides*. *Flora Neotropica* 13: 1-271.
- Sanchez-Azofeifa GA, Quesada M, Rodríguez JP, Nassar JM, KE Stoner; Castillo A, Garvin T, Zent EL, Calvo-Alvarado JC, Kalacska MER, Fajardo L, Gamon JA, Cuevas-Reyes P (2005) Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica* 37: 477–485.
- Silva JO, Espírito-Santo MM, Melo GA (2012) Herbivory on *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest. *Arthropod-Plant Interactions* 6: 45–57.
- Sloan SA, Zimmerman JK, Sabat AM (2006) Phenology of *Plumeria alba* and its herbivores in a tropical dry forest. *Biotropica* 39: 195–201.
- Stamp N (2003) Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *The Quarterly Review of Biology*, 78, 23–55.
- Swain T, Hillis WE (1959) The phenolic constituents of *Prunus domestica* I. The quantitative analysis of phenolic constituents. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 10: 63-68.

- Telhado C, Esteves D, Cornelissen T, Fernandes GW, Carneiro MAA (2010) Insect herbivores of *Coccoloba cereifera* do not select asymmetric plants. *Environmental Entomology* 39: 849-855.
- van Asch M, Visser ME (2007) Phenology of forest caterpillars and their host trees: the importance of synchrony. *Annual Review of Entomology* 52:37–55.
- van Schaik CP, Terborgh JW, Wright SJ (1993) The phenology of tropical forest: adaptative significance and consequences of consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.

**Anexo 1.** Área foliar removida (%) e características foliares (área foliar específica- SLA, espessura foliar e concentração de compostos fenólicos) para as 14 espécies decíduas de maior valor de importância (VI) no Parque Estadual da Mata Seca (MG). Os dados são representados como média ( $\pm$  erro padrão), sendo destacado o tamanho amostral para mensuração de cada característica foliar.

Espécies	Herbivoria (%)	SLA (cm <sup>2</sup> /g)	Espessura (mm)	Fenólicos (mg/g)
<i>Aspidosperma parvifolium</i>	4,28 $\pm$ 2,05; N= 3	129,09 $\pm$ 7,16; N= 3	0,77 $\pm$ 0,02; N= 3	82,35 $\pm$ 3,21; N= 3
<i>Aspidosperma pyriforme</i>	9,58 $\pm$ 2,23; N= 3	147,33 $\pm$ 4,82; N= 3	0,92 $\pm$ 0,01; N= 3	84,27 $\pm$ 4,08; N= 3
<i>Combretum duarceanum</i>	4,32 $\pm$ 1,07; N= 6	121,39 $\pm$ 9,84; N= 6	0,11 $\pm$ 0,04; N= 3	60,05 $\pm$ 6,73; N= 3
<i>Cyrtocarpa caatingae</i>	5,25 $\pm$ 1,34; N= 3	51,85 $\pm$ 3,56; N= 3	0,12 $\pm$ 0,07; N= 3	-----
<i>Handroanthus chrysotrichus</i>	4,06 $\pm$ 1,02; N= 5	201,14 $\pm$ 11,85; N= 3	0,13 $\pm$ 0,07; N= 3	19,78 $\pm$ 4,15; N= 3
<i>Handroanthus ochraceus</i>	12,9 $\pm$ 2,51; N= 3	180,58 $\pm$ 53,52; N= 3	0,16 $\pm$ 0,06; N= 3	31,43 $\pm$ 3,37; N= 3
<i>Handroanthus reticulatus</i>	3,08 $\pm$ 0,50; N= 9	201,36 $\pm$ 12,55; N= 8	0,09 $\pm$ 0,03; N= 3	43,62 $\pm$ 3,82; N= 3
<i>Machaerium acutifolium</i>	7,9 $\pm$ 1,02; N= 3	192,99 $\pm$ 10,06; N= 3	0,06 $\pm$ 0,001; N= 3	59,31 $\pm$ 16,65; N= 3
<i>Myracrodruon urundeuva</i>	10,04 $\pm$ 2,19; N= 6	75,85 $\pm$ 15,25; N= 7	0,10 $\pm$ 0,04; N= 3	90,28 $\pm$ 4,13; N= 3
<i>Poincianella pluviosa</i>	9,1 $\pm$ 2,03; N= 4	95,81 $\pm$ 22,03; N= 5	0,06 $\pm$ 0,001; N= 3	87,76 $\pm$ 5,11; N= 3
<i>Schinopsis brasiliensis</i>	6,52 $\pm$ 1,81; N= 3	185,92 $\pm$ 8,75; N= 3	0,09 $\pm$ 0,002; N= 3	96,88 $\pm$ 4,46; N= 3
<i>Senna spectabilis</i>	5,47 $\pm$ 1,21; N= 3	208,30 $\pm$ 15,51; N= 3	0,07 $\pm$ 0,002; N= 3	101,03 $\pm$ 4,91; N= 3
<i>Spondias tuberosa</i>	4,4 $\pm$ 1,98; N= 3	179,05 $\pm$ 45,44; N= 3	0,11 $\pm$ 0,03; N= 3	62,16 $\pm$ 7,24; N= 3
<i>Terminalia fagifolia</i>	2,27 $\pm$ 0,73; N= 6	116,93 $\pm$ 17,86; N= 5	0,08 $\pm$ 0,003; N= 3	63,94 $\pm$ 5,73; N= 3

## Considerações Finais

O presente estudo descreveu a variação temporal de insetos herbívoros e polinizadores entre estações, grupos fenológicos e turnos do dia em uma floresta tropical seca (FTS). Além disso, foi verificada a produção de defesas foliares e níveis de herbivoria em plantas de diferente fenologia foliar (decíduas de caule suculento, decíduas e sempre verdes). Esse ecossistema forneceu um cenário ideal para verificar tais padrões, visto que os indivíduos dos diferentes grupos fenológicos estavam sujeitos às mesmas condições edafo-climáticas, topográficas e de sazonalidade.

Os resultados sugerem que insetos herbívoros residentes em períodos secos podem ser bem adaptados às condições ambientais adversas das FTSSs, apresentando preferência de voo noturno e principalmente as sobre plantas sempre verdes. Entretanto, a busca por padrão temporal na diversidade de insetos não é uma tarefa fácil, dada a miríade de grupos funcionais bem como a influência de diferentes condições abióticas e recursos alimentares.

As plantas sempre verdes apresentaram maiores concentrações de compostos foliares defensivos e menores conteúdo de nitrogênio e herbivoria foliar. Independente do grupo fenológico, folhas maduras apresentaram menores taxas de herbivoria devido à redução do conteúdo de nitrogênio ao longo da idade foliar. Uma exposição constante das folhas de plantas sempre verdes pode ter implicado em um maior risco de perda de água, nutrientes e herbivoria, favorecendo a seleção para aumento de defesas estruturais e redução do teor nutricional em uma escala evolutiva.

A probabilidade de uma planta ser encontrada por herbívoros pode determinar o risco de herbivoria e o investimento em defesas. Plantas que antecipam a produção de folhas, decíduas suculentas, investiram menos em defesas baseadas em carbono. A fenologia foliar dessas espécies pode estar associado a mudanças na precipitação e comprimento do dia. A produção antecipada de folhas constituiu um mecanismo para

reduzir o dano foliar provocado por herbívoros e investimento em atributos foliares defensivos.

Os resultados encontrados nos três capítulos demonstraram o efeito da variação temporal em diferentes escalas sobre a disponibilidade de recursos, atividade de insetos e consumo por herbívoros em diferentes grupos fenológicos de plantas de uma FTS. Estudos de longo prazo, grandes escalas espaciais e abordagens experimentais são necessários para confirmar se tais variações são idiossincráticas ou determinadas por mecanismos *bottom-up* e *top-down*. Além disso, a influência da filogenia das plantas na convergência adaptativa das síndromes foliares entre os diferentes grupos fenológicos merece ser investigada futuramente.