

JHONATHAN DE OLIVEIRA SILVA

Herbivoria em *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae) ao longo de um gradiente
sucessional em uma floresta tropical seca.

Montes Claros - Minas Gerais

Março de 2009

JHONATHAN DE OLIVEIRA SILVA

Herbivoria em *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae) ao longo de um gradiente
sucessional em uma floresta tropical seca.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Montes
Claros, como requisito necessário para a obtenção de título
de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Mário Marcos do Espírito-Santo

Co-orientador: Dr. Geraldo Aclécio Melo

Montes Claros - Minas Gerais

Março de 2009

S586h Silva, Jhonathan de Oliveira.
Herbivoria em *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae) ao longo de um gradiente sucessional em uma floresta tropical seca [manuscrito] / Jhonathan de Oliveira Silva. – 2009.
58 f. : il.

Bibliografia : f. 48-58.
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Montes Claros – Unimontes, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2009.
Orientador: Prof. Dr. Mário Marcos do Espírito-Santo.
Co-orientador: Prof. Dr. Geraldo Aclécio Melo.

1. Inseto herbívoro. 2. Defesa química – Regeneração natural. I. Espírito-Santo, Mário Marcos do. II. Melo, Geraldo Aclécio. III. Universidade Estadual de Montes Claros. IV. Título.

Jhonathan de Oliveira Silva

Herbivoria em *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae) ao longo de um gradiente
sucessional em uma floresta tropical seca.

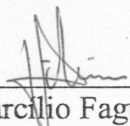
Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da
Universidade Estadual de Montes Claros, como requisito necessário para a conclusão do curso de
Mestrado em Ciências Biológicas, avaliada e aprovada pela banca examinadora:

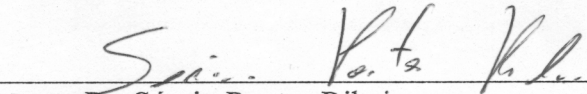
Orientador:



Dr. Mário Marcos do Espírito-Santo

Examinadores:



Dr. Marcílio Fagundes

Dr. Sérgio Pontes Ribeiro

Data de aprovação: 06/03/2009

Montes Claros, Minas Gerais.

2009

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, por me fazer acreditar que sou capaz de realizar meus sonhos; aos meus familiares por todo apoio e amor que têm me dedicado;

A minha namorada Priscyla Maria, pelo apoio em todos os momentos;

Ao meu orientador Mário M. Espírito-Santo, pela amizade, oportunidade, confiança e ensinamentos durante todos estes anos;

Ao meu co-orientador Geraldo Aclécio Melo, pelas valiosas sugestões e por ter me apresentado o fascinante mundo dos compostos secundários de plantas;

Ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Montes Claros, principalmente à Cláudia por tantos “galhos quebrados”.

Foi uma luta chegar até aqui, e sem a ajuda e colaboração de grandes amigos, jamais eu conseguiria realizar esse trabalho. É por isso que agradeço a todos vocês.....!

Aos amigos que me ajudaram direta ou indiretamente durante o desenvolvimento deste trabalho, em campo ou em laboratório. Em especial aos amigos dos laboratórios de Ecologia Evolutiva e Biologia da Conservação: Joselândio Côrrea, Alline Mendes, Sarah Freitas, Karla Nunes, Willian Bandeira (Biu), Herbert Souza, Camilla Leal, Fernanda Costa e Renata Andrade, vocês foram verdadeiramente parceiros. Muito obrigado por poder recorrer a vocês durante a execução de diferentes etapas deste trabalho;

A todos os laboratórios, que me agregaram e me receberão de prontidão: Laboratório de Botânica, Laboratório de Métodos Analíticos e Laboratório de Bromatologia;

A Magnel Oliveira, Wander Ferreira e Hamilton Sales, verdadeiros amigos que conquistei durante este curso.

A Karla Nunes, Fabiene de Jesus e Aline Murta, não tenho palavras para agradecê-las. Amigas sinceras que poderei contar sempre.

A todos os professores da graduação e pós-graduação, em especial a Marcílio Fagundes, Maurício Faria, Dario Alves, Lemuel Leite, Magoo Zazá Borges e Anderson Santos (Dinho) pela amizade e ensinamentos durante a minha formação. Principalmente a Frederico S. Neves (Fred), pelo apoio, incentivo, confiança e ajuda sempre que necessário.

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

Agradeço ainda a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pela concessão da bolsa durante o curso.

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

RESUMO - Herbivoria em *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae) ao longo de um gradiente sucessional em uma floresta tropical seca.

SILVA, Jhonathan Oliveira. Ms. Ciências Biológicas. Universidade Estadual de Montes Claros. Março, 2009. Orientador: Dr. Mário Marcos Espírito-Santo. Co-orientador: Dr. Geraldo Aclécio Melo.

Este estudo teve como objetivo determinar padrões de herbivoria no ipê-amarelo, *Tabebuia ochracea* (Cham.) Standl. (Bignoniaceae) em uma floresta tropical seca no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS), localizado no norte de Minas Gerais. Foram avaliadas a riqueza e abundância de herbívoros de vida livre (sugadores e mastigadores), taxa de herbivoria foliar, conteúdo de nitrogênio, concentração de compostos fenólicos e abundância de predadores aracnídeos ao longo da estação chuvosa para os três estágios sucessionais (inicial intermediário e tardio). As amostragens foram realizadas no início da estação chuvosa (dezembro), em folhas jovens, mas completamente expandidas, seguidos de coletas em fevereiro e abril, quando as folhas apresentavam-se maduras. Foram amostrados 15 indivíduos de *T. ochracea* por estágio sucessional em cada período de coleta. A abundância de mastigadores e sugadores e riqueza de mastigadores foram maiores no estágio inicial, apesar das maiores taxas de herbivoria serem encontradas nos estágios intermediário e tardio de sucessão. Provavelmente este fator está relacionado à melhor qualidade da folhagem das plantas presentes nos estágios mais avançados, uma vez que o conteúdo de nitrogênio mostrou efeito positivo no incremento em herbivoria. A concentração de compostos fenólicos e a abundância de aranhas não variaram entre estágios. Uma maior diversidade de herbívoros foi encontrada no mês de abril, principalmente devido ao aumento observado no estágio inicial de sucessão. Neste estágio, a maior taxa de incremento em herbivoria ocorreu no intervalo entre fevereiro e abril, provavelmente devido à existência de herbívoros tolerantes à baixa disponibilidade de nitrogênio. Para os estágios intermediário e tardio, as maiores taxas de incremento em herbivoria foram observadas no intervalo entre dezembro e fevereiro, que coincide com a melhor qualidade da folhagem. Para a maioria dos parâmetros avaliados, foram encontrados resultados semelhantes entre os estágios intermediário e tardio, o que evidencia maior proximidade entre estes quando comparado ao estágio de sucessão

inicial. De uma maneira geral, as forças *bottom-up* exerceram maiores efeito sobre as taxas de herbivoria em *T. ochracea* que as forças “*top-down*” avaliadas neste estudo.

Palavras-Chave: Inseto herbívoro; Defesa química; Regeneração natural.

ABSTRACT - Herbivory on *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest.

SILVA, Jhonathan Oliveira. Ms. Ciências Biológicas. Universidade Estadual de Montes Claros. Março, 2009. Orientador: Dr. Mário Marcos Espírito-Santo. Co-orientador: Dr. Geraldo Aclécio Melo.

This study aimed to determine the herbivory patterns on the “ipê-amarelo”, *Tabebuia ochracea* (Cham.) Standl. (Bignoniaceae) in a tropical dry forest in the Parque Estadual da Mata Seca (PEMS), north of Minas Gerais, Brazil. We assessed the diversity of free-feeding herbivore insects (sap-suckers and leaf-chewers), leaf herbivory, leaf nitrogen content, phenolic compounds and spider abundance along the rainy season in three different successional stages (early, intermediate and late). The samplings were performed in December, coinciding with the beginning of the rainy season (with fully expanded young leaves), February (middle-aged leaves), and April, in the end of rainy season (old leaves). The samples were performed on 15 trees of *T. ochracea* per successional stage in each period. Herbivore diversity was higher in the early stage, although higher herbivory rates were found in the intermediate and late stages. This result is probably related to differences in herbivore community composition between habitats and to the better foliage quality in the advanced stages, since the nitrogen content showed positive relation with the enhance in leaf herbivory. The phenolic compounds and the spider abundance did not differ between successional stages. The higher herbivore diversity was found in April, due to the increment observed in the early stage. In this stage, the greatest increment in herbivory rates was found from February to April, probably as a consequence of a high incidence of herbivores with tolerance to low nitrogen availability. The intermediate and late stages showed a greater increase in leaf herbivory between December and February, coinciding with the period of higher leaf suitability. As a whole, herbivory and plant quality patterns were similar in the intermediate and late successional stages, and both differed from the early stage.

Key words: Herbivore insects; Chemical defenses; Natural regeneration.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	10
2. MATERIAS E MÉTODOS.....	13
2.1 Área de Estudo.....	13
2.2 Planta hospedeira	16
2.3 Desenho Amostral.....	17
Amostragens de Insetos Herbívoros e Predadores.....	18
Quantificação da herbivoria.....	19
2.4 Quantificação Fitoquímica.....	20
Compostos Fenólicos Totais.....	20
Concentração de Taninos.....	21
Teor de Nitrogênio.....	21
2.5 Análises Estatísticas.....	22
3. RESULTADOS	24
3.1 Insetos Herbívoros, Predadores e Herbivoria	24
3.2 Quantificação Fitoquímica.....	30
3.3 Interações Tri-tróficas.....	31
4. DISCUSSÃO.....	37
5. CONCLUSÃO.....	47
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	48

1. INTRODUÇÃO

Variações nas condições ambientais, qualidade da planta e inimigos naturais afetam as taxas de herbivoria nas diferentes espécies vegetais (Feeny 1976, Coley 1980, Crawley 1997, Mulder et al. 1999, Danks 2002, Stiling & Moon 2005). Tais variações são bem marcantes ao longo do processo de sucessão natural em florestas, como a diminuição da quantidade de luz que atravessa o dossel e chega aos estratos inferiores e o aumento da competição por nutrientes presentes no solo (Davidson 1993, Poorter et al. 2004, Begon 2006, Pezzini 2008, Madeira et al. 2009). A disponibilidade destes dois fatores é limitante para o metabolismo vegetal, afetando a taxa de crescimento e palatabilidade da planta para herbívoros (Mattson 1980, Bryant et al. 1983, Coley et al. 1985, Herms & Mattson 1992).

Estudos em ambientes de florestas temperadas revelaram um padrão de maior palatabilidade para herbívoros em plantas com elevadas taxas de crescimento (Davidson 1993, Bryant et al. 1983), porém para florestas tropicais úmidas, alguns resultados contraditórios vêm sendo encontrados (Ernest 1989, Lerps et al. 2001). Plantas decíduas usualmente apresentam depleção de reservas de carbono e elevada taxa de crescimento durante a estação chuvosa, o que as tornam altamente palatáveis para herbívoros (Mattson 1980, Bryant et al. 1983, Coley & Barone 1996). A hipótese da disponibilidade de recursos (Coley et al. 1985) prediz que ambientes ricos em nutriente e alta luminosidade favorecem plantas com taxas de crescimento rápido. Assim, plantas em estágios iniciais de sucessão apresentam altas taxas de fixação de carbono, repondo facilmente os nutrientes perdidos devido ação de herbívoros, enquanto o oposto é esperado para plantas em estágios avançados de sucessão. Estes fatores podem ocorrer devido a inerente diferença existente entre as espécies (Poorter et al. 2004) e/ou resposta plástica para diferentes condições de crescimento (Bryant et al. 1983, Coley et al. 1985, Herms & Mattson

1992). Baseados nestes pressupostos, árvores da mesma espécie que ocupam diferentes posições ao longo do processo sucessional diferem em suas características morfológicas e químicas foliares, sendo esperado menor produção de compostos fenólicos e maior nitrogênio foliar para indivíduos presentes em estágios iniciais de regeneração.

Além de mudanças na qualidade da planta hospedeira, a complexidade estrutural de ambientes florestais varia ao longo do processo de sucessão (Brown & Ewel 1987, Edwards-Jones & Brown 1993, Kalácska et al. 2004, Lewinsohn et al. 2005, Vehviläinen et al. 2007, Madeira et al. 2009). Vários estudos têm relacionado o aumento da diversidade de herbívoros e predadores em estágios sucessionais mais avançados ao aumento da riqueza de plantas (Ernest 1989, Corbet 1995, Lewinsohn et al. 2005, Jactel & Brockerhoff 2007). Além disso, ambientes com maior número de estratos verticais podem oferecer maior variedade micro-climática (Basset et al. 2003). Desta forma, é provável que ambientes em estágios tardios propiciem uma maior disponibilidade de nichos, sendo esperado para estes ambientes maiores diversidade de herbívoros e também de seus inimigos naturais, como parasitóides e predadores.

Poucos estudos compararam padrões de herbivoria ao longo da sucessão (Ernest 1989, Davidson 1993, Siemann et al. 1999, Gruner et al. 2003) e praticamente nada é conhecido sobre este processo em florestas tropicais secas (FTS). A definição de FTS é relativamente ampla e, de acordo com Sanchez-Azofeifa e colaboradores (2005), refere-se a vegetações tipicamente decíduas (com pelo menos 50% de deciduidade arbórea na estação seca do ano), temperatura anual média $\geq 25^{\circ}\text{C}$ e precipitação anual média entre 700 e 2000 mm e pelo menos três meses secos (precipitação ≤ 100 mm/mês) por ano. Nestas formações vegetais, como a maioria ou todas as espécies de plantas tornam-se decíduas durante a estação seca, a herbivoria é concentrada apenas na estação chuvosa, mas suas taxas podem variar bastante no decorrer deste período (Janzen 1981, Filip et al. 1995). Janzen (1981) e Janzen e Waterman (1984) descreveram padrões

de herbivoria em florestas secas no Parque Nacional de Santa Rosa, Costa Rica, e constataram um pico de atividade de insetos folívoros durante a primeira metade da estação chuvosa, seguida de decréscimo destes insetos na segunda parte dessa estação. Dirzo & Dominguez (1995) também encontraram este padrão em Palo Verde, Costa Rica, sugerindo um sincronismo entre o pico de herbívoros e o enfolhamento da planta hospedeira. Estes autores sugeriram que estas variações temporais na herbivoria poderiam ocorrer em consequência de um escape de inimigos naturais, que aumentariam em abundância ao longo da estação chuvosa.

Variações na diversidade de herbívoros ao longo da estação chuvosa também podem ocorrer devido a alterações na composição química das plantas hospedeiras, como redução do conteúdo de água e nitrogênio (Janzen & Waterman 1984, Filip et al. 1995, Boege 2005) e/ou aumento da concentração de fenólicos ao longo da estação chuvosa (Boege 2004, Boege 2005). As plantas apresentam defesas constitutivas que alteram a palatabilidade da folha com o avançar da idade (Coley 1983, Coley & Barone 1996, Matsuki et al. 2004) e frequentemente produzem defesas induzidas após injúria provocada pelo herbívoro (Karban & Baldwin 1997, Cornelissen & Fernandes 2001, Agrawal 2005, Boege 2004, Izaguirre et al. 2007, Roitto et al. 2008). Desta forma, é esperado que folhas novas apresentem menores concentrações de compostos fenólicos e elevado teor de nitrogênio (Coley 1980, Mattson 1980, Coley 1983, Coley & Barone 1996, Loyola e Fernandes 1993, Pais & Varanda 2003, Matsuki et al. 2004), o que acarretaria uma maior taxa de consumo foliar no início da estação chuvosa (Filip et al. 1995, Boege 2004, Boege 2005).

Este trabalho teve como objetivo verificar se existe variação na diversidade de herbívoros e taxas de herbivoria foliar em *Tabebuia ochracea* (Cham.) Standl. (Bignoniaceae) ao longo da estação chuvosa e entre diferentes estágios de sucessão de uma FTS no norte de Minas Gerais. Além disso, os efeitos das alterações químicas da planta hospedeira e da abundância de inimigos

naturais (aranhas) sobre a diversidade de herbívoros e a taxa de herbivoria foram verificados. Desta forma, as seguintes perguntas foram propostas: i) Há diferenças na diversidade de insetos herbívoros, abundância de aranhas, taxa de herbivoria e composição química foliar de *T. ochracea* entre estágios inicial, intermediário e tardio de uma FTS? ii) Há diferença entre as variáveis listadas acima entre o início, meio e fim da estação chuvosa? iii) A diversidade de herbívoros e taxa de herbivoria em *T. ochracea* são afetadas pela sua abundância de aranhas e composição química foliar?

2. MATERIAS E MÉTODOS

2.1 Área de Estudo

Este estudo foi realizado no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS), criado no ano de 2000, com área de 10.281,44 ha e sob a responsabilidade do Instituto Estadual de Florestas (IEF) de Minas Gerais. Aproximadamente 1,525 ha do PEMS são cobertos por pastagens abandonadas em diferentes estágios de regeneração, havendo um mosaico de áreas de florestas secas primárias e secundárias (IEF 2000). O PEMS está localizado no Vale do Médio São Francisco e pertence ao município de Manga, norte de Minas Gerais (Figura 1). A estação seca se estende de maio a outubro e é marcada pela deciduidade foliar de quase 100% das plantas (Pezzini 2008). O clima desta região é classificado como semi-árido (segundo Köppen), a temperatura média é de 24°C, com precipitação média anual de 871mm e altitude de 400-500m acima do nível do mar (Antunes 1994).

Neste estudo, a determinação da estrutura vertical (número de estratos) e horizontal (densidade) das árvores foi a principal forma de diferenciação de fragmentos florestais em

distintos estágios sucessionais (Kalácska et al. 2004, Madeira et al. 2009). Utilizando-se da estrutura da vegetação, é possível eliminar variáveis relacionadas ao histórico de uso da terra, uma vez que o processo de sucessão pode variar drasticamente dependendo do uso anterior da terra, tipo de solo, topografia e disponibilidade de propágulos (Arroyo Mora et al. 2005, Kalácska et al. 2005). O tempo decorrido desde o distúrbio, além do tipo de uso anterior da terra, também foram determinados para os diferentes fragmentos utilizados neste estudo, através de entrevistas com moradores da fazenda que foram desapropriados para a criação do parque. A partir destas informações, três estágios sucessionais principais de regeneração foram definidos (Madeira et al. 2009; Figura 2).

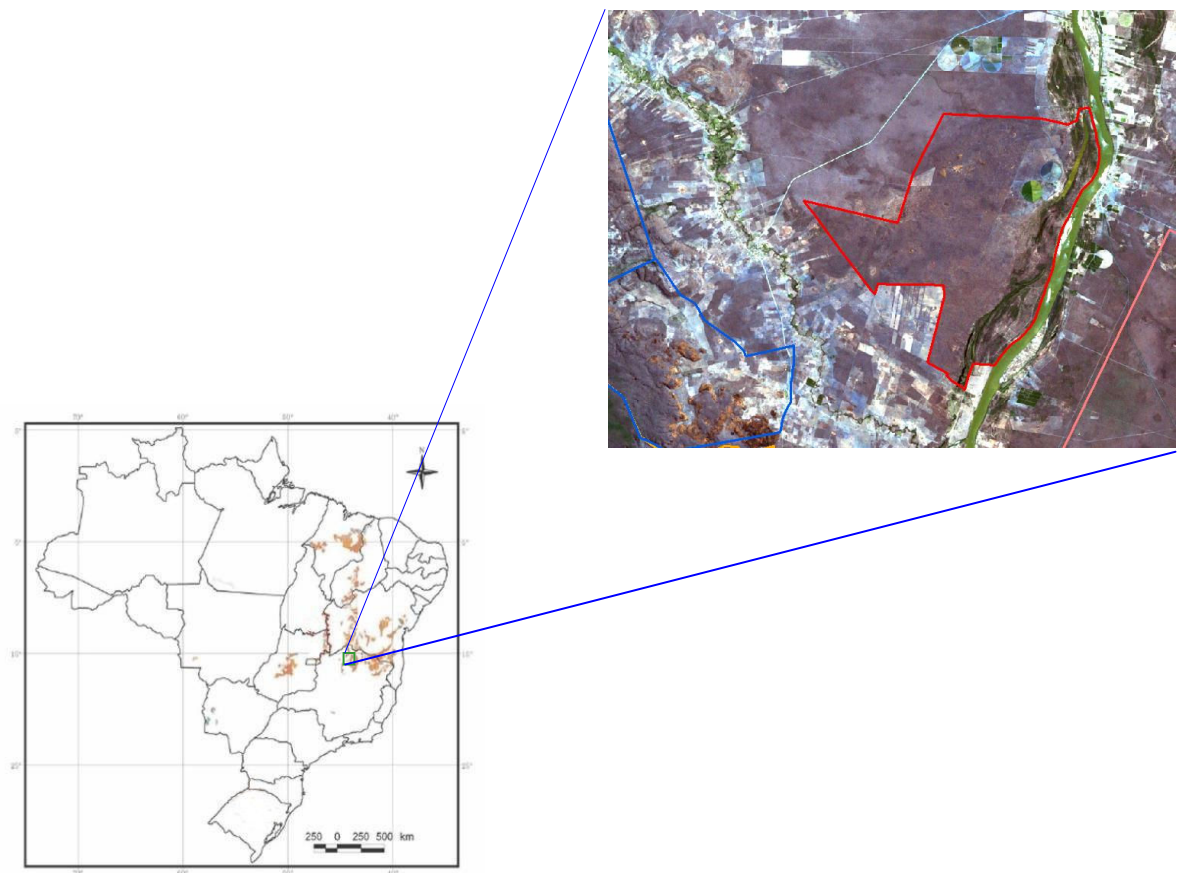


Figura 1. Localização do Parque Estadual da Mata Seca, no município de Manga, Minas Gerais.

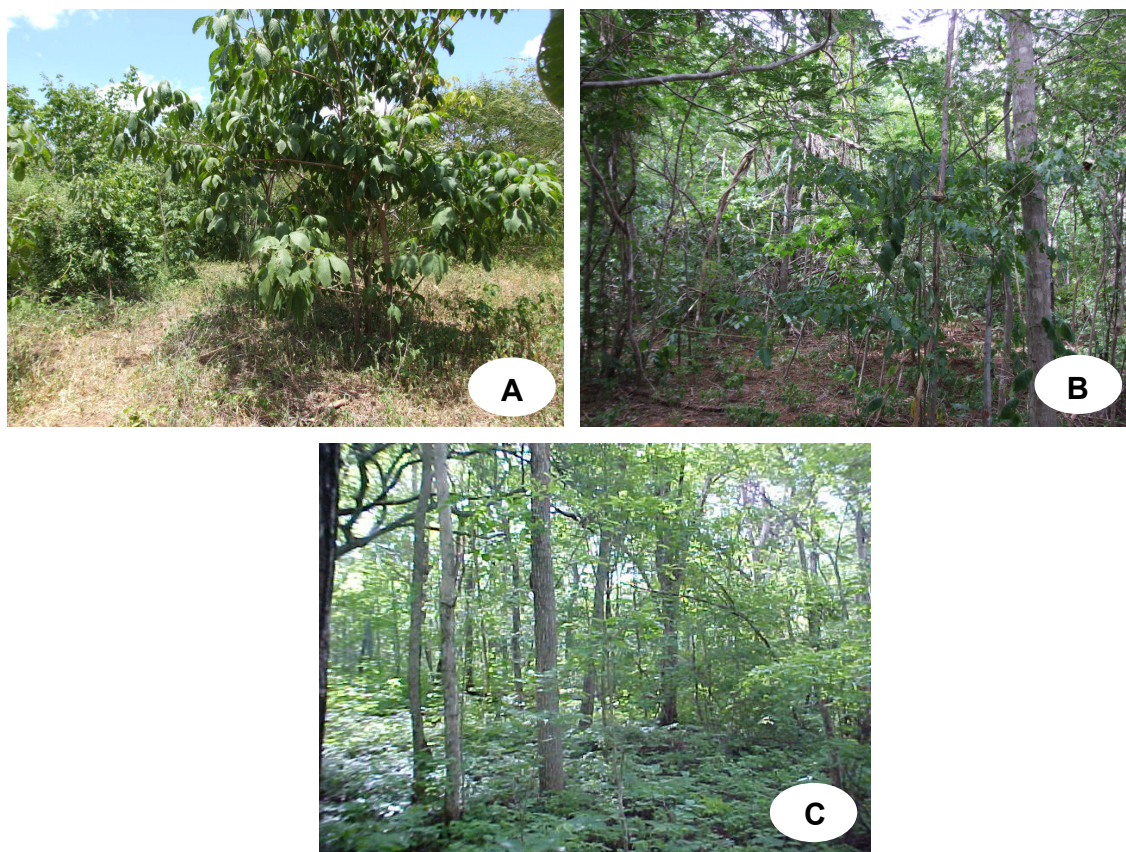


Figura 2. Estrutura dos fragmentos de floresta tropical seca presentes no Parque Estadual da Mata Seca: (a) estágio inicial, (b) estágio intermediário e (c) estágio tardio de sucessão.

Os fragmentos em estágio de regeneração inicial foram abandonados em 2000, após o uso como pastagens durante vários anos. Neste estágio, as matas apresentam componente herbáceo-arbustivo, com manchas esparsas de vegetação lenhosa de porte mais alto, formando um dossel descontínuo com cerca de quatro metros de altura. Os fragmentos em estágio intermediário de regeneração foram abandonados há cerca de 20-25 anos atrás, após uso para criação de gado. Nestas matas 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. Os fragmentos em estágio

de regeneração tardio não apresentam histórico de desmatamento nos últimos 50 anos. Este estágio também é caracterizado pela existência de dois estratos verticais. O primeiro estrato é constituído por árvores de 18-20 metros de altura que formam um dossel bastante fechado. O segundo estrato é formado por árvores juvenis de diferentes idades e portes, que formam um sub-bosque esparso com baixa densidade de lianas (Madeira et al. 2009).

2.2 Planta hospedeira

O gênero *Tabebuia* compreende cerca de 100 espécies de árvores e arbustos popularmente conhecidas como ipês, ocorrendo do norte do México e Antilhas ao norte da Argentina, podendo ser encontrada em todos os grandes biomas brasileiros (Gentry 1992). A espécie *T. ochracea*, conhecida popularmente como ipê-amarelo, é encontrada em várias regiões do Brasil, como Mato Grosso do Sul, Goiás, São Paulo, Paraná e Minas Gerais (Lorenzi 1992). É uma espécie arbórea persistente, com altura de até 20m, tronco tortuoso, de 30 a 50cm de diâmetro, sendo utilizada principalmente para ornamentação. Normalmente, espécies como *T. ochracea* e *T. impetiginosa* estão entre as mais representativas em florestas tropicais secas (Sullivan 2000, Silva & Scariot 2004, Madeira et al. 2009). Nestes ecossistemas, *T. ochracea* apresenta folhas verdes de outubro a abril (estação chuvosa) e queda de folhas de maio a setembro (estação seca), sendo a floração e frutificação evidenciadas no final do período seco (Pezzini 2008, Brandão 2008; Figura 3). Um pico de folhagem é observado em outubro (70% de copa), seguido de expansão foliar (adição de 30% de copa) em novembro e dezembro (Brandão 2008). Alguns estudos sobre padrões de herbivoria em *T. ochracea* já foram realizados em regiões de cerrado (Ribeiro & Pimenta 1991, Ribeiro et al. 1994, Ribeiro & Brown 1999) e em FTS na Costa Rica (Sullivan 2000), mas pouco se sabe sobre esta espécie em FTS brasileiras (Moreira et al. no prelo).

Uma revisão filogenética recente sugere que o gênero *Tabebuia* se divida em três clados e que a maioria das espécies cujas flores são amarelas seja transferida para o táxon *Handroanthus*. Desta forma, a espécie arbórea estudada aqui poderá apresentar a nomenclatura *Handroanthus ochraceus* (Cham.) Mattos (Bignoniaceae) (Grose & Olmstead 2007). Entretanto, devido à sua incipiente aceitação no meio científico, neste estudo consideramos a nomenclatura antiga.

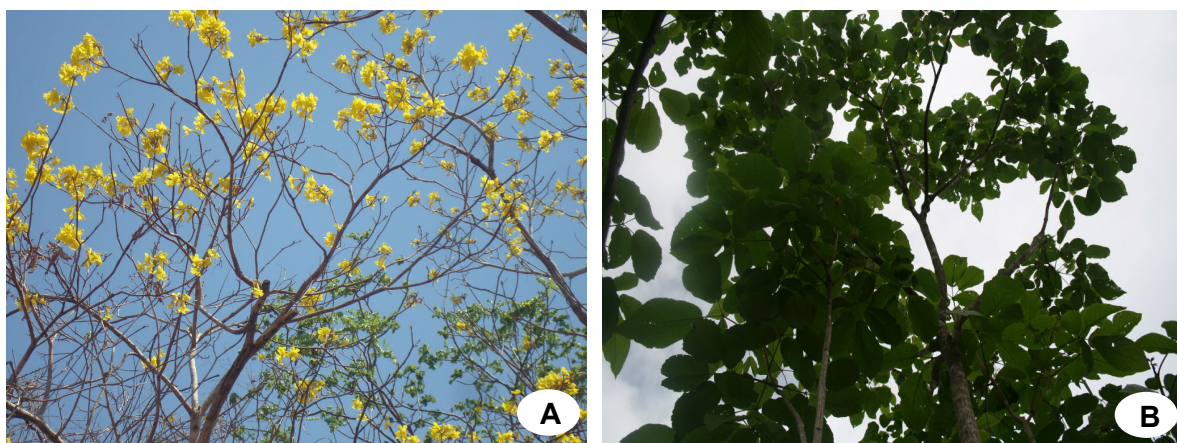


Figura 3. Indivíduos de *Tabebuia ochracea* presentes no Parque Estadual da Mata Seca: (a) com flores durante a estação seca e (b) com folhas durante a estação chuvosa.

2.3 Desenho Amostral

Foram selecionadas três parcelas de 20 x 50m previamente delimitadas em cada um dos três diferentes estágios de sucessão: inicial, intermediário e tardio. Foram marcados cinco indivíduos de *T. ochracea* em cada parcela, distantes no mínimo 10 metros entre si, totalizando 15 indivíduos por estágio sucessional. As amostragens foram realizadas em indivíduos com circunferência a altura do peito (CAP) entre 15-38cm e altura entre 4-12m. Estas parcelas apresentavam características climáticas, topográficas e de solo bastante similares, reduzindo

possíveis diferenças nas condições físicas que podem afetar o processo de sucessão (Pezzini 2008, Madeira et al. 2009). As amostragens foram realizadas no começo da estação chuvosa, em dezembro, quando folhas novas são produzidas, seguidas de coletas em fevereiro e abril, representando, o meio e fim da estação chuvosa, respectivamente.

Amostragens de Insetos Herbívoros e Predadores

O acesso à copa de cada indivíduo foi realizado com auxílio de uma escada regulável de sete metros. Os insetos de vida livre foram amostrados pelo método de batimento da folhagem, que consiste na utilização de um guarda-chuva entomológico, seguindo os padrões propostos por Basset (1999) modificados por Ribeiro e colaboradores (2005). Assim, com a utilização de um bastão de madeira, foram realizadas 10 batidas em 3 ramos por planta (30 batidas por planta). Os ramos amostrados apresentavam tamanhos similares e estavam posicionados em diferentes partes da copa, de forma a homogeneizar os efeitos das diferentes condições micro-climática ao longo do dossel. Os insetos amostrados foram levados para o laboratório, onde foram agrupados em duas guildas (sugadores e mastigadores) (Moran & Southwood 1982), separados em morfoespécies e identificados até o menor nível taxonômico possível. Foram considerados como sugadores os insetos adultos e juvenis da sub-ordem Auchenorrhyncha, Sternorrhyncha e demais Heteroptera herbívoros. Foram considerados como mastigadores os insetos adultos das ordens Coleoptera, Orthoptera e Phasmida, incluindo larvas da ordem Lepidoptera (Borror et al. 2002). Entre os artrópodes predadores, somente os aracnídeos tiveram sua abundância determinada.

Quantificação da herbivoria

Os ramos utilizados para quantificação da herbivoria não foram os mesmos empregados para a amostragem dos insetos de vida livre. Em cada planta, foram etiquetadas e numeradas 40 folhas em ramos diferentes. Como as folhas desta espécie caíam facilmente quando manipuladas e devido à dificuldade de acesso à copa nos indivíduos dos estágios intermediário e tardio, não foi possível acompanhar as taxas de herbivoria nas mesmas folhas ao longo de toda a estação chuvosa. Desta forma, nove das folhas previamente numeradas foram retiradas por indivíduo em cada período de coleta. Para a quantificação da taxa de herbivoria (porcentagem de área foliar perdida), as folhas foram colocadas sobre uma superfície de papel com anteparo de fundo branco e fotografadas (Figura 4). A área foliar total e perdida foram calculadas com o auxílio do software ImageJ (Rasband 2006). Posteriormente, foi calculada a taxa média de herbivoria acumulada por planta. Além disso, as taxas de incremento em herbivoria entre o início e meio da estação e entre o meio e o fim da estação chuvosa também foram calculadas para cada indivíduo, através da subtração da porcentagem de área foliar perdida em um período pelo anterior. Desta forma, foi determinada a atividade de consumo foliar entre os intervalos amostrais. Devido à taxa de expansão da área foliar ser aproximadamente igual à taxa de expansão da área consumida, estimativas da porcentagem perdida não são afetadas pela expansão foliar durante o intervalo amostral (Coley 1980).

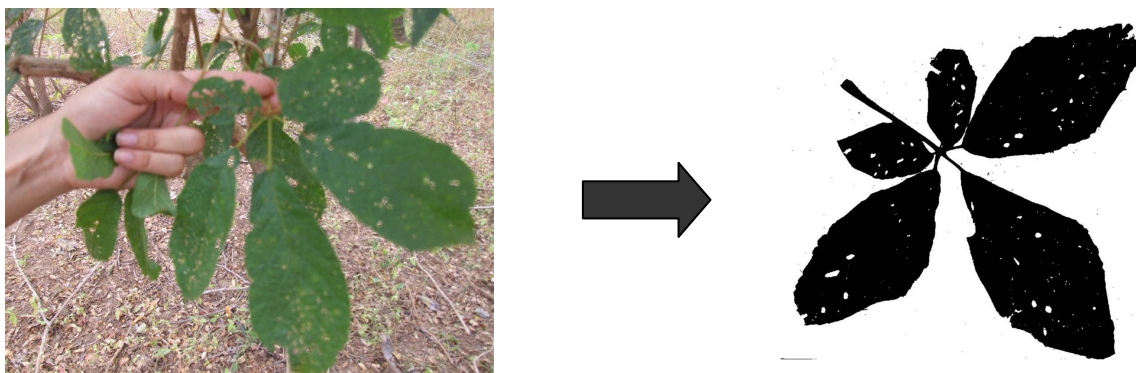


Figura 4. Folhas de *Tabebuia ochracea* fotografadas em superfície de fundo branco e a imagem convertida para preto e branco (bitonal) para o cálculo da porcentagem de área foliar perdida.

2.4 Quantificação Fitoquímica

As nove folhas retiradas por indivíduo a cada período amostral foram armazenadas em embalagem de papel e levadas ao laboratório para extração de compostos fenólicos, taninos e nitrogênio. As folhas foram secas a 70°C por 96 horas e separadas em grupos de três folhas. Posteriormente, cada grupo de folha foi moído e dividido em três réplicas para as análises químicas.

Compostos Fenólicos Totais

Os fenóis totais foram quantificados segundo o método de Folin-Dennis (Swain & Hillis 1959). Os extrato foliares (50mg com 0,5mL de metanol) foram deixados em descanso por 30 minutos e depois centrifugados (10.000 RPM/7). Em seguida, 30μL do extrato sobrenadante foram retirados, adicionados a 0,25mL de reagente de Folin-Ciocalteu e diluídos em 3,6mL de água. Essas amostras foram agitadas e, após 3 minutos, foram adicionadas à mistura de 0,5mL de

Na₂CO₃ (17,5g/ 50mL de água) e 0,75mL de água. Após nova agitação, a solução foi deixada em repouso por 1 hora. Em seguida, a mistura foi levada ao espectrofotômetro, sendo procedida a leitura de absorbância a 725 nm. Foi utilizado como padrão um extrato de 5ml de quercetina (1µg/ mL de metanol) e 5mL de metanol puro como o branco. Dessa forma, foi obtida a quantidade de compostos fenólicos totais em µg por mL de solução.

Concentração de Taninos

Os taninos foram quantificados pelo método de difusão radial (Hagerman 1987). Neste método, o sobrenadante das amostras (50mg com 1mL de metanol), após centrifugação (11.000 RPM/15 minutos) foi aplicado diretamente para a difusão em gel: 20 µL do extrato, adicionados à placa Petri contendo uma mistura de ágar e proteína (albumina bovina). O extrato foi colocado em círculos uniformes de 2,8 mm de diâmetro e equidistantes 1,5cm perfurados na agarose. As placas foram seladas com parafilme e incubadas a 30°C por 96 horas. 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 (para mais detalhes ver Hagerman 1987). Foi utilizado ácido tânico para a construção da curva padrão.

Teor de Nitrogênio

A determinação do nitrogênio total da amostra foi realizada através do método de Kjeldahl (Allen et al. 1974), no qual as amostras foram submetidas a três processos: digestão, destilação e titulação. Foram pesados 0,3 g de folhas secas, embrulhadas em papel de filtro e introduzidas em um tubo de ensaio. A seguir, foram adicionados 20g de catalizador misto (10g de

Se + 10g de CuSO_4) a 1L de H_2SO_4 . Foram colocados 10mL desta solução para cada amostra e levadas ao digestor, onde permaneceram até perderem a coloração. Inicialmente, foi utilizada uma temperatura baixa, que foi elevada em 50°C a cada 15 minutos, até chegar em 350°C . O material permaneceu sob essa temperatura por 2 horas e 30 minutos. Após a digestão, o material permaneceu em repouso até resfriamento, e, então, foi transferido para um balão de 50 ml, sendo o volume completado com água. A destilação foi realizada por 15 minutos após a condensação em alíquotas de 4ml de solução cada, acrescidas de 45 ml de NaOH 50%. A amônia proveniente da destilação foi transferida para um erlenmeyer contendo 10 ml de solução de H_3BO_3 a 2% e 3 gotas de indicador misto (volumes iguais de vermelho metálico 0,66% e de verde de bromocresol 0,33% em etilenoglicol). A solução foi titulada com HCl 0,1N até sua coloração mudar de verde para rosa. Os teores de nitrogênio foram expressos em porcentagem de peso seco.

2.5 Análises Estatísticas

Para verificar o efeito do estágio sucessional sobre a taxa de herbivoria, riqueza e abundância de insetos herbívoros, teor de nitrogênio e a concentração de compostos fenólicos ao longo dos meses de estudo, foram ajustados modelos lineares de efeitos mistos (LME) (Crawley 2002). O modelo é dito misto porque é composto de variáveis explicativas com efeitos fixos e aleatórios. Os efeitos fixos são aquelas variáveis explicativas associadas com a população inteira ou com determinados tratamentos experimentais repetíveis. Estes efeitos influenciam apenas a média da variável resposta e são estimados a partir dos dados. Os efeitos aleatórios são associados com unidades experimentais individuais retiradas ao acaso da população e governam a estrutura de variância-covariância da variável resposta. A coleta de dados de forma repetida nas

mesmas plantas ao longo da amostragem e a autocorrelação temporal das amostragens 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 correlacionados presente neste tipo de desenho amostral. Para contornar este problema, os dados obtidos neste estudo foram agrupados por planta 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 indivíduo (Crawley 2002).

Para responder as duas primeiras perguntas propostas neste estudo, a riqueza e abundância dos insetos herbívoros, abundância de predadores, taxa de herbivoria, teor de nitrogênio e a concentração de compostos secundários foram utilizados como variáveis-resposta no modelo LME. As variáveis explicativas, utilizadas como efeitos fixos, foram o estágio sucessional (inicial, intermediário e tardio), datas de amostragem e a interação data x estágio sucessional, enquanto os grupos resultantes do agrupamento dos dados por planta foram tratados como efeitos aleatórios. Para responder a terceira pergunta proposta, também foram construídos modelos LME. Neste caso, a abundância de predadores, conteúdo de nitrogênio, concentração de fenólicos e das interações entre estes fatores com o estágio sucessional foram usadas como variáveis explicativas e tratadas como efeitos fixos. A abundância e riqueza de herbívoros mastigadores e sugadores e a taxa de incremento em herbivoria foram as variáveis-resposta. Nestes modelos, (um para cada variável-resposta), os dados também foram agrupados por planta e os grupos resultantes foram tratados como efeito aleatório. As variáveis respostas foram transformadas em logaritmo no intuito de obter-se a normalidade dos dados. Todos os modelos foram comparados com o modelo nulo, sendo o modelo mínimo adequado ajustado com a omissão dos termos não significativos e posteriormente junção de termos qualitativos não significativos através de

análises de contraste, a partir do modelo completo. As análises foram realizadas através do software R 2.6.2 (R Development Core Team 2008).

3. RESULTADOS

3.1 Insetos Herbívoros, Predadores e Herbivoria

Foram amostrados 825 insetos herbívoros de vida livre distribuídos em 104 morfoespécies. Destes, 453 indivíduos (60 morfoespécies) eram mastigadores, enquanto 372 indivíduos (44 morfoespécies) eram sugadores. A maioria dos herbívoros foi encontrada no estágio inicial de sucessão: 404 indivíduos (47 morfoespécies), seguido dos estágios intermediário e tardio, com 224 e 195 indivíduos pertencentes a 58 e 45 morfoespécies, respectivamente. De maneira geral, a abundância de herbívoros diminuiu de dezembro (228 indivíduos) para fevereiro (170 indivíduos), mas aumentou em abril (425 indivíduos). Estes resultados são atribuídos principalmente pela abundância do herbívoro *Oedionychus* sp1. (Coleoptera: Chrysomelidae). Entre os insetos mastigadores, as famílias mais representativas pertenceram à ordem Coleoptera: Chrysomelidae (236 indivíduos em 24 morfoespécies) e Curculionidae (61 indivíduos em 14 morfoespécies), seguidas pelos Orthoptera (84 indivíduos em 6 morfoespécies), representados pela família Tettigonidae. *Oedionychus* sp.1 apresentou um total de 150 indivíduos, sendo que 121 destes foram encontrados no estágio inicial de sucessão. Para este estágio, a abundância desta morfoespécie aumentou ao longo da estação chuvosa, dezembro (8 indivíduos), fevereiro (20 indivíduos) e abril (93 indivíduos). Por outro lado, foi observada uma ligeira redução na porcentagem de mastigadores ortopteróides (Orthoptera e

Phasmida) ao longo da estação chuvosa para os estágios intermediário, de 13% para 4%, e tardio, de 41% para 6%, enquanto para o estágio inicial foi observado aumento 14% para 29%. Entre os sugadores, as famílias mais abundantes foram Miridae (87 indivíduos em 5 morfoespécies), Tingidae (57 indivíduos em 8 morfoespécies) e Cicadellidae (38 indivíduos em 4 morfoespécies). A maioria dos sugadores amostrados se encontrava em estágio larval (143 indivíduos). As morfoespécies mais representativas foram distribuídas de forma equitativa, Miridae sp.1 (32 indivíduos), Miridae sp.2 (45 indivíduos), *Rhabdotalebra* sp.1 (Homoptera: Cicadellidae) (30 indivíduos) e *Tingis tecomae* (Hemiptera: Tingidae) (29 indivíduos). Para o estágio inicial, a abundância dos sugadores *Tingis tecomae* (0 para 15 indivíduos) e *Rhabdotalebra* sp.1 (0 para 35 indivíduos) aumentaram ao longo da estação.

A abundância de mastigadores por planta foi maior no estágio inicial que nos estágios intermediário e tardio de sucessão (Tabela 1; Figura 5a). A riqueza de mastigadores também foi maior no estágio inicial quando comparado ao estágio intermediário, atingindo valores ainda menores no estágio tardio de sucessão (Tabela 1; Figura 5b). A abundância e riqueza de mastigadores diminuíram com o decorrer da estação chuvosa, exceto para o estágio inicial. Neste estágio, a abundância e riqueza de mastigadores diminuíram de dezembro para fevereiro, mas aumentaram significativamente em abril. Para os estágios intermediário e tardio, respectivamente, a abundância e riqueza de mastigadores foram maiores em dezembro, seguidas de redução significativa em fevereiro e abril (Tabela 1; Figura 5ab).

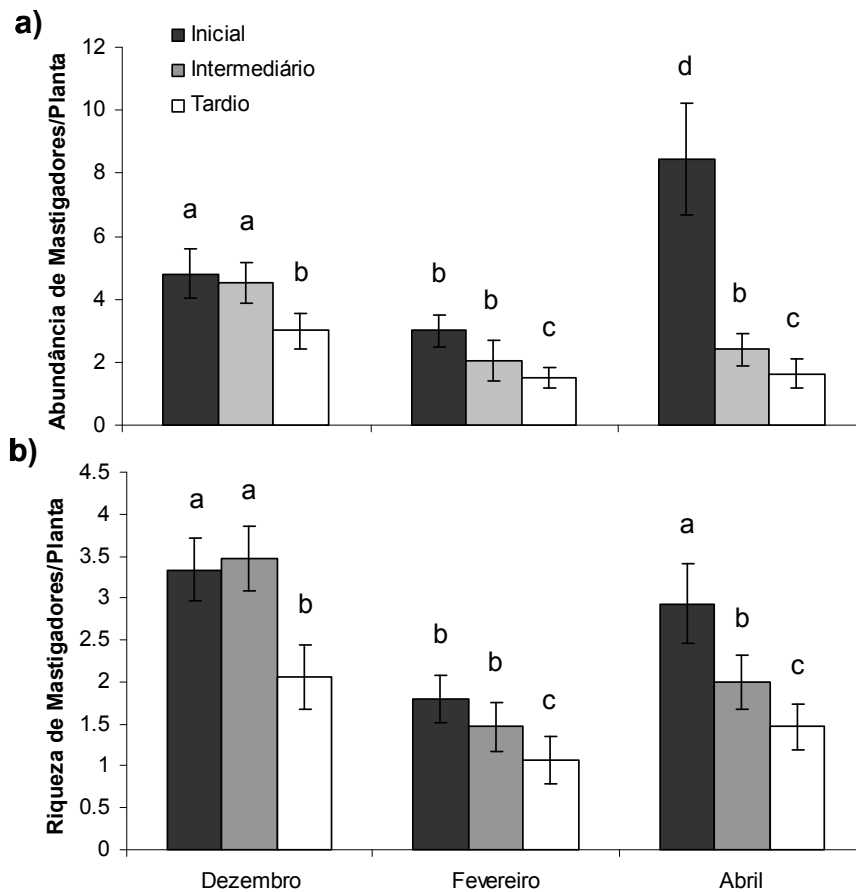


Figura 5. (a) Abundância e (b) riqueza média de insetos mastigadores associados a *Tabebuia ochracea* ao longo da estação chuvosa, em diferentes estágios de sucessão: inicial, intermediário e tardio (n= 45; média \pm EP). Letras diferentes sobre as barras representam médias estatisticamente diferentes.

Para a abundância de sugadores, não houve diferença entre os estágios intermediário e tardio, mas esta foi significativamente maior no estágio inicial (Tabela 1; Figura 6a). Por outro lado, a riqueza de sugadores não diferiu entre os estágios de sucessão (Tabela 1). Não foi observado um padrão claro para a abundância e riqueza de sugadores ao longo da estação chuvosa (Figura 6ab). Para o estágio inicial, foi observado um aumento na abundância e riqueza de sugadores ao longo da estação chuvosa. Já para o estágio intermediário, a abundância de

sugadores não diferiu com o tempo, enquanto a riqueza de sugadores reduziu ao longo da estação chuvosa. Por fim, para o estágio tardio, a abundância de sugadores aumentou, enquanto a riqueza não diferiu com o tempo (Tabela 1; Figura 6ab).

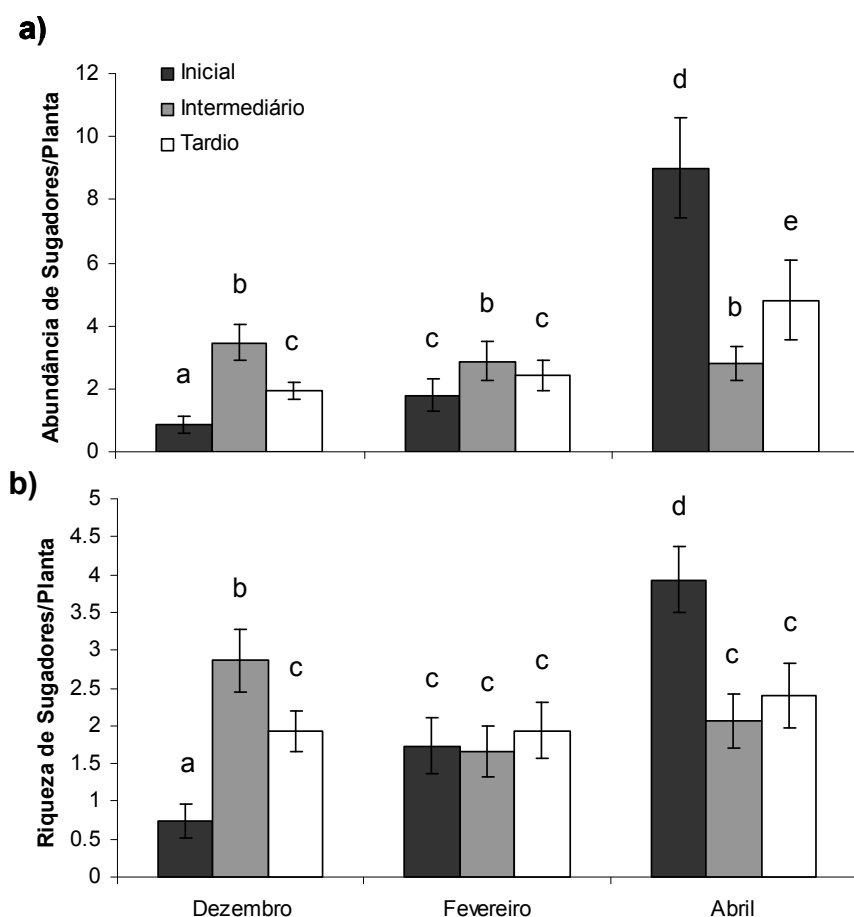


Figura 6. (a) Abundância e (b) riqueza média de insetos sugadores associados a *Tabebuia ochracea* ao longo da estação chuvosa, em diferentes estágios de sucessão: inicial, intermediário e tardio (n= 45; média \pm EP). Letras diferentes sobre as barras representam médias estatisticamente diferentes.

Tabela 1. Modelos lineares de efeitos mistos para comparar a abundância e riqueza de mastigadores e sugadores, abundância de predadores, herbivoria, concentração de fenólicos (µg/mL) e conteúdo de nitrogênio (%) em *Tabebuia ochracea* entre diferentes estágios sucessionais ao longo da estação chuvosa de uma floresta tropical seca, norte de Minas Gerais (n=45).

Variáveis Respostas	Variáveis Explicativas									
	Intercepto		Estágio		Tempo		Estágio x Tempo			
	F	P	F	P	F	P	F	P	P	
Abundância de Mastigadores	179,030	<0,0001	9,892	0,0003*	10,670	0,0001*	3,101	0,0197*		
Riqueza de Mastigadores	274,020	<0,0001	16,979	0,0001*	6,770	0,0028*	1,046	0,3884		
Abundância de Sugadores	181,837	<0,0001	8,062	0,0011*	11,131	0,0001*	6,176	0,0002*		
Riqueza de Sugadores	274,020	<0,0001	0,990	0,3798	6,670	0,002*	8,391	<0,0001*		
Abundância de Predadores	61,701	<0,0001	0,069	0,9334	17,048	<0,0001*	1,844	0,1279		
% de Área Foliar Perdida	431,887	<0,0001	8,898	<0,0001*	156,539	<0,0001*	11,06	<0,0001*		
Incremento em Herbivoria	641,311	<0,0001	13,232	<0,0001*	22,179	<0,0001*	5,485	<0,0001*		
Concentração de Fenólicos	305,757	<0,0001	0,072	0,9305	34,585	<0,0001*	1,713	0,1547		
Conteúdo de Nitrogênio	968,741	<0,0001	22,065	<0,0001*	92,925	<0,0001*	2,511	0,0478*		

*Variáveis retidas nos modelos mínimos adequados (p<0,05).

A abundância de predadores aracnídeos não diferiu entre os estágios de sucessão (Tabela 1). Foi observado um aumento na abundância de aranhas ao longo da estação chuvosa (Tabela 1; Figura 7). Para o estágio inicial, uma menor abundância de predadores foi verificada em dezembro e fevereiro, seguido de um aumento significativo em abril (Figura 7). Porém, para os estágios intermediário e tardio, uma menor abundância foi observada em dezembro, seguido de aumento significativo em fevereiro e abril (Figura 7).

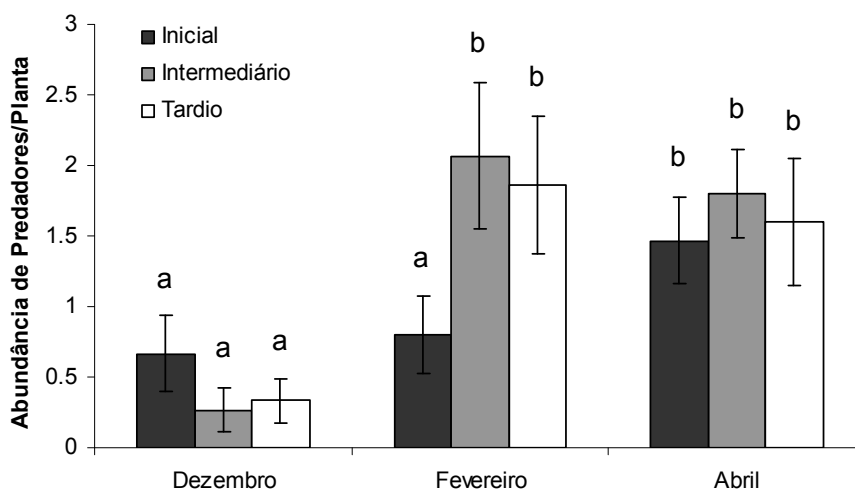


Figura 7. Abundância de predadores aracnídeos associados a *Tabebuia ochracea* ao longo da estação chuvosa, em diferentes estágios de sucessão: inicial, intermediário e tardio (n= 45; média \pm EP). Letras diferentes sobre as barras representam médias estatisticamente diferentes.

As plantas presentes nos estágios intermediário e tardio acumularam maiores taxas de herbivoria, quando comparadas às plantas do estágio inicial (Tabela 1; Figura 8a). Para todos os estágios, foi verificado um aumento da herbivoria acumulada ao longo da estação chuvosa (Tabela 1; Figura 8a). A taxa de incremento em herbivoria diferiu ao longo da estação chuvosa entre os estágios (Tabela 1; Figura 8b). Para o estágio inicial de sucessão, houve um maior incremento em herbivoria no intervalo de fevereiro a abril, enquanto para os estágios

intermediário e tardio, a maior taxa de incremento em herbivoria foi observada no intervalo de dezembro a fevereiro (Figura 8b).

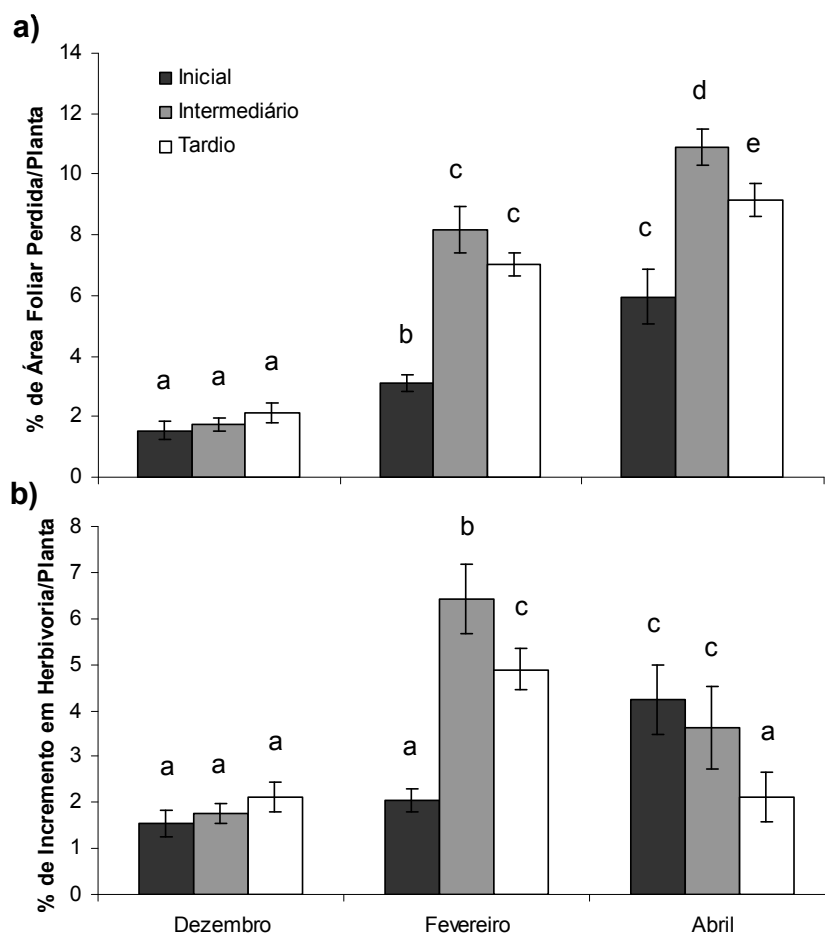


Figura 8. (a) Porcentagem de área foliar perdida e (b) de incremento de herbivoria em *Tabebuia ochracea* ao longo da estação chuvosa, em diferentes estágios de sucessão: inicial, intermediário e tardio (n= 45; média \pm EP). Letras diferentes sobre as barras representam médias estatisticamente diferentes.

3.2 Quantificação Fitoquímica

A concentração de compostos fenólicos não diferiu entre as árvores presentes nos distintos estágios de sucessão (Tabela 1). Entretanto, estes compostos apresentaram um aumento

de concentração ao longo da estação chuvosa (Tabela 1; Figura 9a). De forma geral, todos os estágios apresentaram menor concentração de fenólicos em dezembro, seguido de aumento significativo em fevereiro e abril, apesar de não haver diferença significativa entre estes dois últimos meses (Figura 9a). Não foi detectada a presença de taninos através da metodologia utilizada. O teor de nitrogênio diferiu entre os estágios, sendo maior no estágio tardio que no intermediário, que por sua vez foi maior que o estágio inicial (Tabela 1; Figura 9b). Além disso, a porcentagem de nitrogênio foliar diminuiu significativamente ao longo da estação chuvosa para todos os estágios (Tabela 1; Figura 9b).

3.3 Interações Tri-tróficas

A abundância e riqueza de mastigadores apresentaram relação significativa apenas com o teor de nitrogênio, não variando em função da abundância de predadores aracnídeos ou concentração de compostos fenólicos (Tabela 2). A abundância e riqueza de mastigadores aumentaram com a concentração de nitrogênio de forma mais acentuada para o estágio inicial que nos estágios intermediário e tardio (Figura 10ab). A abundância de sugadores não apresentou relação significativa com nenhuma das variáveis testadas, enquanto a riqueza nesta guilda foi afetada negativamente pela abundância de aranhas. Entretanto, esta interação não foi diferente entre os estágios sucessionais (Tabela 2; Figura 11). O teor de nitrogênio e a concentração de fenólicos afetaram positivamente o incremento na porcentagem de herbivoria (Figura 12ab), mas não houve efeito da abundância de aracnídeos e de insetos herbívoros mastigadores sobre esta variável (Tabela 2). Os efeitos da concentração de fenólicos e nitrogênio sobre a taxa de

incremento em herbivoria variaram entre os estágios sucessionais, sendo mais acentuados para os estágios intermediário e tardio que no estágio inicial.

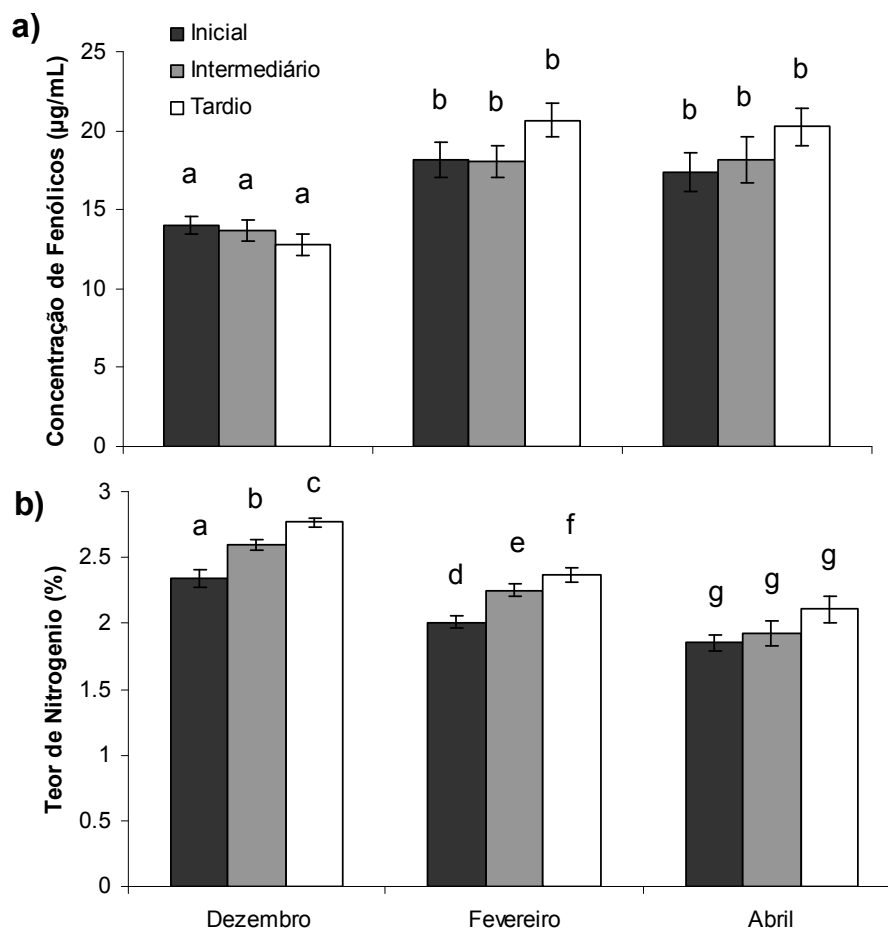


Figura 9. (a) Concentração de compostos fenólicos (µg/mL) e (b) teor de nitrogênio (% de peso seco) em folhas de *Tabebuia ochracea* ao longo as estação chuvosa (dezembro, fevereiro e abril), para os estágios inicial, intermediário e tardio (n=45; média ± EP). Letras diferentes sobre as barras representam médias estatisticamente diferentes.

Tabela 2. Modelos lineares de efeito misto para testar efeitos *top down* e *bottom-up* sobre a abundância e riqueza de mastigadores e sugadores, e incremento de herbivoria em *Tabebuia ochracea* em uma floresta tropical seca no norte de Minas Gerais (n= 45). Nestes modelos, todas as variáveis respostas foram logaritimizadas com intuito de obter-se a normalidade dos dados. Apenas as interações significativas foram representadas nesta tabela.

Variável Resposta	Variável Explicativa	F	P
Abundância de Mastigadores	Intercepto	240,981	<0,0001
	Estágio Sucessional	18,541	<0,0001*
	Abundância de Aranhas	3,716	0,0873
	Teor de Nitrogênio	5,816	0,0181*
	Concentração de Fenólicos	1,544	0,2174
	Estágio Sucessional x Nitrogênio	3,471	0,0356*
Riqueza de Mastigadores	Intercepto	158,615	<0,0001
	Estágio Sucessional	4,858	0,0126*
	Abundância de Aranhas	2,216	0,1402
	Teor de Nitrogênio	14,564	0,0003*
	Concentração de Fenólicos	0,501	0,4808
	Estágio Sucessional x Nitrogênio	11,194	0,001*
Abundância de Sugadores	Intercepto	213,406	<0,0001
	Estágio Sucessional	9,533	0,0004*
	Abundância de Aranhas	2,794	0,0985
	Teor de Nitrogênio	1,176	0,2813
	Concentração de Fenólicos	0,978	0,3256
Riqueza de Sugadores	Intercepto	175,622	<0,0001
	Estágio Sucessional	0,899	0,4145
	Abundância de Aranhas	8,440	0,0047*
	Teor de Nitrogênio	0,607	0,4381
	Concentração de Fenólicos	0,001	0,9689
Incremento em Herbivoria	Intercepto	307,727	<0,0001
	Estágio Sucessional	18,735	<0,0001*
	Abundância de Aranhas	2,121	0,1489
	Teor de Nitrogênio	3,833	0,0535*
	Concentração de Fenólicos	7,086	0,0093*
	Abundância de Mastigadores	0,173	0,6785
	Estágio Sucessional x Nitrogênio	4,577	0,0354*
	Estágio Sucessional x Fenólicos	9,573	0,0027*

*Variáveis retidas nos modelos mínimos adequados (p<0,05).

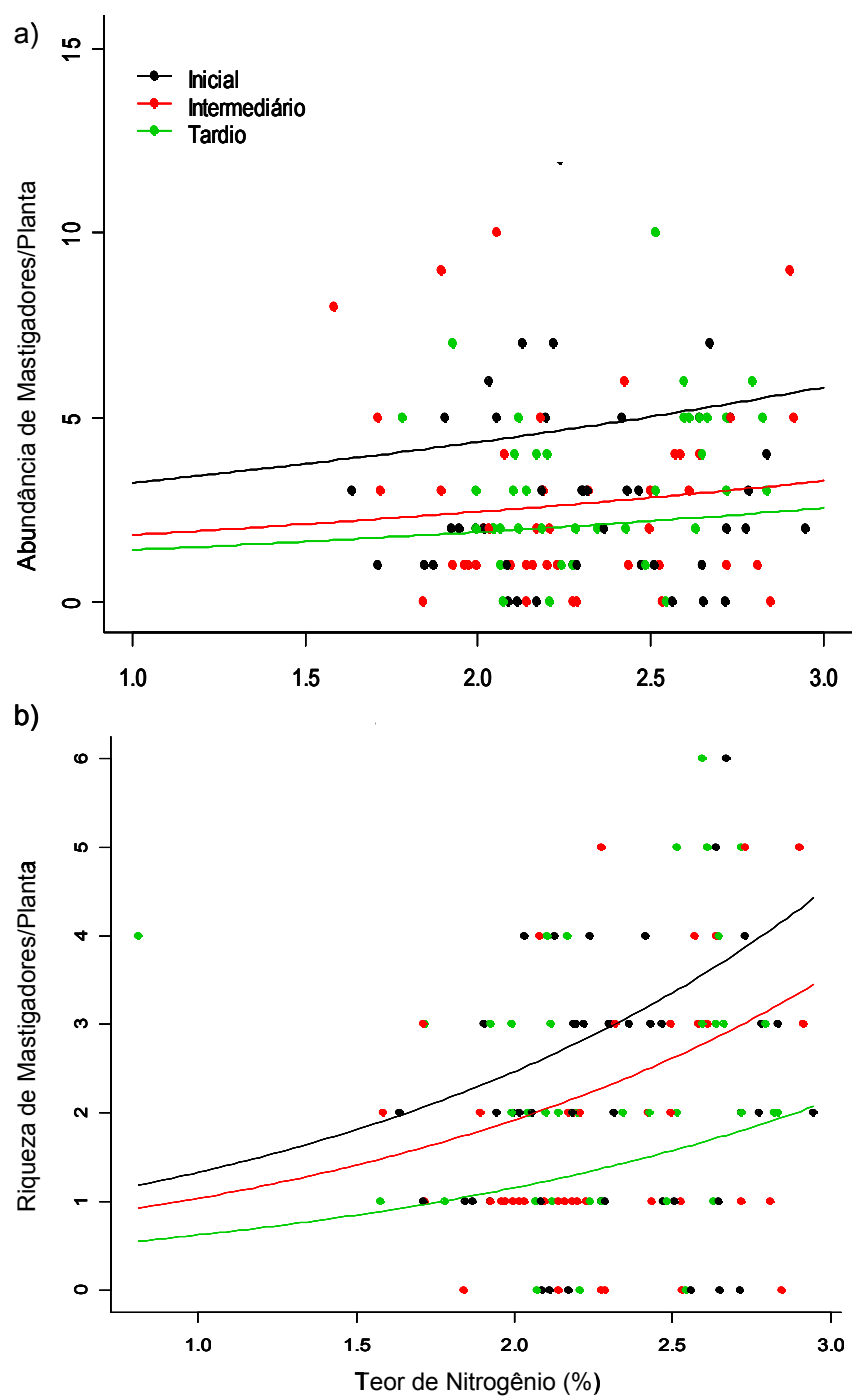


Figura 10. (a) Abundância e (b) riqueza de herbívoros mastigadores em função do conteúdo de nitrogênio foliar (%) em *Tabebuia ochracea* para três estágios de regeneração de uma floresta tropical seca. As curvas foram construídas utilizando-se os parâmetros obtidos através do modelo mínimo adequado, sendo ajustadas para uma função exponencial ($n=45$).

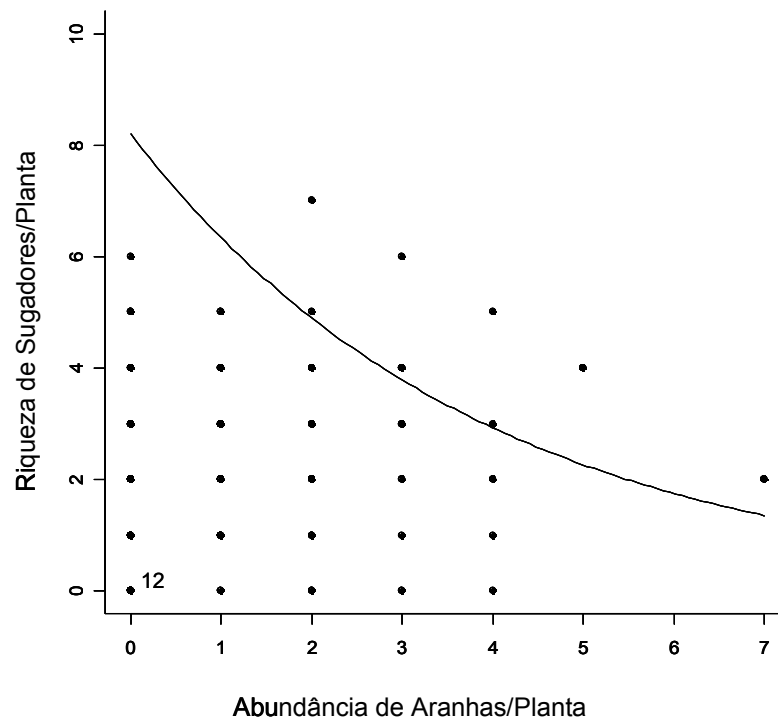


Figura 11. Riqueza de herbívoros sugadores em função da abundância de predadores aracnídeos associados a *Tabebuia ochracea* em uma floresta tropical seca. Devido a ausência na diferença dos sugadores entre os estágios, foi construída apenas uma curva ajustada para função exponencial ($n=45$). O número 12 na figura indica a quantidade de pontos sobrepostos.

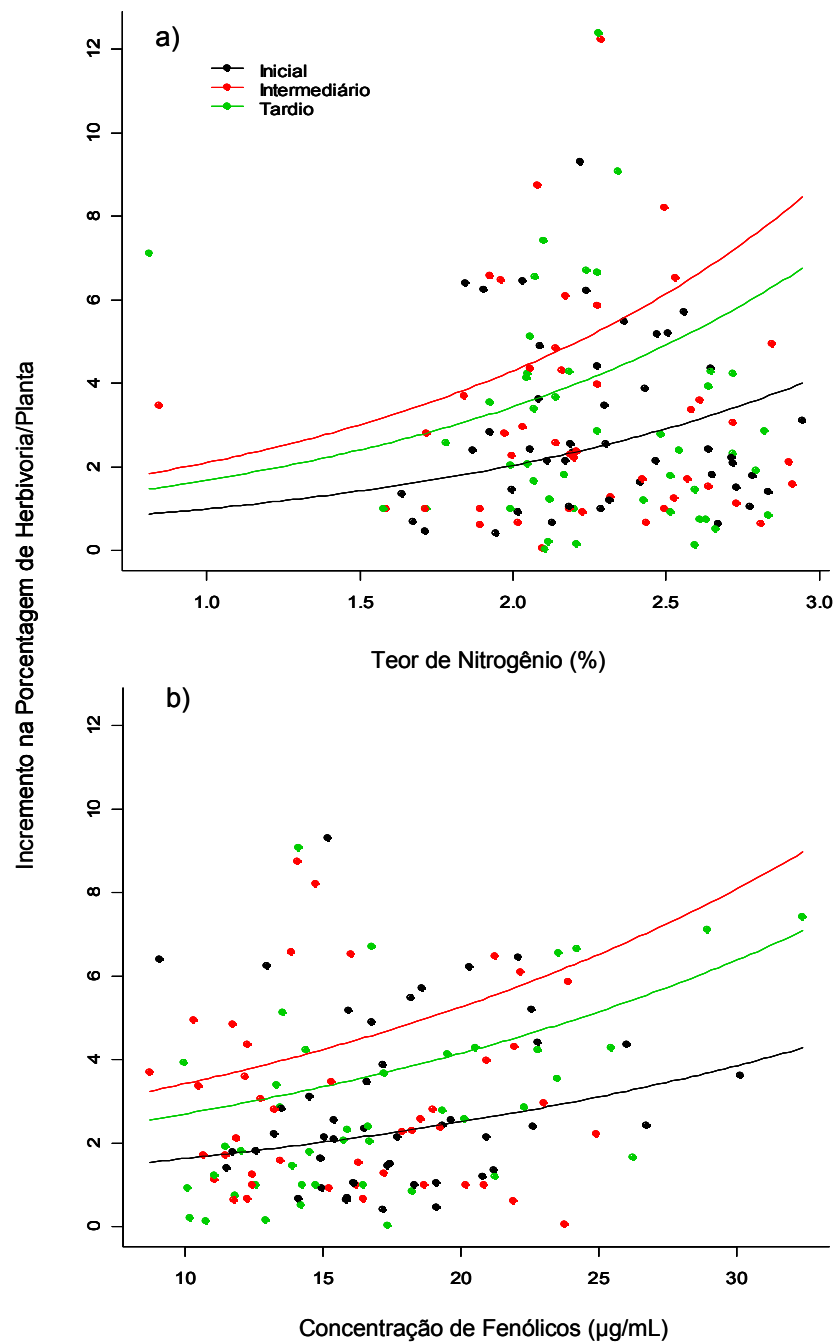


Figura 12. Incremento na porcentagem de herbivoria em função (a) do conteúdo de nitrogênio foliar e (b) da concentração de fenólicos totais em indivíduos de *Tabebuia ochracea* presentes em três estágios de regeneração de uma floresta tropical seca. As curvas foram construídas utilizando-se os parâmetros obtidos através do modelo mínimo adequado, sendo ajustadas para uma função exponencial ($n=45$).

4. DISCUSSÃO

Dentre os insetos herbívoros coletados em *T. ochracea*, a ordem Coleoptera foi dominante, principalmente por herbívoros das famílias Chrysomelidae e Curculionidae. Para os sugadores, as famílias mais abundantes foram Miridae, Tingidae e Cicadellidae. Resultados similares foram encontrados em estudos realizados em florestas tropicais úmidas (Basset et al. 2001, Campos et al. 2006), Cerrado (Varanda & Pais 2006) e FTS (Neves et al. no prelo), utilizando a mesma metodologia de coleta deste estudo. Campos e colaboradores (2006) encontraram uma abundância total de 613 insetos herbívoros pertencentes a 125 morfoespécies, principalmente de Curculionidae, Chrysomelidae e Cicadellidae, em 30 indivíduos de *Anadenanthera macrocarpa* Benth. (Mimosaceae) em diferentes estágios de desenvolvimento. Varanda e Pais (2006) encontraram 1669 insetos herbívoros pertencentes a 125 morfoespécies (principalmente Cicadellidae, Chrysomelidae e Curculionidae) em 30 indivíduos de *Didymopanax vinosum* E. March. (Araliaceae) em três fitofisionomias de Cerrado. Neves e colaboradores (no prelo) encontraram uma abundância de 135 herbívoros distribuídos em 54 morfoespécies (predominantemente Chrysomelidae e Curculionidae) para 32 árvores presentes em uma área de transição entre Cerrado e Mata Seca. Ribeiro (1998) encontrou cerca de 22 morfoespécies de herbívoros associados a *T. ochracea* em cerrado, destes 10 eram mastigadores, principalmente *Oedionychus* spp., enquanto 6 eram sugadores, compostos principalmente por *Rhabdotalebra* spp. e *T. tecomae*. Estes estudos, assim como no presente trabalho, encontraram um pequeno número de espécies de grande abundância e grande riqueza de espécies relativamente raras, o que é comum para insetos herbívoros em regiões tropicais (Price et al. 1995, Ribeiro 1998, Varanda & Pais 2006).

No gradiente sucessional estudado no PEMS, não foi observado um aumento da diversidade de herbívoros em estágios mais avançados de sucessão. Vários estudos já mostraram um aumento da abundância e riqueza de insetos herbívoros com a complexidade estrutural do habitat (Ernest 1989, Corbet 1995, Lewinsohn et al. 2005, Vehviläinen et al. 2007, Jactel & Brockerhoff 2007), relacionado a uma maior variedade de nichos em ambientes mais complexos (Brown & Ewel 1987, Martinko et al. 2006, Vehviläinen et al. 2007, Axmacher et al. 2009). Apesar de um aumento de até 92 vezes na complexidade estrutural (índice de complexidade de Holdridge) nas parcelas em estágio inicial para as parcelas em estágio tardio no PEMS (Madeira et al. 2009), uma maior abundância de mastigadores e sugadores e riqueza de mastigadores foram encontradas em árvores presentes no estágio inicial. É possível que este resultado se deva ao menor tamanho das plantas amostradas nestes habitats. Os indivíduos de *T. ochracea* amostrados no estágio inicial apresentavam menor tamanho ($4,0 \pm 0,15\text{m}$) que as dos estágios intermediário ($7,1 \pm 0,50\text{m}$) e tardio ($8,12 \pm 0,65\text{m}$). Assim, a densidade de herbívoros é provavelmente maior em árvores do estágio inicial, devido à sua menor área total comparada às árvores dos estágios mais avançados. Boege (2005), em estudo realizado em FTS com a planta hospedeira *Caeseria nitidia* (L.) Jacq. (Salicaceae), encontrou uma densidade de mastigadores cerca de três vezes maior nas plantas de menor tamanho. Além disso, Edwards-Jones e Brown (1993) encontraram maior diversidade de herbívoros em estágios iniciais de sucessão em florestas temperadas, com predominância das famílias Curculionidae e Cicadellidae. Estes autores atribuíram este resultado ao fato de que uma menor fração da planta hospedeira é amostrada no estágio tardio, enquanto quase toda a copa da planta é amostrada nos estágios iniciais de sucessão. Desta forma, é provável que mudanças no tamanho e arquitetura da planta hospedeira ao longo da sucessão sejam mais importantes para a diversidade de herbívoros que a complexidade estrutural do hábitat circundante. Uma determinação mais acurada das variações na diversidade de herbívoros em

gradientes sucessionais pode ser possível com uma quantificação da densidade de insetos por planta ou ajustes metodológicos no esforço amostral em plantas de diferentes tamanhos.

A maior diversidade de insetos em estágios iniciais de sucessão não foi devido a uma menor pressão de predação por aranhas nestes ambientes, uma vez que a abundância destes predadores não diferiu entre habitats. Estudos anteriores mostraram um aumento na abundância de inimigos naturais invertebrados com o aumento da complexidade do habitat, devido a uma maior disponibilidade de presas, micro-clima mais favorável e presença de recursos alternativos (Corbet 1995, Siemann et al. 1999, Langellotto & Denno 2004, Sperber et al. 2004; mas veja Sanders et al. 2008). Este padrão não foi observado neste estudo, provavelmente porque a abundância de aranhas é mais fortemente dependente da disponibilidade de presas, uma vez que estes organismos são predadores que não utilizam recursos alternativos (Hurd & Fagan 1992). De fato, a variação na abundância de aranhas entre estágios foi bastante similar à observada para os insetos sugadores. É provável que estes organismos sejam presas de captura mais fácil, devido ao hábito sedentário, com menor mobilidade e longo tempo de alimentação (de minutos a horas) (Delabie 2001, Styrsky & Eubanks 2007). Segundo Del Claro (1995), aranhas são os principais inimigos naturais do homóptero *Guayaquila xiphias* (Homoptera: Membracidae). Por outro lado, mastigadores apresentam maior mobilidade, o que pode facilitar a fuga de predadores aracnídeos nesta guilda. Apesar de não haver efeito aparente das aranhas sobre a abundância de insetos, a riqueza de sugadores foi negativamente afetada pela abundância destes predadores nos indivíduos de *T. ochracea* (veja Figura 11). Desta forma, a força do efeito *top down* sobre a diversidade de herbívoros é mediada pela identidade do predador ou presa e, possivelmente, outros inimigos naturais (aves e parasitóides) podem ser mais importantes no controle de herbívoros mastigadores neste sistema.

A taxa de herbivoria acumulada encontrada nas florestas do PEMS (9,03%, considerando todos os estágios) se aproxima da observada em estudos realizados em outras FTS e no Cerrado, alguns incluindo *T. ochracea*. Moreira e colaboradores (no prelo), em estudo realizado no próprio PEMS, verificaram maior porcentagem de herbivoria em *T. ochracea* presentes no estágio tardio ($18,48 \pm 2,32\%$) quando comparadas a árvores do estágio inicial de sucessão ($10,77 \pm 0,83\%$). Em um estudo realizado em FTS em Chamela, México, Filip e colaboradores (1995) encontraram cerca de 17% de área foliar perdida para um grupo de 10 plantas arbóreas. Boege (2004) encontrou uma taxa de herbivoria próxima de 17% para *Croton pseudoniveus* Lundell (Euphorbiaceae), 15% para *Piper stipulaceum* Opiz. (Piperaceae) e 12% para *Bursera instabilis* McVaugh & Rzedowski (Burseraceae). Também Boege (2005) verificou uma taxa de herbivoria próxima a 11% para indivíduos reprodutivos e 8% para indivíduos jovens de *C. nitida*. Em uma FTS em Palo verde, Costa Rica, Dirzo e Dominguez (1995) observaram uma perda de área foliar média variando de 6-12% para cerca de 70% das plantas estudadas. Para o Cerrado, Marquis e colaboradores (2001) encontraram uma taxa média anual de herbivoria de 6,6% para 25 espécies de plantas. Ribeiro e Brown (1999) encontraram variação entre 10 e 15% de perda de área foliar em indivíduos de *T. ochracea*, enquanto Ribeiro e Brown (2006) registraram cerca de 10% de herbivoria para plântulas desta espécie. Estes valores se encontram próximos da taxa média de herbivoria observada em ambientes tropicais, de aproximadamente 11% (Coley & Barone 1996).

As maiores taxas de herbivoria não foram registradas no estágio inicial, onde a maior abundância de herbívoros foi encontrada. Diversos autores também não encontraram relação entre a diversidade de herbívoros e a área foliar perdida (Ernest 1989, Campos et al. 2006, Varanda & Pais 2006). Desta forma, outros fatores estão envolvidos na alta taxa de consumo foliar dos herbívoros nos estágios intermediário e tardio. É possível que o aumento da interligação entre as copas das árvores no dossel possa facilitar a dispersão de diferentes espécies

de insetos generalistas. Um dossel contínuo e heterogêneo facilitaria o encontro de recursos, principalmente por herbívoros da família Crysomelidade, que respondem efetivamente a uma maior disponibilidade de folhas novas (Neves 2005, Campos et al. 2006). Isso poderia explicar a taxa de herbivoria ligeiramente maior no estágio intermediário, onde a presença de lianas em grande abundância aumenta a conectividade do dossel (Madeira et al. 2009).

Alternativamente, as maiores taxas de herbivoria em estágios mais avançados de sucessão podem estar relacionados à maior palatabilidade das folhas. Nos estágios intermediário e tardio, o conteúdo de nitrogênio foliar foi maior, enquanto a concentração de fenólicos não variou significativamente entre os estágios. Em estudo realizado em uma cronossequência de florestas tropicais úmidas, Gruner e colaboradores (2003) encontraram maiores teores de nitrogênio foliar em florestas em estágios intermediários. Pais e Varanda (2003) encontraram maiores valores de nitrogênio para indivíduos de *D. vinosum* presentes no cerradão em comparação com o cerrado *sensu stricto*, que apresentava maiores valores que o campo cerrado. Esta variação espacial no teor de nitrogênio foliar pode ser reflexo de uma limitação de nutrientes nos estágios iniciais de sucessão, decorrente do uso prévio de utilização da terra, queimadas e implantação de pasto. Segundo Pezzini (2008), em estudo realizado nas mesmas parcelas no PEMS, solos do estágio tardio apresentam maior disponibilidade de nutrientes, dentre eles nitrogênio, o que pode afetar a qualidade da planta para herbívoros (Mattson 1980, Coley et al. 1985).

Os efeitos do conteúdo de nitrogênio sobre o incremento na porcentagem de herbivoria em estágios mais avançados são reforçados pela relação positiva entre estas duas variáveis em indivíduos de *T. ochracea*. Desta forma, as altas taxas de herbivoria nos estágios intermediário e tardio podem ser ocasionadas por poucas espécies que se alimentam intensamente. Por outro lado, as baixas taxas de herbivoria para o estágio inicial seriam provocadas por muitos herbívoros que toleram menores concentrações de nutrientes. Cates e Orians (1975), verificaram que plantas

perenes apresentavam fauna herbívora associada ao estágio inicial mais generalista em relação ao estágio tardio de sucessão. Entretanto, Coley (1980) observou maiores herbivoria em plantas de estágio inicial ocasionada por poucas espécies especialistas. Apesar de não haver efeito aparente do conteúdo de nitrogênio foliar sobre insetos sugadores, a riqueza e abundância de mastigadores foram positivamente afetadas pelo teor de nitrogênio nos indivíduos de *T. ochracea*. Para mastigadores, tanto o nitrogênio presente em proteínas imóveis quanto em aminoácidos livres podem ser utilizados como recurso, enquanto para sugadores, apenas aminoácidos em solução que estão fisicamente móveis são acessíveis (Cockfield 1988), o que pode limitar o nitrogênio disponível para esta guilda. Alguns estudos detectaram forte relação entre nitrogênio foliar e a densidade de artrópodes (Mattson 1980, Gruner et al. 2003, Stiling & Moon 2005) e também verificaram efeitos positivos do conteúdo de nitrogênio sobre a taxa de crescimento larval para diversas ordens de insetos (Slansky & Feeny 1977). Assim, a determinação da preferência alimentar varia entre as guildas analisadas e é altamente dependente da qualidade da planta (Cates & Orians 1975, Coley 1983, Mattson 1980, Cockfield 1988), uma vez que as maiores taxas de consumo foliar foram registradas em estágios avançados de sucessão.

Apesar das maiores taxas de herbivoria registradas nos estágios avançados de sucessão, não foram observadas alterações na concentração de compostos fenólicos entre os estágios sucessionais. Desta maneira, é possível que estes compostos não tenham um efeito de defesa foliar contra os herbívoros presentes nos estágios sucessionais avançados, uma vez que foi observada relação positiva entre o incremento na porcentagem de herbivoria e a concentração de fenólicos para os indivíduos de todos os estágios sucessionais. Apesar dos compostos fenólicos serem conhecidos principalmente pela redução na digestibilidade da folhagem, seus efeitos dependem especificamente da resposta de cada espécie de herbívoro e do tipo de fenólico produzido (Close & MacArthur 2002). Para *T. ochracea*, os fenólicos produzidos não estão

relacionados à precipitação de proteínas no trato digestório de herbívoros, uma vez que não foram detectados taninos. É possível que as maiores concentrações destes compostos em plantas mais atacadas por herbívoros seja uma defesa induzida após a injúria provocada pelo herbívoro. Segundo Boege (2004), a herbivoria no início da estação de crescimento pode reduzir a taxa de consumo foliar no final da estação chuvosa, devido à indução de defesas químicas, dentre eles compostos fenólicos, que permitem maximizar o uso de fotossintatos para o crescimento durante o resto da estação. Outros estudos recentes também demonstraram a produção de fenólicos como resposta à herbivoria. Izaguirre e colaboradores (2007) observaram que fatores como luz ultravioleta-B e herbivoria induzem a produção de fenólicos como rutina e ácido clorogênico em *Nicotiana* spp. Roitto e colaboradores (2008) verificaram um acúmulo induzido de fenólicos em *Pinus sylvestris* L. em resposta a injúria e desfoliação sofrida anteriormente. Em *T. ochracea*, a presença de defesas químicas induzidas deve ser avaliada através de manipulações experimentais, para uma melhor elucidação dos mecanismos de defesa operantes em FTS.

Finalmente, a menor herbivoria no estágio de sucessão inicial pode ser devido a um escape de herbivoria no tempo (Feeny 1976, Aide 1992). Brandão (2008), em um trabalho realizado na mesma área de estudo, verificou que *T. ochracea* apresenta comportamento fenológico distinto entre os estágios, iniciando a produção de folhas no estágio inicial em outubro. Já nos estágios intermediário e tardio, o mesmo evento foi observado em novembro. Desta maneira, a emissão precoce de folhas novas pelos indivíduos de *T. ochracea* no estágio inicial em relação aos mais avançados pode favorecer um escape em herbivoria no tempo (Feeny 1976, Aide 1992). Sloan e colaboradores (2006) verificaram que a espécie *Plumeria alba*, presente em uma FTS em Porto Rico, apresenta ajuste fenológico com o pico de emissão de folhas novas em períodos de baixa probabilidade de herbivoria, ou seja, antes do início da estação chuvosa. Estes resultados corroboram outros estudos que encontraram maiores taxas de

herbivoria nos estágios mais avançados de sucessão. Ernest (1989) encontrou maiores taxas de herbivoria em florestas maduras e atribuíram este resultado a uma taxa diferencial de expansão foliar de *Pentagonia donnell-smithii* Standl (Rubiaceae) entre estágios, uma vez que indivíduos de estágios iniciais de sucessão expandiram suas folhas mais rapidamente. Assim, padrões fenológicos distintos entre os estágios sucessionais do PEMS podem explicar a baixa taxa de acumulada no estágio inicial em relação aos demais.

A diversidade de herbívoros, de forma geral, foi maior no mês de abril, principalmente devido ao aumento observado no estágio inicial dos herbívoros mastigadores (*Oedionychus* sp.1) e sugadores (*T. tecomae* e *Rhabdotalebra* sp.1). Em estudo realizado com *T. ochracea* em Cerrado, Ribeiro (1998) encontrou resultado semelhante em que os gêneros *Rhabdotalebra* e *Oedionychus* foram dominantes. Segundo Ribeiro e colaboradores (1994) é comum a presença do gênero *Rhabdotalebra* em folhas maduras e completamente expandidas de *T. ochracea*, uma vez que estas folhas apresentam menores densidade de tricomas, o que pode facilitar portanto, a locomoção e alimentação deste herbívoro nas folhas maduras presentes no final da estação chuvosa.

Os estágios intermediário e tardio apresentaram uma redução na abundância de mastigadores ao longo da estação chuvosa, sendo estes resultados semelhantes aos encontrados por Janzen (1981) em uma FTS na Costa Rica, que registrou um pico de insetos desfoliadores na primeira metade da estação chuvosa. Ribeiro e Pimenta (1991) demonstraram que a abundância de insetos herbívoros em *T. ochracea* no Cerrado está intimamente associada a sua fenologia, havendo pico de insetos herbívoros em períodos de abundância de folhas. Estes autores encontraram um predomínio de sugadores até o período de transição de folhas jovens-maduras, cerca de 2 meses após surgimento das folhas. Entretanto, ao contrário do observado na FTS estudada aqui, insetos mastigadores mantiveram-se em baixos níveis, independentemente da

idade da folha. Em FTS a redução significativa do teor de nitrogênio foliar ao longo da estação chuvosa pode contribuir para a redução de herbívoros mastigadores. Além disso, plantas presentes nestes ambientes investem principalmente em defesas qualitativas, como uma provável defesa induzida, o que pode favorecer a presença dominante de herbívoros especialistas no final da estação chuvosa.

Foi verificado um aumento da porcentagem de área foliar perdida ao longo da estação chuvosa para todos os estágios sucessionais. Entretanto, o padrão temporal de incremento em herbivoria diferiu entre os estágios, com maiores taxas para o estágio inicial entre fevereiro e abril e para os estágios intermediário e tardio no intervalo entre dezembro e fevereiro. No estágio inicial, a maior herbivoria ocorreu no período em que as folhas apresentaram baixa qualidade nutricional. Um baixo suprimento de nitrogênio pela planta hospedeira pode resultar em aumento da taxa de consumo e/ou prolongados períodos de alimentação, digestão e desenvolvimento de herbívoros (Mattson 1980). A taxa de incremento em herbivoria neste estágio não está relacionada à maior abundância de herbívoros encontrada neste período, mas provavelmente à sua composição (Veja Tabela 2). Neste estágio, houve um aumento na abundância de ortopteróides ao longo da estação chuvosa, principalmente entre fevereiro e abril, sendo que o contrário foi observado para os estágios intermediário e tardio. Grandes insetos mastigadores com fortes mandíbulas, tais como orthopteros e phasmideos, podem ser capazes de cortar a folhagem mais dura (Novotny et al. 2003). Outro padrão relevante é o aumento da abundância de sugadores (*T. tecomae* e *Rhabdotalebra* sp.1) e do mastigador (*Oedionychus* sp.1) ao longo da estação chuvosa para o estágio inicial de sucessão. Sugadores também são capazes de inserir seus estiletes e alimentarem de folhas velhas, sobrepujando a dureza foliar (Novotny et al. 2003). Desta forma, as maiores taxas de consumo foliar registradas no final da estação chuvosa para o

estágio inicial de sucessão pode estar relacionado a alterações na composição da comunidade de herbívoros presentes neste período.

No caso dos estágios mais avançados, fatores que contribuíram para redução nas taxas de incremento em herbivoria foram a diminuição do conteúdo de nitrogênio e o aumento da concentração de fenólicos ao longo da estação chuvosa. Apesar do aumento da abundância de aranhas com o decorrer da estação, estas não apresentaram relação com a taxa de incremento em herbivoria (ver Tabela 2). Estudos em outras FTS apresentaram o mesmo padrão (Filip et al. 1995, Boege 2004, Boege 2005) e o pico na atividade de herbivoria registrado na primeira metade da estação chuvosa é geralmente atribuído à qualidade da planta hospedeira (Janzen & Waterman 1984, Dirzo & Dominguez 1995, Filip et al. 1995). Além do mais, vários estudos verificaram uma redução do conteúdo de nitrogênio (Coley 1983, Coley & Barone 1996, Cornelissen & Fernandes 2001, Pais & Varanda 2003) e aumento da concentração de fenólicos em função da idade foliar (Rhoades 1979, Loyola & Fernandes 1993, Coley & Barone 1996, Covelo & Gallardo 2001). Folhas jovens tendem a apresentarem maior conteúdo de água, nitrogênio e proteínas solúveis e são menos duras que folhas maduras (Coley 1983, Janzen & Waterman 1984, Filip et al. 1995, Pais & Varanda 2003). Tais características as tornam mais palatáveis para artrópodes herbívoros (Mattson 1980, Cockfield 1988, Coley & Barone 1996). Em um estudo realizado em *T. ochracea* no cerrado brasileiro, Ribeiro e colaboradores (1994) não observaram diferenças na herbivoria foliar acumulada entre folhas jovens e maduras, sugerindo, portanto, que as maiores taxas de herbivoria ocorrem quando as folhas estão ainda em período de expansão. Assim, características químicas foliares podem ser um dos fatores relevantes para a redução da taxa de incremento em herbivoria nos estágios intermediário e tardio ao longo da estação chuvosa.

5. CONCLUSÃO

Este é um dos primeiros estudos a investigar padrões de herbivoria ao longo de um gradiente sucessional em FTS no Brasil. Além de contribuir para conhecimentos básicos para estes ecossistemas, os resultados aqui encontrados podem ajudar a preencher lacunas sobre o conhecimento dos fatores ecológicos envolvidos na regeneração natural das FTS. Apesar da repetição das amostragens por pelo menos mais um ano ser necessária para confirmação dos padrões observados, estes resultados corroboram outros estudos realizados em FTS no México e Costa Rica.

A abundância de aranhas pode ter um efeito controlador sobre insetos sugadores, mas aparentemente não afeta a diversidade de herbívoros mastigadores neste sistema. Entretanto, estudos com a exclusão experimental, incluindo parasitóides e outros predadores, como aves, são fundamentais para determinação da intensidade do controle “*top-down*” dos herbívoros em *T. ochracea*. Certamente, a qualidade da planta hospedeira afeta suas taxas de herbivoria, mas a diversidade de herbívoros não pode ser explicada apenas pela composição química foliar. Os estágios intermediário e tardio apresentaram resultados mais semelhantes entre si quando comparados ao inicial, provavelmente, devido às alterações tornarem-se menos abruptas ao longo do processo de sucessão ecológica. Estudos futuros se fazem necessários para verificar o efeito da herbivoria no sucesso reprodutivo desta espécie e suas possíveis consequências para a regeneração natural das FTS's.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agrawal AA (2005) Future directions in the study of induced plant responses to herbivory. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 115:97-105.
- Aide AM (1992) Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24(4):532-537.
- 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.
- Arroyo Mora JP, Sánchez-Azofeifa GA, Rivard B, Calvo J (2005) Quantifying successional stages of tropical dry forests using Landsat ETM+. *Biotropica* 37:497-507.
- Axmacher JC, Brehm G, Hemp A, Tünte H, Lyaruu HVM, Müller-Hohenstein K, Fiedler K (2009) Determinants of diversity in afrotropical herbivorous insects (Lepidoptera: Geometridae): plant diversity, vegetation structure or abiotic factors? *Journal of Biogeography* 36:337–349.
- Basset Y (1999) Diversity and abundance of insect herbivores collected on *Castanopsis acuminatissima* (Fabaceae) in New Guinea: relationships with leaf production and surrounding vegetation. *European Journal of Entomology* 96:381-391.
- Basset Y, Aberlenc HP, Barrios H, Curletti G, Berenger JM, Vesco JP, Causse P, Haug A, Hennion AS, Lesobre L, Marques 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, Novotny V, Miller SE, Kitching RL (2003) Arthropods of tropical forests: Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge University Press, Cambridge.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006) Ecology: From individuals to ecosystems. 4th ed. Oxford, Blackwell.
- 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.
- Borror DJ, Triplehorn CA, Johnson NF (2002) An introduction to the study of insects. Orlando, Saunders College Publing.
- Brandão DO (2008). Influência da precipitação, temperatura e do estágio sucessiona na fenologia vegetativa de uma floresta tropical seca. Monografia em Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Montes Claros, Minas Gerais.
- Brown BJ, Ewel JJ (1987) Herbivory in complex and simple tropical successional ecosystems. *Ecology* 68(1):108-116.
- Bryant JP, Chapin III FS, Klein DR (1983) Carbon/Nutrient Balance of Boreal Plants in Relation to Vertebrate Herbivory. *Oikos* 40:357-368.
- Campos RL, Vasconcelos HL, Ribeiro SP, Neves FS, Soares JP (2006) Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. *Ecography* 29:442-450.
- Cates RG, Oriens GH (1975) Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology* 56:410-418.
- Close DC, McArthur C (2002) Rethinking the role of many plant phenolics – protection from photodamage not herbivores? *Oikos* 199:66-172.

- 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 (1980) Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature* 284:545-546.
- Coley PD (1983) Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53(2):209-234.
- Coley PD, Bryant JP, Chapin III FS (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.
- Corbet SA (1995) Insects, plants and succession: advantages of long-term set-aside. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 53(3):201-217.
- Cornelissen TG, Fernandes GW (2001) Induced defenses in the Neotropical tree *Bauhinia brevipes* to herbivory: effects of damage induced changes on leaf quality and insect herbivore attack. *Trees* 15:236-241.
- Covelo F, Gallardo A (2001) Temporal variation in total leaf phenolics concentration of *Quercus robur* in forested and harvested stands in northwestern Spain. *Canadian Journal of Botany* 79:1262-1269.
- Crawley MJ (1997) The structure of plant communities. In: Crawley (ed) *Plant Ecology*. Oxford: Blackwell Science, pp 475-531.
- Crawley M (2002) *Statistical computing: An introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons Inc., Baffins Lane.
- Danks HV (2002) Modification of adverse conditions by insects. *Oikos* 99:10-24.

- Davidson DW (1993) The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos* 68:23-35.
- Delabie JHC (2001) Trophobiosis between formicidae and hemiptera (sternorrhyncha and auchenorrhyncha): an overview. *Neotropical Entomology* 30(4):501-516.
- Del-Claro K (1995) Ecologia da interação entre formigas e *Guayaquila xiphias* (Homoptera: Membracidae) em *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo.
- 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, pp304-309.
- Edwards-Jones G, Brown VK (1993) Successional trends in insect herbivore population densities: a field test of a hypothesis. *Oikos* 66(3):463-471.
- Ernest KA (1989) Insect herbivory on a tropical understory tree: effects of leaf age and habitat. *Biotropica* 21 (3):194-199.
- Feeny P (1976) Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry* 10:1-40.
- 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.
- Gentry AH (1992) Bignoniaceae – Part II (Tribe Tecomeae). *Flora Neotropica*, Monograph 25(II). New York Botanical Garden, New York.
- Grose SO, Olmstead RG (2007) Taxonomic revisions in the polyphyletic genus *Tabebuia* s.l. (Bignoniaceae). *Systematic Botany* 32(3):660–670.

- Gruner DS, Polhemus DA (2003) Arthropod assemblages across a long chronosequence in the Hawaiian island. 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, pp135-145.
- Hagerman AE (1987) Radial diffusion method for determining tannin in plant extracts. *Journal of Chemical Ecology* 13: 437–449.
- Harms DA, Mattson WJ (1992) The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67:283-335.
- Hurd LE, Fagan WF (1992) Cursorial spiders and succession: age or habitat structure? *Oecologia* 92:215-221.
- IEF - Instituto Estadual de Florestas (2000) Parecer técnico para a criação do Parque Estadual da Mata Seca. Relatório técnico, Belo Horizonte, Minas Gerais.
- Izaguirre MM, Mazza CA, Svatos A, Baldwin IT, Ballare CL (2007) Solar ultraviolet-B radiation and insect herbivory trigger partially overlapping phenolic responses in *Nicotiana attenuata* and *Nicotiana longiflora*. *Annals of Botany* 99:103-109.
- Jactel H, Brockerhoff EG (2007) Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* 10(9):835-848.
- 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.

- Kalácska M, Sanchez-Azofeifa GA, Calvo-Alvarado JC, Quesada M, Rivard B, Janzen DH (2004) Species composition, similarity and diversity in three successional stages of seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 200:227-247.
- Kalácska MER, Sánchez-Azofeifa GA, Calvo-Alvarado JC, Rivard B, Quesada M (2005) Effects of season and successional stage on leaf area index and spectral vegetation indices in three Mesoamerican tropical dry forests. *Biotropica* 37:486-496.
- Karban R, Baldwin IT (1997) *Induced responses to herbivory*. University of Chicago Press, Chicago.
- Langellotto GA, Denno RF (2004) Response of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: A meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139:1–10.
- Lewinsohn TM, Novotny V, Basset Y (2005) Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36:597-620.
- Lerps J, Novotny V, Basset Y (2001) Habitat and successional status of plants in relation to the communities of their leaf-chewing herbivores in Papua New Guinea. *The Journal of Ecology* 89(2):186-199.
- Lorenzi H (1992) *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Nova Odessa: Plantarum.
- Loyola RJR, Fernandes GW (1993) Herbivoria em *kielmeyra coriacea* (Guttiferae): efeitos da idade da planta, desenvolvimento e aspectos qualitativos de folhas. *Revista Brasileira de Biologia* 53:295-304.
- Madeira BG, Espírito-Santo MM, D'Ângelo-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.
- Martinko EA, Hagen RH, Griffith JA (2006) Successional change in the insect community of a fragmented landscape. *Landscape Ecology* 21:711-721.
- Mattson JMJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:119-161.
- Matsuki S, Sano Y, Koike T (2004) Chemical and physical defense in early and late leaves in three heterophyllous birch species native to northern Japan. *Annals of Botany* 93:141-147.
- Moran CV, Southwood TRE (1982) The guild composition of arthropod communities in trees. *Journal of Animal Ecology* 51:289-306.
- Moreira PB, Silva JO, Costa FV, Brandão DO, Neves FS (2009) Herbivoria foliar em *Tabebuia ochracea* (Cham.) Standl (Bignoniaceae) em dois estágios sucessionais de uma floresta estacional decidual. *Lundiana International Journal of Biodiversity* (No Prelo).
- Mulder CPH, Koricheva J, Huss-Dannell K, Högberg P, Josh J (1999) Insects affect relationships between plant species and ecosystem processes. *Ecology Letters* 2: 237-246.
- Neves FS (2005) Efeitos da estrutura do habitat sobre insetos herbívoros associados ao dossel. Dissertação de Mestrado em Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais.
- Neves FS, Araújo LS, Fagundes M, Espírito-Santo MM, Fernandes GW, Sánchez-Azofeifa GA, Quesada M (2009) Canopy herbivory and insect herbivore diversity in a dry forest-savanna transition in Brazil. *Biotropica* (No Prelo).
- 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, pp40-53p.
- Pais MP, Varanda EM (2003) Variation in plant defenses of *Didymopanax vinosum* (Cham. & Schltdl.) Seem. (Apiaceae) across a vegetation gradient in a Brazilian cerrado. *Acta Botânica Brasílica* 13(3): 395-403.
- Pezzini FF (2008) Fenologia e características reprodutivas em comunidades arbóreas de três estágios sucessionais em floresta estacional decidual do norte de Minas Gerais. Dissertação de Mestrado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais.
- Poorter L, Plassche MV, Willems S, Boot RGA (2004) Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology* 6:746-754.
- Price PW, Diniz IR, Morais HC, Marques ESA (1995) The abundance of insect herbivore species in the tropics: the high local richness of rare species. *Biotropica* 27(4):468-478.
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, <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 interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, Orlando, Florida, pp3–54.
- Ribeiro SP, Pimenta HR (1991) Padrões de abundância e de distribuição temporal de herbívoros de vida livre em *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 20:428-448.

- Ribeiro SP, Pimenta HP, Fernandes GW (1994) Herbivory by chewing and sap-feeding insects on *Tabebuia ochracea*. *Biotropica* 26:302-307.
- Ribeiro SP (1998) The role of herbivory in *Tabebuia* spp. life history and evolution. Tese de Doutorado em Filosofia, Imperial College at Silwood Park, Londres.
- Ribeiro SP, Brown VK (1999) Insect herbivory within tree crowns of *Tabebuia aurea* and *T. ochracea* (Bignoniaceae): contrasting the Brazilian cerrado with the wetland 'Pantanal Matogrossense'. *Selbyana* 120:159-170.
- Ribeiro SP, Borges PP, Gaspar C, Melo C, Serrano ARM, Amaral J, Aguiar C, André G, Quartau JA (2005) Canopy insect herbivores in the Azorean laurisilva forests: key host plant species in a highly generalist insect community. *Ecography* 28:315-330.
- Ribeiro SP, Brown V (2006) Prevalence of monodominant vigorous tree populations in the tropics: herbivory pressure on *Tabebuia* species in very different habitats. *Journal of Ecology* 94:932-941.
- Roitto M, Rautio P, Markkola A, Julkunen-Tiitto R, Varama M, Saravesi K, Tuomi J (2008) Induced accumulation of phenolics and sawfly performance in scots pine in response to previous defoliation. *Tree Physiology* 29:207-216.
- Sanchez-Azofeifa GA, Quesada M, Rodríguez JP, Nassar JM, Stoner KE, Castillo A, Garvin T, Zent EL, Calvo-Alvarado JC, Kalácska MER, Fajardo L, Gamon JA, Cuevas-Reyes P (2005) Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica* 37:477-485.
- Sanders D, Nickel H, Grützner T, Platner C (2008) Habitat structure mediates top-down effects of spiders and ants on Herbivores. *Basic and Applied Ecology* 9:152-160.
- Siemann E, Haarstad J, Tilman D (1999) Dynamics of plant and arthropod diversity during old field succession. *Ecography* 22(4):406-414.

- Silva LM, Scariot A (2004) Composição florística e estrutura da comunidade arbórea em uma floresta estacional decidual em afloramento calcário (Fazenda São José, São Domingos, GO, Bacia do Rio Paranã). *Acta Botânica Brasilica* 17:305-313.
- Slansky F, Feeny P (1977) Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly on wild and cultivated plants. *Ecological Monographs* 47:209-28.
- Sloan SA, Zimmerman JK, Sabat AB (2006) Phenology of *Plumeria alba* and its herbivores in a tropical dry forest. *Biotropica* 39:195-201.
- Sperber CF, Kakayama K, Valverde MJ, Neves FS (2004) Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cacao agroforestry. *Basic and Applied Ecology* 5:241-251.
- 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.
- Styrsky JD, Eubanks MD (2007) Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 274 (1607):151-164.
- Sullivan JJ (2000) How the sapling specialist shoot-borer, *Cromarcha stroudagnesia* (lepidoptera, pyralidae, chrysauginae), alters the population dynamics of the Costa Rican tropical dry forest tree *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae). Tese de Doutorado em Filosofia, University of Pennsylvania, Filadélfia.
- 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.
- Varanda EM, Pais MP (2006) Insect folivory in *Didymopanax vinosum* (Apiaceae) in a vegetation mosaic of Brazilian cerrado. *Brazilian Journal of Biology* 66:671-680.

Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K, Johansson T (2007) Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia* 152: 287-298.