

MARIA BETÂNIA FONSECA

Herbivoria e defesas foliares ao longo de um gradiente sucessional em uma floresta tropical seca.

Montes Claros - Minas Gerais

12/08/2013

MARIA BETÂNIA FONSECA

Herbivoria e defesas foliares 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

Montes Claros – Minas Gerais

12/08/2013

Maria Betânia Fonseca

Herbivoria e defesas foliares 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. Frederico Siqueira Neves

Dra. Tatiane Garabini Cornelissen

Data de aprovação: ____/____/2013

Montes Claros – Minas Gerais

O correr da vida embrulha tudo.
A vida é assim: esquenta e esfria,
aperta e daí afrouxa,
sossega e depois desinquieta.
O que ela quer da gente é coragem.

(Guimarães Rosa)

Dedico aos meus pais,
Geraldo e Nair Fonseca.

Agradecimentos

Agradeço a Deus, por me fazer acreditar que este era um sonho possível independente dos percalços que encontrei pelo caminho.

Aos meus pais, exemplos de determinação e coragem, obrigada por todo apoio e amor dedicados a mim. Vocês são a razão de eu nunca ter desistido. E aos meus irmãos pelo apoio e meus sobrinhos por sempre alegrarem meus dias.

A família Falcão, por me acolherem tão bem.

Ao meu orientador Mário Marcos, pela oportunidade, confiança e ensinamentos durante todos esses anos. Você é um exemplo de profissional.

Ao meu co-orientador Geraldo Aclécio pelos ensinamentos e pelo acolhimento em seu laboratório, disponibilizando os equipamentos necessários para as análises químicas.

Aos companheiros do laboratório de Ecologia Evolutiva pelos bons momentos de todos esses anos. Em especial, Mariana, Larissa, Thiago, Camila e Flávio que não pouparam esforços na obtenção dos dados desse trabalho. Muito obrigada pela parceria galera.

As minhas queridas amigas: Polly, Comis, Kátia e Raíssa pelos grandes momentos de descontração, desabafos e discussões biológicas. Valeu demais garotas.

Aos grandes amigos que conquistei na Bio: Josef, Paty, Naty, Malu, João, Brown, Paulinho, Thiago, Fáfa, Cleo, Serapas, Letícia e Hugo. Foi um prazer conhecer vocês pessoal.

A galera do mestrado, Lucas, Claudinha, Michelle, Carlão, Nanda, Aline e Carol pelos bons momentos juntos nesses dois anos.

Ao meu amado Luiz. Lú muito obrigada pelo companheirismo, paciência, carinho e principalmente por nunca ter poupado esforços em me ajudar no decorrer deste trabalho, seja passando todos os problemas no campo ou nas intermináveis análises estatísticas.

Aos professores da graduação e pós-graduação por todo conhecimento compartilhado.

Ao pessoal do laboratório de Métodos Analíticos por me permitir utilizar os equipamentos.

Ao CNPQ pela concessão da bolsa de mestrado.

Agradeço a administração do Parque Estadual Lagoa do Cajueiro por todo apoio no campo; e ao Sisbiota, pelo financiamento deste trabalho.

Enfim a todos que de alguma forma contribuíram a execução deste trabalho.

Resumo – Herbivoria e defesas foliares ao longo de um gradiente sucessional em uma floresta tropical seca.

Fonseca, Maria Betânia. Ms. Ciências Biológicas. Universidade Estadual de Montes Claros. Agosto, 2013. Orientador: Dr. Mário Marcos Espírito-Santo. Co-orientador: Dr. Geraldo Aclécio Melo.

Este trabalho teve como objetivo comparar o dano foliar causado por herbívoros ao longo de um gradiente sucessional em uma floresta tropical seca, relacionando-os com a esclerofilia, níveis de defesas químicas, conteúdo nutricional e complexidade estrutural do hábitat. Foram avaliadas a taxa de herbivoria foliar, conteúdo de nitrogênio, compostos fenólicos, taninos, esclerofilia foliar e complexidade ambiental ao longo de três estágios de sucessão (inicial, intermediário e tardio). As amostragens foram realizadas em Abril-Maio de 2011 em 15 parcelas de 50 x 20 m (0,1 ha) delimitadas em três unidades de conservação localizadas no Norte de Minas Gerais. Foram selecionadas cinco espécies mais abundantes em cada parcela, sendo marcados até cinco indivíduos para cada espécie por parcela. De cada indivíduo arbóreo selecionado, foram coletadas aleatoriamente 20 folhas sendo levadas ao laboratório para a realização das análises físico-químicas. Parcelas em estágio inicial de sucessão apresentaram menores valores médios de altura, densidade e complexidade estrutural quando comparadas aos estágios intermediários e tardios. De uma maneira geral, a porcentagem média de área foliar perdida (2,5-4,2%, dependendo do estágio), foi baixa em relação a outros estudos realizados em florestas tropicais secas, podendo estar relacionado a grandes quantidades de defensivos detectados ou pela baixa pressão de herbívoros sofrida pelas espécies encontradas nesses ambientes. Com relação às características de defesa foliar, a esclerofilia variou entre os estágios sucessionais, diminuindo gradualmente ao longo da sucessão, possivelmente devido a alta radiação solar dos estágios iniciais. Os níveis de

compostos fenólicos foram maiores no estágio tardio e não houve diferenças estatísticas para essa variável entre os estágios inicial e intermediário. Já a concentração de taninos não diferiu entre os estágios sucessionais. Na escala de indivíduo, o tanino afetou negativamente a herbivoria, agindo como defensivo. A complexidade estrutural afetou positivamente a área foliar perdida, mas teve um efeito negativo sobre a concentração de compostos fenólicos e MFE, provavelmente devido a alta abundância de insetos herbívoros nos estágios mais avançados.

Palavras chaves: sucessão ecológica, conteúdo nutricional, compostos fenólicos, esclerofilia foliar.

Herbivory and foliar defenses along a successional gradient in a tropical dry forest

The aim of this study was compare the leaf damage caused by herbivores over a successional gradient in a tropical dry forest, relating this with sclerophyly, chemical defensive compounds, nutritional content and habitat structural complexity. Data of leaf damage, nitrogen content, phenolic compounds, tanins, sclerophylly and ambient complexity were take over three successional stages (early, intermediate and late). The samples were conducted in April-May of 2011 in 15 plots of 50 x 20 m each, located in three conservation units in north of Minas Gerais, Brazil. In each plot, the five most abundant plant species were selected and marked up to five individuals per specie. In each one, 20 leaves were collected randomly to make physicochemical analyses. Plots of early successional stages showed lowest values for height, density and holdridge complexity indices (HCI), compared with intermediate and late areas. In general way, the percentage of leaf area damage (2.5 - 4.2%), was lower than the observed in other studies in FTS areas, probably due the high concentration of defensive compounds or lower herbivores pressure in this ambient. Regarding defensive characteristics, specific leaf mass (SLM) varied along succession, decreasing gradually along stages, probably due the higher radiation observed in early areas. Levels of phenolic compounds were higher in late areas, and did not vary between early and intermediate stages. Tanins did not vary along successional stages, but showed negative relationship with herbivore. In another hand, HCI was positively related with herbivore and negatively with phenolic compounds concentration and SLM, probably due the high abundance of herbivores insects in late areas. Studies that investigate the relationship between habitat complexity and leaf features are needed to better understand ecological patterns in tropical dry forests.

Sumário

1.Introdução	11
2.Material e Métodos	14
2.1 Área de estudo.....	14
2.2 Desenho amostral.....	16
2.3 Nutrientes do solo	16
2.4 Dano foliar e quantificação de defesas	17
2.5 Análises dos dados.....	18
3.Resultados	19
3.1 Efeitos do estágio sucessional.....	19
3.2 Características foliares, herbivoria e complexidade estrutural	21
4.Discussão	21
4.1 Efeitos do estágio sucessional.....	21
4.2 Características foliares, herbivoria e complexidade estrutural	26
5.Conclusão	27
6.Referências Bibliográficas	29

1.Introdução

As interações entre plantas e os insetos herbívoros são de extrema importância para o funcionamento dos ecossistemas (Lawton & Strong 1981, Huntly 1991, Hartley 2001) . Essas relações podem ter efeito, por exemplo, na estrutura de teias alimentares e na ciclagem de nutrientes (Price 1997, 2002), afetando toda a diversidade de organismos na comunidade (Coley & Barone 1996, Huntly 2007, Ricklefs & Marquis 2012). A herbivoria tem um significativo impacto sobre os indivíduos e comunidades de plantas, tanto na escala de tempo ecológica quanto na evolutiva (Coley, 1983, Coley et al. 1985, Kursar & Coley, 2003, Poorter et al. 2004). As taxas de herbivoria das plantas podem ser influenciadas por muitos fatores, tanto *de baixo para cima* quanto *de cima para baixo*(Power 1992, Dyer & Letourneau 1999, Moran & Scheidler 2002, Scherber et al., 2010). Entre as forças *de baixo para cima*, a composição, densidade e diversidade da comunidade de plantas (Brown & Ewel 1987) podem afetar a diversidade de herbívoros de forma direta (quantidade de alimento disponível e diversidade de nichos) e indireta (efeitos microclimáticos e diversidade de inimigos naturais) (Lawton & Price 1979, Price 1992, Bernays & Minkenberg 1997, Price 1997, Dias et al. 2010, Ricklefs & Marquis 2012).

Em uma escala menor, a herbivoria é fortemente afetada pela qualidade dos tecidos vegetais, como níveis de compostos secundários de defesa(Swain 1977, Wink 2003), conteúdo de água e nutrientes (Ganier & Laurent 1994, Cornelissen & Fernandes 2001) e defesas físicas e estruturais, como espinhos, tricomas, fibras e dureza foliar, entre outros (Hochuli 1996, Lucas et al. 2000, Agrawal & Fishbein, 2006). Assim, a pressão dos herbívoros contribui para mudanças na quantidade e variedade dos compostos de defesa ao longo do tempo evolutivo (i.e., “corrida armamentista”; Ehrlich & Raven 1964, Hougen-Eitzman & Rausher 1994, Becerra 1997, Gassmann & Futuyma

2006;) e do tempo ecológico (defesas induzidas e mudanças ontogenéticas; (Agrawal 1998, Karban & Baldwin 1997, Boege 2004, Agrawal 2006, Karban 2011).

O mais conhecido grupo de defesas de plantas são os compostos secundários (ver Fraenkel 1959, Hartley 2001, Mithöfer & Boland 2012), que podem ser tóxicos ou repelentes para os herbívoros e agem de diferentes formas, seja inibindo sua digestão, reduzindo o crescimento e/ou a fecundidade e até causando a morte dos herbívoros (Bennett & Wallsgrove 1994, Duffey & Stout 1996, Glendinning 2002). Dentre os compostos produzidos a partir do metabolismo secundário, os polifenóis apresentam grande importância (Bravo 1998, Hättenschwiler & Vitousek 2000, Meyer et al. 2006), pois fornecem proteção contra o excesso de radiação solar nas folhas e também são eficazes contra o ataque por herbívoros e patógenos (Bravo 1998). Outra classe de compostos secundários bastante estudada é a dos taninos (Swain 1977), considerados as barreiras químicas mais eficientes contra os herbívoros em plantas terrestres (Harbone 1978). Os taninos possuem a capacidade de inibir a digestão dos herbívoros, interferindo na absorção das proteínas e na ação de enzimas digestivas (Feeny 1976, Bernays 1998).

Outras estratégias defensivas das plantas são as barreiras físicas ou estruturais. Entre essas está a esclerofilia, um tipo de defesa física altamente eficaz contra herbívoros (Coley 1983) e comum em ambientes com solos pobres em nutrientes e altos níveis de radiação solar (Sobrado & Medina, 1980, Gonçalves-Alvim et al., 2006, Neves et al. 2010). Geralmente, solos inférteis possuem déficit de alguns minerais essenciais, acarretando no acúmulo de carbono e possível aumento da parede celular, o que torna as folhas mais esclerofilas (Loveless 1961, 1962, Gonçalves-Alvim et al. 2006). Sendo assim, a esclerofilia constitui uma adaptação primária para conservação de água, nutrientes e/ou prevenção do dano foliar (Turner 1994).

Várias hipóteses já foram propostas para explicar as variações no tipo e quantidade de defesas de plantas (veja Feeny 1976, Bryant et al. 1983, Herms & Mattson 1992, Stamp 2003, Endara & Coley 2011), entre as quais se destaca a hipótese da disponibilidade de recursos (HDR; Coley et al. 1985). Esta hipótese prediz a alocação de defesas em função das taxas de crescimento da planta e tempo de vida foliar, sugerindo que ambientes ricos em nutrientes e altas disponibilidades de luz, como estágios iniciais de sucessão, favorecem espécies de plantas com altas taxas de crescimento. Estas espécies alocam mais recursos para o crescimento em comparação com defesas, uma vez que o custo de construção foliar e substituição de tecidos removidos por herbívoros é menor (Coley 1983, Poorter et al. 2004). Além disso, espécies pioneiras teriam elevado conteúdo de água e nutrientes, o que acarretaria uma maior palatabilidade pelos herbívoros (Coley 1982, 1983, Coley & Barone 1996, Poorter et al. 2004). Por outro lado, espécies vegetais em ambientes nos quais a luz e os nutrientes são limitados, como estágios tardios, possuem baixas taxas de crescimento e alto custo de construção foliar (Poorter et al. 2004). Assim, espécies tardias devem alocar mais recursos para a produção de compostos defensivos, principalmente aqueles baseados em carbono (Bryant et al. 1983, Coley et al. 1985), sofrendo menores taxas de herbivoria.

Este estudo teve como objetivo comparar o dano foliar causado por herbívoros ao longo de um gradiente sucessional em uma floresta tropical seca, relacionando-os com a esclerofilia, níveis de defesas químicas, conteúdo nutricional e complexidade estrutural do hábitat. Especificamente, as seguintes hipóteses foram testadas: (i) as características foliares e a intensidade de herbivoria mudam ao longo de um gradiente sucessional em florestas tropicais secas. Desta forma, ocorre um aumento na esclerofilia foliar, concentração de compostos fenólicos e taninos e uma diminuição do conteúdo de

nitrogênio foliar e do dano foliar com o aumento da complexidade ambiental ao longo da sucessão; (ii) a intensidade da herbivoria em plantas de florestas tropicais secas é afetada negativamente pelas variações em seus níveis de defesas e positivamente pelo conteúdo de nitrogênio foliar.

2. Material e Métodos

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em três unidades de conservação (UCs) no Norte de Minas Gerais: na Reserva Biológica do Jaíba (criada em 1976, com 6.358 ha), no Parque Estadual Lagoa do Cajueiro (1998; 20.500 ha) e na Reserva Biológica Serra Azul (1998; 7.200 ha), localizados nos municípios de Matias Cardoso e Jaíba (Figura 1), no Vale do Médio Rio São Francisco. Segundo a classificação de Koppen, o clima predominante na região é o Aw, caracterizado pela existência de uma estação seca bem acentuada no inverno (Peel 2007). A temperatura média anual é de 24,4°C e a precipitação média anual é de 871 mm (Antunes 1994), fortemente concentrada na estação chuvosa (Outubro a Março). A vegetação original predominante nas UCs é a floresta tropical seca (FTS), crescendo em solos predominantemente férteis e planos. As FTSs são dominadas por árvores decíduas que perdem aproximadamente 90-95% das suas folhas durante a estação seca (Pezzinni et al. 2008). A produção de folhas ocorre de forma sincrônica após as primeiras chuvas em outubro-novembro. No começo de dezembro, as folhas geralmente estão completamente expandidas. A queda foliar pode ser observada em pequena quantidade ao longo da estação chuvosa, principalmente quando ocorrem veranicos. Entretanto, a maior parte das folhas cai de forma sincrônica em maio-junho.

As três UCs estudadas foram criadas a partir da expropriação de fazendas cuja principal atividade econômica era a criação extensiva de gado em pastagens plantadas com gramíneas exóticas. O sistema de manejo dessas fazendas foi similar, com utilização periódica do fogo para rebrota das gramíneas. Parte das FTSs originais foram mantidas por exigência legal (20%, Código Florestal Brasileiro), mas eram usadas para corte seletivo de madeira para construção de cercas e para criação de gado “na solta”. As antigas pastagens estão se regenerando desde a criação das UCs e algumas áreas sofreram queimadas desde então. Assim, as UCs são constituídas por um mosaico de FTSs em diferentes estágios sucessionais, cujo porte varia também em função de variações locais na qualidade do solo e do relevo.

Os estágios sucessionais utilizados no presente estudo foram definidos a partir da estrutura vertical (altura e número de estratos) e horizontal (densidade e área basal) dos fragmentos florestais. Com base nisso, nós diferenciamos três estágios principais de regeneração: inicial, intermediário e tardio. Quando possível, a idade de cada fragmento foi determinada a partir de entrevistas com antigos moradores e gerentes das fazendas a partir das quais as UCs foram criadas. O estágio inicial apresenta como principal componente o herbáceo-arbustivo, com manchas esparsas de vegetação lenhosa de porte mais alto, formando um dossel descontínuo. No estágio intermediário existem dois estratos verticais, sendo o primeiro composto de árvores decíduas de crescimento rápido, que formam um dossel relativamente fechado. O segundo estrato é composto por lianas, árvores adultas pertencentes a espécies tolerantes à sombra e árvores juvenis. O estágio tardio apresenta três estratos verticais, sendo o primeiro constituído por árvores de grande porte que formam um dossel bastante fechado. O segundo estrato é formado por árvores juvenis de diferentes idades e tamanhos e o terceiro estrato é composto por espécies herbáceas e arbustivas típicas de sub-bosque.

2.2 *Desenho amostral*

Entre Abril-Maio de 2011, 15 parcelas de 50 x 20 m (0,1 ha) foram delimitadas nas três UCs estudadas: nove parcelas no PE Lagoa do Cajueiro (três em cada estágio sucessional), três parcela na ReBio Jaíba e três parcelas na ReBio Serra Azul (uma parcela de cada estágio em cada ReBio). Entretanto, uma parcela em estágio inicial foi atingida por um incêndio na ReBio Serra Azul, reduzindo o número de parcelas a 14. A distância mínima entre as parcelas foi de 400 metros, mas a distância média entre pares de parcelas foi de 8.1 quilômetros. A distribuição espacial das parcelas foi feita de maneira a evitar que parcelas de um mesmo estágio ficassem agrupadas, para não violar o princípio da interespacamento dos tratamentos (“interspersion”; Hurlbert 1984). Nessas parcelas, todas as árvores com DAP ≥ 5 cm foram marcadas, identificadas e tiveram sua altura e área basal determinada. Em abril de 2012, foram selecionadas as cinco espécies mais abundantes em cada parcela, sendo marcados até cinco indivíduos para cada espécie por parcela. Como as espécies mais abundantes nem sempre eram as mesmas em cada parcela, o número total de espécies amostrado variou entre os estágios.

2.3 *Nutrientes do solo*

Para a análise do solo, foram coletadas cinco amostras de solo em cada parcela (uma em cada córner e uma no centro) a aproximadamente 20 cm de profundidade. Posteriormente, essas amostras foram misturadas, formando uma amostra composta (aproximadamente 500g) de solo em cada parcela, que foram analisadas no laboratório de análise de solos da Universidade Federal de Minas Gerais, a fim de quantificar os teores de alumínio, fósforo, potássio, cálcio, magnésio, pH e matéria orgânica, segundo o protocolo da Embrapa (1997).

2.4 Dano foliar e quantificação de defesas

A coleta de folhas para quantificação de herbivoria foi realizada em abril de 2012, no final da estação chuvosa, de modo a obter o dano acumulado ao longo da vida foliar. De cada indivíduo arbóreo selecionado, foram coletadas aleatoriamente 20 folhas com o auxílio de um podão, tanto da parte superior quanto inferior da copa. Em uma análise anterior, não foram encontradas diferenças significativas ($p < 0.05$; resultados não publicados) entre o conteúdo de taninos e polifenóis para folhas de sol e sombra de seis diferentes espécies do presente estudo. Sendo assim, as folhas de diferentes estratos foram agrupadas para as análises. Cada folha foi fotografada individualmente sobre um anteparo de fundo branco com escala em centímetros para quantificação de dano foliar. Em seguida, essas folhas foram armazenadas separadamente em sacos de papel escuro para evitar a oxidação por fenólicos e encaminhadas para o laboratório para a realização de análises químicas (Melo et al. 2006).

A porcentagem de dano foliar causado por folívoros (remoção da lâmina foliar) foi quantificada com o auxílio do software Image J (Rasband 2006). Cada imagem foi processada através de uma conversão binária (preto e branco) e a porcentagem de área foliar removida (PAFR) foi calculada através da fórmula $[PAFR = (\text{Área Perdida} / \text{Área Total}) * 100]$. Para as análises estatísticas, foi calculada a PAFR média por planta. Os danos por outros tipos de herbívoros, como minas e galhas, foram raros e desconsiderados nesse estudo.

As folhas foram secas a 70°C por 72 horas e pesadas para a obtenção da Massa Foliar Específica (MFE= Massa Seca/Área Foliar; g/cm^2), um parâmetro comumente utilizado como indicativo direto de esclerofilia foliar (Sobrado & Medina 1980). As mesmas folhas secas foram usadas para a quantificação da concentração de compostos

fenólicos, taninos e nutrientes foliares. Para fenólicos totais e taninos, as amostras foram trituradas em um pó fino, pesadas e dissolvidas em metanol 50% durante 24 horas à temperatura ambiente, usando uma proporção de 100mg de massa seca de planta para 1ml de solvente. Após esse período o extrato foi centrifugado (10.000 RPM/10 min) e separado em três repetições.

O conteúdo de fenólicos totais foi determinado através do método de Folin-Denis (Swain & Hillis 1959), usando ácido gálico como padrão. A concentração de fenólicos totais foi medida por planta e expressa como miligramas de fenólicos por grama de massa seca de planta. A concentração de taninos foi obtida pelo método de difusão radial (Hagerman 1987), com a utilização de ácido tânico para a construção da curva padrão. A quantificação de taninos foi medida por planta e expressa em miligramas/grama. Os teores de nitrogênio do material vegetal foram determinados por destilação e titulação, de acordo com a metodologia proposta por Tedesco e colaboradores (1995), a partir do extrato obtido após a digestão sulfúrica, na proporção de 2:1.

2.5 Análises dos dados

A estrutura da floresta em cada parcela foi determinada através do cálculo do índice de complexidade de Holdridge [$HCI = (riqueza \times densidade \times altura \times \text{área basal})/10000$] (Holdridge 1967). Para testar o efeito do estágio sucessional sobre as características da estrutura da vegetação (altura, densidade, área basal, riqueza), HCI e características de defesas foliares (concentração de taninos e fenóis e MFE), nitrogênio foliar e nutrientes do solo, foram construídos modelos lineares generalizados (GLMs) (Crawley 2002). O mesmo procedimento foi utilizado para testar os efeitos das variáveis acima e dos teores de nitrogênio sobre a PAFR. Neste caso, a PAFR foi utilizada como

variável-resposta e o estágio sucessional, a espécie de planta, o HCI, as interações estágio*espécie e estágio*HCI, a concentração de taninos, fenóis, nitrogênio e a MFE foram usadas como variáveis explicativas. Além disso, os efeitos do HCI (variável explicativa) sobre a concentração de taninos, fenóis, nitrogênio e MFE (variáveis-resposta) também foram avaliados através de GLMs. Os modelos completos obtidos foram submetidos à análise de resíduo para adequação da distribuição de erros e posteriormente simplificados através da omissão de termos não-significativos. Quando necessário, os modelos foram submetidos a uma análise de contraste através do agrupamento de termos qualitativos não-significativos (Crawley 2002). Todas as análises foram realizadas no software R 2.15 (R Development Team 2012).

3.Resultados

3.1 Efeitos do estágio sucessional

Foi amostrado um total de 259 indivíduos distribuídos em 26 espécies vegetais, pertencentes a sete famílias, sendo Fabaceae (15 espécies) a mais representativa. Destes, 58 indivíduos pertencentes a 12 espécies foram amostrados nas parcelas do estágio inicial, 101 indivíduos de 16 espécies no estágio intermediário e 100 indivíduos de 12 espécies no estágio tardio. As espécies mais abundantes diferiram principalmente entre o estágio inicial e os estágios mais avançados, sendo que *Piptadenia moniliformes* predominou no inicial, enquanto *Aspidosperma subincano*, *Galipea ciliata* e *Combretum leprosum* predominaram no estágio intermediário. No tardio, as duas últimas espécies também foram as mais representativas, além de *Combretum duarteanum* (Apêndice 1). Cinco espécies foram amostradas exclusivamente no estágio inicial, o mesmo ocorrendo para seis espécies no intermediário e quatro espécies no

tardio. Três espécies foram comuns entre parcelas do estágio inicial e intermediário e apenas uma espécie ocorreu nos estágios inicial e tardio. Quatro espécies foram amostradas tanto em parcelas do estágios intermediário quanto do tardio e três espécies ocorreram nos três estágios sucessionais: *Machaerium acutifolium*, *Myracrodruon urundeuva* e *Goniorrhachis marginata* (Apêndice 1).

Todas as variáveis estruturais da vegetação avaliadas nesse estudo variaram entre os estágios sucessionais (Tabela 1). Parcelas em estágio inicial de sucessão apresentaram menores valores médios de altura, densidade e HCI quando comparadas aos estágios intermediários e tardios. Os estágios sucessionais mais avançados não diferiram entre si para essas variáveis (Tabela 1). O estágio intermediário apresentou uma maior riqueza de espécies de árvores que os demais estágios. Por outro lado, em áreas de estágio tardio foram observados os maiores valores para área basal (Tabela 1). Houve uma tendência de aumento da qualidade do solo ao longo do gradiente sucessional, principalmente do estágio inicial para os estágios mais avançados (Tabela 2). Apesar disso, não foram detectadas diferenças significativas entre os estágios ($p > 0.05$) para as características avaliadas no presente estudo.

Com relação às características de defesa foliar, a MFE variou entre os estágios sucessionais, diminuindo gradualmente ao longo da sucessão (Fig. 2A). A concentração de taninos não diferiu entre os estágios sucessionais (Tabela 3; Figura 2B). Já os níveis de compostos fenólicos foram maiores no estágio tardio e não houve diferença significativa para essa variável entre os estágios inicial e intermediário (Tabela 3; Fig 2C). Com relação ao conteúdo de nitrogênio, houve uma diminuição gradual significativa ao longo do gradiente sucessional (Tabela 3; Figura 2D). A PAFR variou de 2.5 a 4.2% entre os estágios sucessionais, mas essa diferença não foi estatisticamente

significativa (Figura 2E; Tabela 3). Todas as variáveis acima diferiram entre espécies e foram afetadas pela interação estágio*espécie (Tabela 3).

3.2 Características foliares, herbivoria e complexidade estrutural

Na escala de indivíduo, a única das características foliares avaliadas nesse estudo que afetou a PAFR (negativamente) foi a concentração de taninos (Tabela 3; Fig 3A). Por outro lado, a complexidade estrutural das parcelas afetou positivamente a PAFR (Fig. 3B), mas teve um efeito negativo sobre a concentração de compostos fenólicos e a MFE (Tabela 3; Figs. 3C e D).

4.Discussão

4.1 Efeitos do estágio sucessional

A maioria das características foliares avaliadas no presente estudo variou significativamente ao longo do gradiente sucessional. Em relação às defesas foliares constitutivas, os resultados aqui encontrados não corroboraram, de uma maneira geral, as previsões da HDR (Coley et al. 1985) e não foram consistentes para diferentes tipos de defesa: a esclerofilia diminuiu ao longo do gradiente sucessional, a concentração de taninos não variou e os níveis de compostos fenólicos aumentaram. Isso pode ter ocorrido porque, em gradientes sucessionais, raramente há substituição total das espécies de estágios iniciais para tardios. No presente estudo, apenas cinco das 12 espécies do estágio inicial ocorreram exclusivamente nesse estágio, o mesmo ocorrendo para seis (em 16) e quatro (em 12) espécies nos estágios intermediário e tardio, respectivamente. Treze das 26 espécies amostradas ocorreram em mais de um estágio sucessional (veja Apêndice 1). Assim, cada estágio sucessional contém um *pool* de espécies com diferentes estratégias de vida. Embora essas diferenças possam surgir

através de uma seleção divergente, frequentemente resultam de alterações nas respostas plásticas selecionando diferentes estratégias de uma espécie a um determinado gradiente ambiental (Stamp 2003, Endara & Coley 2011). Além disso, várias espécies são comuns aos três estágios sucessionais apresentando diferentes concentrações de defensivos ao longo da sucessão (Apêndice 1), demonstrando diferenças fenotípicas em suas características foliares que provavelmente estão ligadas às mudanças nas condições ambientais de cada estágio.

De fato, a hipótese da disponibilidade de recursos foi proposta para explicar diferenças nos níveis de defesa e herbivoria entre espécies e não diferenças fenotípicas dentro da mesma espécie (i.e., entre indivíduos em habitats diferentes; Stamp 2003, Endara & Coley 2011). Endara & Coley (2011), em uma recente meta-análise a HDR, concluíram que, nos estudos que compararam uma ou mais espécies de habitats com níveis de luz e nutrientes diferentes, não houve efeitos das taxas de crescimento das plantas em seus níveis de defesa. Os autores argumentam que isso resultaria de uma combinação de respostas fenotípicas a mudanças de curto prazo na disponibilidade de recursos (como no caso das mudanças sucessionais do presente estudo) com a seleção de diferentes estratégias de defesa em diferentes habitats (Endara & Coley 2011). Nesse caso, a ausência de um padrão claro de investimento em defesas por plantas de habitats distintos pode ser explicada utilizando-se também a hipótese do balanço carbono-nutrientes (Bryant et al. 1983) Essa hipótese prevê que a razão carbono/nutriente das plantas controla diretamente a produção de compostos secundários. Assim, ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes e altas taxas de luz podem acumular carbono em excesso nas folhas (carbono fixado pela fotossíntese) que pode ser convertido em defesas baseadas em carbono (Bryant et al. 1983, Coley 1983).

De fato, a diminuição gradual da esclerofilia foliar do estágio inicial para o tardio é oposta às previsões da HDR. A maior esclerofilia foliar encontrada no estágio inicial pode ser uma consequência da alta taxa fotossintética das plantas nesses ambientes, onde a disponibilidade de luz é relativamente alta (Dudt & Shure 1994). Geralmente, as plantas não utilizam mais que metade da luz absorvida para a fotossíntese (Bjorkman & Demmig-Adams 1995) e seu excesso pode promover um aumento da camada do tecido foliar, reduzindo a evapotranspiração (Turner 1994) e o fotodano, além de agir como defesa anti-herbivoria. Apesar da disponibilidade de nutrientes não ter diferido estatisticamente entre os estágios sucessionais (possivelmente em virtude do baixo número de parcelas – cinco em cada estágio), praticamente todas as características avaliadas aqui (com exceção do fósforo) indicam que os solos das parcelas em estágio inicial possuem menor fertilidade. Além disso, os solos desse estágio possuem maiores teores de alumínio, um elemento comumente associado à esclerofilia foliar (Sobrado & Medina 1980, Gonçalves-Alvim et al. 2006). Dessa forma, é possível que a maior esclerofilia no estágio inicial seja consequência da falta de nutrientes e maiores níveis de radiação solar nesses ambientes. Souza-Silva e colaboradores (dados não publicados) encontrou o mesmo resultado em uma FTS na mesma região por três anos consecutivos, assim como Faccion (2011). Sendo assim, o padrão de maior esclerofilia em estágios iniciais de FTS parece ser bastante consistente.

Entretanto, a concentração de tanino não diferiu entre os estágios de sucessão, o que não corrobora nenhuma das duas hipóteses mencionadas anteriormente. Por outro lado, a interação estágio*espécie foi significativo para esse composto (Tabela 3). As plantas exibem uma mudança na expressão plástica nos níveis de defesas, sendo geneticamente determinado em resposta ao ambiente (Stamp 2003). Dessa forma,

nossos resultados demonstram, a utilização de diferentes estratégias defensivas por cada espécie ao longo da sucessão.

Ao contrário do observado para a esclerofilia, a variação nos níveis de compostos fenólicos ao longo do gradiente sucessional corroborou as previsões da hipótese da disponibilidade de recursos. A HDR propõe que o tempo de crescimento foliar é o fator chave para selecionar o tipo de defesa produzido (Coley et al. 1985). Assim, para espécies com tempo de vida foliar longo (espécies tardias) é vantajoso a produção de compostos baseados em carbono (como os polifenóis) que apesar do seu alto custo de construção, mas, baixa rotatividade apresentam um custo baixo de manutenção (Poorter et al. 2004) o que favorece sua produção em tais condições. Além disso, é possível que a maior concentração de compostos fenólicos também esteja relacionada a um menor conteúdo de nitrogênio foliar em estágio mais avançados de sucessão. Esse resultado corrobora diversos estudos que também encontraram maiores concentrações de nitrogênio em ambientes iniciais e o inverso de compostos fenólicos (Bryant et al. 1983, Coley 1983, Coley et al. 1985, Poorter et al. 2004). A carência de nutrientes essenciais como nitrogênio, limita a produção de proteínas, acarretando na realocação de seus precursores para a produção de compostos fenólicos (Gershenson 1983). Como resultado, as plantas tendem a acumular maiores taxas de fenólicos ligados a suas propriedades anti-oxidantes (Close & McArthur 2002).

De uma maneira geral, a porcentagem média de área foliar perdida (2,5-4,2%, dependendo do estágio) foi baixa em relação a outros estudos realizados em FTS. Filip e colaboradores (1995), em estudo realizado em um FTS do México, encontraram 17% de área foliar perdida para um grupo de 10 espécies. Dirzo & Domínguez (1995) observaram, em FTS da Costa Rica, uma perda média de área foliar de 6-12% na

maioria das plantas estudadas, enquanto uma revisão feita por Coley & Aide (1991) indicou que florestas tropicais possuem, em média, 11% de área foliar perdida por herbivoria. A baixa taxa de herbivoria encontrada nesse estudo pode estar relacionada a grandes quantidades de defensivos detectados ou pela baixa pressão de herbívoros sofrida pelas espécies encontradas nesses ambientes. Silva e colaboradores (2012) encontraram uma baixa densidade de insetos herbívoros por espécie de *Tabebuia ochracea* em estágios tardios em uma FTS. Boege (2005) também encontrou uma maior densidade de insetos em plantas de *Casearia nitida* de menor tamanho em uma FTS do México. Segundo os autores este resultado demonstra que a maior densidade de herbívoros em árvores de estágios iniciais pode estar associado a sua menor área total comparada a espécies de estágios mais avançados. Assim, a baixa abundância de insetos herbívoros em estágios tardios, acarretaria em uma menor perda de área foliar pelas plantas.

A ausência de diferenças na intensidade de herbivoria entre estágios sucessionais observado no presente estudo não corrobora outros estudos anteriormente realizados em FTS. Neves e colaboradores (2013) e Silva e colaboradores (2012) verificaram uma maior porcentagem de herbivoria em estágios intermediários, mesmo resultado obtido por Souza-Silva e colaboradores (dados não publicados) em quatro anos consecutivos de estudos em uma FTS na mesma região. Esse último estudo também demonstrou que a herbivoria variou significativamente entre os anos, sendo que não foram detectadas diferenças estatísticas entre estágios sucessionais em dois dos quatro anos. Assim, a intensidade de herbivoria em FTS provavelmente varia local e temporalmente e estudos de maior duração e em maiores escalas espaciais são necessários para entender melhor o padrão de dano foliar ao longo de gradientes sucessionais nessas formações vegetais.

4.2 Características foliares, herbivoria e complexidade estrutural

Devido ao fato de haver uma mistura de espécies com diferentes estratégias de vida ao longo do gradiente sucessional, há uma combinação de efeitos da seleção de espécies com características adaptadas a determinado ambiente sucessional (HDR) com mudanças fenotípicas nas características foliares em resposta de curto prazo às condições ambientais (HBCN). Nessas circunstâncias, é provável que as características foliares e a herbivoria não respondam claramente, no nível de comunidade, a mudanças na disponibilidade de recursos, e sim à complexidade ambiental do hábitat. De fato, foi observada uma relação negativa bem evidente entre o nível médio de dois tipos de defesas foliares (esclerofilia e taninos) e a complexidade estrutural das parcelas, sendo o contrário observado para a porcentagem de herbivoria. Esses resultados sugerem que, em escalas maiores, há um efeito negativo da esclerofilia e da concentração de compostos fenólicos na intensidade de herbivoria.

Vários estudos sugerem que ambientes mais complexos, apresentam maior abundância de inimigos naturais, intensificando assim os efeitos *de cima para baixo*, promovendo uma diminuição de insetos herbívoros e conseqüentemente reduzindo a herbivoria foliar (Symondson et al. 2002, Finke & Denno 2002, Langellotto 2002, Langellotto & Denno 2004). Neves e colaboradores (2013) demonstraram que ambientes de sucessão avançada de FTS (intermediário e tardio) abrigam maior riqueza e abundância de insetos herbívoros. Ambientes mais complexos apresentam grande quantidade de microhabitats e refúgios, fornecendo assim abrigo contra a predação por inimigos naturais (Brown & Ewel 1987, Axmacher et al. 2009). Além disso, também promovem uma grande variedade de recursos e um microclima adequado para os herbívoros (Langellotto & Denno 2004). Portanto, com as condições favoráveis, a

diversidade de insetos aumentam (Lewinsohn et al. 2005, Jactel & Brockerhoff 2007), acarretando em um maior dano foliar.

Na escala de indivíduos, a única característica foliar que afetou a intensidade de herbivoria foi a concentração de taninos. Apesar disso, essa variável explica muito pouco da variação observada na porcentagem de dano foliar (veja Fig. 3A). A diferenciação individual tanto no nível de taninos como de herbivoria é grande e governada por outros fatores como microclima, abundância de herbívoros (Langellotto & Denno 2004, Brown & Ewel 1987), disponibilidade de recursos (Bryant et al. 1983), entre outros. Assim, seriam necessários maiores estudos para explicar quais fatores estariam influenciando na determinação destas características das plantas.

5. Conclusão

Este é um dos primeiros estudos a investigar as taxas de herbivoria em relação a complexidade ambiental, nitrogênio e defensivos foliares em nível de comunidade em uma FTS. O presente estudo demonstrou uma inconsistência dos resultados em relação as previsões da HBCN e HDR. Essas hipóteses têm levado a investigar as diversas variações interespecíficas nos padrões de defesas de planta. Os compostos fenólicos e o nitrogênio foliar agiram de acordo com os padrões propostos pela HDR. Já a esclerofilia foi afetada pelas condições de luminosidade dos estágios pioneiros. Porém, tais características não influenciaram a perda de área foliar ao longo dos estágios sucessionais. Tal fato demonstra a seleção de espécies com diferentes estratégias de vida e mudanças fenotípicas em relação as variações nas condições ambientais de cada estágio. Apesar das características foliares não afetarem a herbivoria, foi observado uma relação positiva desta com ambientes mais complexos. Assim, entender a

herbivoria em ambientes como as florestas decíduas são difíceis e estudos em longo prazo e com abordagens empíricas são necessários para descrever tais padrões em uma FTS.

6. Referências Bibliográficas

- AGRAWAL, A., 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science* 279:1201–1202.
- AGRAWAL, A. A, AND M. FISHBEIN, 2006. Plant defense syndromes. *Ecology* 87:132–149.
- AGRAWAL, A.A., 2006. Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecology and Evolution* 22:103–109.
- ANTUNES, F., 1994. Caracterização-Caatinga do Estado de Minas Gerais. *Inf. Agro* 17: 15–19.
- AXMACHER, J.C., G. BREHM, A. HEMP, H. TÜNTE, H.V.M. LYARUU, K. MÜLLER-HOHENSTEIN AND K. FIEDLER, 2009. Determinants of diversity in afro-tropical herbivorous insects (Lepidoptera: Geometridae): plant diversity, vegetation structure or abiotic factors? *Journal of Biogeography* 36:337–349.
- BECERRA, J.X., 1997. Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. *Science* 276:253–256.
- BENNETT, R., R. WALLSGROVE, N. BENNETT AND M.WALLSGROVE, 1994. Tansley secondary review metabolites in plant defence mechanisms. *New Phytologist* 127:617–633.
- BERNAYS, E., 1998. Evolution of feeding behavior in insect herbivores. *BioScience* 48:35–44.
- BERNAYS, E. AND O. MINKENBERG, 1997. Insect herbivores: different reasons for being a generalist. *Ecology* 78:1157–1169.
- BJORKMAN, O. AND B. DEMMIG-ADAMS, 1995. 2 Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. *Ecophysiology of Photosynthesis* 2:17–46.
- BOEGE, K., 2004. Induced responses in three tropical dry forest plant species—direct and indirect effects on herbivory. *Oikos* 107:541–548.
- BOEGE, K., 2005. Herbivore attack in *Casuarina nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture. *Oecologia* 143:117–125.
- BRAVO, L., 1998. Polyphenols: chemistry, dietary sources, metabolism, and nutritional significance. *Nutrition reviews* 56:317–333.
- BROWN, B.J. AND J.J. EWEL, 1987. Herbivory in complex and simple tropical successional ecosystems. *Ecological Society of America* 68:108–116.

- BRYANT, J.P., F.S. CHAPIN AND D.R. KLEIN, 1983. Carbon / Nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40:357–368.
- CLOSE, D.C. AND C. MCARTHUR, 2002. Rethinking the role of many plant phenolics – protection from photodamage not herbivores ? *Oikos* 99:166–172.
- COLEY, P., 1982. Rates of herbivory on different tropical trees. *Committee on Evolutionary Biology* 123–132.
- COLEY, P.D., 1983. Herbivory and Defensive Characteristics of Tree Species in a Lowland Tropical Forest. *Ecological Society of America* 53:209–234.
- COLEY, P.D. AND T.M. AIDE, 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad leaved forest. *In Plant-animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions* (eds P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes & W. W. Benson). John Wiley & Sons, New York 25–49.
- COLEY, P.D. AND J.A. BARONE, 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305–335.
- COLEY, P.D., J.P. BRYANT AND F.S. CHAPIN, 1985. Resource availability and plant antiherbivory defense. *Science* 230:895–899.
- CORNELISSEN, T. AND G.W. FERNANDES, 2001. Defence, growth and nutrient allocation in the tropical shrub *Bauhinia brevipes* (Leguminosae). *Austral Ecology* 26:246–253.
- CRAWLEY, M., 2002. *Statistical computing: an introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley&Sons, London, UK.
- DIAS, A.T.C., J. TRIGO AND T. LEWINSOHN, 2010. Bottom-up effects on a plant-endophage-parasitoid system: The role of flower-head size and chemistry. *Austral Ecology* 35:104–115.
- DIRZO, R. AND C.A. DOMÍNGUEZ, 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forest. *In Seasonally Dry Tropical Forest* In: Bullock SH Money A. and Medina E.(eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. Cambridge, UK 304-309.
- DUFFEY, S. AND M. STOUT, 1996. Antinutritive and toxic components of plant defense against insects. *Archives of insect biochemistry and physiology* 37: p.3–37.
- DYER, L.A. AND D.K. LETOURNEAU, 1999. Relative strengths of top-down and bottom-up forces in a tropical forest community. *Oecologia* 119:265p.
- EHRlich, P., AND P. RAVEN, 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18:586–608.

- EMBRAPA - Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Centro Nacional de Pesquisas de solos (1997). Manual de métodos de de análise de solo. 2 ed. Rio de Janeiro. Embrapa CNPS 212p.
- ENDARA, M.J. AND P.D. COLEY, 2011. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology* 25:389–398.
- FACCION, G., 2011. Características foliares de espécies arbóreas e sucessão ecológica em uma floresta tropical seca. Dissertação de mestrado em Ciências Biológicas, Ecologia e Conservação da Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros, Minas Gerais.
- FEENY, P., 1976. Plant apparency and chemical defense. *Biochemical Interactions Between Plants and Insects* 1:1–40.
- FILIP, V., R. DIRZO, J.M. MAASS AND J. SARUKHAN, 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.
- FINKE, D.L. AND R.F. DENNO, 2002. Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation : implications for prey suppression. *Ecology* 83:643–652.
- FRAENKEL, G.S., 1959. The raison d'Être of secondary plant substances. *Science* 129:1466–1470.
- FRITZ, R., C. HOCHWENDER, D. LEWKIEWICZ, S. BOTHWELL AND C. ORIANI, 2001. Seedling herbivory by slugs in a willow hybrid system: developmental changes in damage, chemical defense, and plant performance. *Oecologia* 129:87–97.
- GANIER, E. AND G. LAURENT, 1994. Leaf anatomy , specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist* 128:725–736.
- GASSMANN, A.J. AND D.J. FUTUYMA, 2006. Adaptations of an insect to a novel host plant : a phylogenetic approach. *Functional Ecology* 20:478–485.
- GERSHENZON, J., 1984. Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. In B. N. Timmermann, C. Steelink, and F. A. Leows (eds.), *Phytochemical Adaptations to Stress*. Plenum Press, New York.
- GLENDINNING, J.I., 2002. How do herbivorous insects cope with noxious secondary plant compounds in their diet? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 104:15–25.
- GONÇALVES-ALVIM, S.J., G. KORNDORF AND G.W. FERNANDES, 2006. Sclerophylly in *Qualea parviflora* (Vochysiaceae): influence of herbivory, mineral nutrients, and water status. *Plant Ecology* 187:153–162.

- HAGERMAN, A., 1987. Radial diffusion method for determining tannin in plant extracts. *Journal of Chemical Ecology* 13:437–449.
- HARTLEY, S.E., 2001. Plant interactions with biotic factors. *Encyclopedia of life Sciences* 1–10.
- HÄTTENSCHWILER, S. AND P. VITOUSEK, 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* 15:238–243.
- HERMS, D.A. AND W.MATTSON, 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quartely Review of Biology* 67:283–335.
- HOCHULI, D.F., 1996. The Ecology of Plant/insect Interactions: Implications of digestive strategy for feeding by phytophagous insects. *Oikos* 75:133–141.
- HOLDRIDGE, L., 1967. *Life Zone Ecology*, Tropical Science Center. San Jose, Costa Rica 206p.
- HOUGEN-EITZMAN, D., AND M. RAUSHER, 1994. Interactions between herbivorous and plant-insect coevolution. *The American Naturalist* 143:677–697.
- HUNTLY, N., 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:477–503.
- HUNTLY, N., 2007. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:477–503.
- HURLBERT, S., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological monographs* 54:187–211.
- J. DUDT, AND D. SHURE, 1994. The Influence of Light and Nutrients on Foliar Phenolics and Insect Herbivory. *Ecology* 75:86–98.
- JACTEL, H. AND E.G. BROCKERHOFF, 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology letters* 10:835–848.
- KARBAN, R., 2011. The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Functional Ecology* 25: p.339–347.
- KARBAN, R., AND I.T. BALDWIN, 1997. Induced response to herbivory. *Ecology* 239:185–186.
- KURSAR, T., AND P.. COLEY, 2003. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology* 31:929–949.
- LANGELLOTTO, G.A., 2002. Aggregation of invertebrate predators in complex structural habitats: role of altered cannibalism intraguild predation, prey availability and microclimate. PhD, University of Maryland (Entomology), College Park, Md.

- LANGELLOTTO, G.A., AND R.F. DENNO, 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139:1–10.
- LAWTON, J. AND P. PRICE, 1979. Species richness of parasites on hosts: agromyzid flies on the British Umbelliferae. *The Journal of Animal Ecology* 48:619–637.
- LAWTON, J.H. AND D.R. STRONG, 1981. Community Patterns and Competition in Folivorous Insects. *American Society of Naturalists* 118:317–338.
- LEWINSOHN, T.M., V. NOVOTNY AND Y. BASSET, 2005. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:597–620.
- LOVELESS, A., 1961. A nutritional interpretation of sclerophylly based on differences in the chemical composition of sclerophyllous and mesophytic leaves. *Annals of Botany* 25:168–184.
- LOVELESS, A., 1962. Further evidence to support a nutritional interpretation of sclerophylly. *Annals of Botany* 36:551–561.
- LUCAS, P.W., I.M. TURNER, N.J. DOMINY, AND N. YAMASHITA, 2000. Mechanical defences to herbivory. *Annals of Botany* 86:913–920.
- MELO, G.A., M.M. SHIMIZU, AND P. MAZZAFERA, 2006. Polyphenoloxidase activity in coffee leaves and its role in resistance against the coffee leaf miner and coffee leaf rust. *Phytochemistry* 67:277–85.
- MEYER, S., Z.G. CEROVIC, Y. GOULAS, P. MONTPIED, S. DEMOTES-MAINARD, L.P.R. BIDEL, I. MOYA, AND E. DREYER, 2006. Relationships between optically assessed polyphenols and chlorophyll contents, and leaf mass per area ratio in woody plants: a signature of the carbon-nitrogen balance within leaves? *Plant, Cell and Environment* 29:1338–1348.
- MITHÖFER, A., AND W. BOLAND, 2012. Plant defense against herbivores: Chemical Aspects. *Annual review of plant biology* 63:431–50.
- MORAN, M., AND A. SCHEIDLER, 2002. Effects of nutrients and predators on an old-field food chain: interactions of *top-down* and *bottom-up* processes. *Oikos* 98:116–124.
- NEVES, F., L. ARAÚJO, M.M. ESPÍRITO-SANTO, M. FAGUNDES, G.W FERNANDES, G. SANCHES-AZOFEIFA AND M. QUESADA, 2010. Canopy herbivory and insect herbivore diversity in a dry forest – savanna transition in Brazil. *Biotropica* 42:112–118.
- NEVES, F.S., J.S. SILVA, M.M. ESPÍRITO-SANTO, AND G.W FERNANDES. Insect Herbivores and Leaf Damage along Successional and vertical Gradients in a Tropical Dry Forest. *Biotropica* 1–48p.

- PEEL, M., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Science* 11:1633–1644.
- PEZZINNI, F., D. BRANDÃO, B. RANIERI, M.M. ESPÍRITO-SANTO, C. JACOBI, AND G.W. FERNANDES, 2008. Polinização, dispersão de sementes e fenologia de espécies arbóreas no Parque Estadual da Mata Seca. *MG Biota* 1:37–45.
- POORTER, L., M. VAN DE PLASSCHE, S. WILLEMS, AND R.G.A. BOOT, 2004. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology* 6:746–54.
- POWER, M., 1992. *Top-down* and *bottom-up* forces in food webs: do plants have primacy. *Ecological Society of America* 73:733–746.
- PRICE, P., 1992. The resource-based organization of communities. *Biotropica* 24:273–282.
- PRICE, P.W., 1997. *Insect ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- PRICE, P.W., 2002. Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research* 17:241–247.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2012. *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. Image J. U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, <http://rsb.info.nih.gov/ij>.
- RICKLEFS, R.E. AND R.J. MARQUIS, 2012. Species richness and niche space for temperate and tropical folivores. *Oecologia* 168:213–220.
- SCHERBER, C. ET AL., 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468:553–556.
- SILVA, J.O., M.M. ESPÍRITO-SANTO, AND G.A. MELO, 2012. Herbivory on *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest. *Arthropod-Plant Interactions* 6:45–57.
- SOBRADO, M. AND E. MEDINA, 1980. General morphology, anatomical structure and nutrient content of sclerophyllous leaves of the “Bana” vegetation of Amazonas. *Oecologia* 45:341–345.
- SCARIOT, A. AND A. C. SEVILHA. 2005. Biodiversidade, estrutura e conservação de florestas estacionais decíduais no Cerrado. In *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação*. A. Scariot, J. M. Felfili, and J. M. Sousa-Silva (Eds.). Ministério do Meio Ambiente, Brasília, Brasil 123-129p.

- STAMP, N., 2003. Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *The Quarterly Review of Biology* 78:23–55.
- SWAIN, T., 1977. Secondary compounds as protective agents. *Annual Review of Plant Physiology* 28:479–501.
- SWAIN, T., AND W.. HILLIS, 1959. The phenolic constituents of *Prunus Domestica* I. The quantitative analysis of phenolic constituents. *Sci Food Agric* 63–68p.
- SYMONDSON, W.O.C., K.D. SUNDERLAND AND M.H. GREENSTONE, 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review Entomology* 47:561–594.
- TEDESCO, M., C. GIANELLO, C. BIASSANI, H. BOHNEN, AND S.WOLKWEISS, 1995. Análise de solo, plantas e outros materiais. Porto Alegre. Universidade Federal do Rio Grande do Sul 174p.
- TURNER, I., 1994. Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology* 8:669–675.
- WINK, M., 2003. Evolution of secondary metabolites from an ecological and molecular phylogenetic perspective. *Phytochemistry* 64:3–19.

Tabela 1. Valores médios (média \pm EP) das características estruturais de árvores (altura, área basal e densidade) e o índice de complexidade de Holdrige (HCI) em três estágios sucessionais em três unidades de conservação do norte de Minas Gerais. Diferenças entre as características estruturais foram testadas através de modelos lineares generalizados e letras diferentes indicam diferenças significativas.

Estágios sucessionais	Características estruturais				
	Riqueza	Altura (m)	Densidade (ind/ha ^{-0.1})	Área basal (m ² /ha)	HCI
Inicial	16.4 (\pm 2.35) ^a	4.76 (\pm 0.58) ^a	63.0 (\pm 16.41) ^a	5.86 (\pm 1.43) ^a	3.51 (\pm 1.5) ^a
Intermediário	33.2 (\pm 2.33) ^b	6.12 (\pm 0.31) ^b	154.6 (\pm 24.12) ^b	11.75 (\pm 3.08) ^a	45.02 (\pm 16.22) ^b
Tardio	20.8 (\pm 3.45) ^a	6.74(\pm 0.40) ^b	131.3 (\pm 34.88) ^b	16.97 (\pm 0.92) ^b	33.33 (\pm 5.5) ^b

Tabela 2. Caracterização do conteúdo de nutrientes do solo (média \pm EP) ao longo de três estágios sucessionais em áreas de florestas tropicais secas em três unidades de conservação no norte de Minas Gerais. A concentração de cada nutriente do solo foi comparada entre os estágios sucessionais através de modelos lineares generalizados.

Nutrientes	Estágios sucessionais			<i>F</i>	<i>p</i>
	Inicial	Intermediário	Tardio		
pH	5.36 (\pm 0.26)	5.84 (\pm 0.29)	6.26 (\pm 0.35)	2.151	0.15
P (g.Kg-1)	38.30 (\pm 3.76)	36.98 (\pm 4.28)	40.54 (\pm 3.86)	0.204	0.81
K (g.Kg-1)	67.66 (\pm 22.97)	105.46 (\pm 44.42)	104.08 (\pm 59.31)	0.229	0.79
Ca (mg/L)	1.66 (\pm 0.53)	4.00 (\pm 1.20)	4.74 (\pm 1.41)	2.707	0.16
Mg (mg/L)	0.66 (\pm 0.21)	1.48 (\pm 0.51)	1.96 (\pm 0.69)	1.639	0.23
Al (mg/L)	0.60 (\pm 0.24)	0.20 (\pm 0.15)	0.10 (\pm 0.10)	2.234	0.14
Matéria Orgânica (Dag/Kg)	2.81 (\pm 0.35)	4.08 (\pm 0.35)	3.10 (\pm 0.38)	3.212	0.07

Tabela 3. Modelos lineares generalizados completos construídos para testar os efeitos do estágio, espécie, complexidade, interação estágio*espécie, complexidade*estágio, sobre a área foliar perdida, concentrações de tanino, compostos fenólicos, nitrogênio e esclerofilia, bem como os efeitos das concentrações de taninos, compostos fenólicos, nitrogênio e esclerofilia sobre área foliar perdida em áreas de florestas tropicais secas em três unidades de conservação no norte de Minas Gerais.

Variável resposta	Variável explicativa	Df	Deviance	Resid.Df	Resid.Dev	F	P
Área foliar perdida	Estágio	2	6.5	263	367.1	2.31	0.101
	Espécie	26	256.5	239	117.1	20.73	<0.001
	Estágio*Espécie	17	279.5	220	94.1	15.1	<0.001
	Complexidade	1	0.1	12	0.1	6.987	0.025
	Complexidade*estágio	2	0.02	10	0.1	0.909	0.434
	Taninos	1	13.756	272	378.430	9.5014	0.002
	Fenólicos	1	2.468	272	389.717	1.6977	0.194
	Esclerofilia	1	5.559	272	386.627	3.8216	0.052
	Nitrogênio	1	0.898	272	391.288	0.6123	0.435

Tabela 3. Continuação

Variável resposta	Variável explicativa	Df	Deviance	Resid.Df	Resid.Dev	F	P
Taninos	Estágio	2	11236.8	263	1486308.7	2.159	0.118
	Espécie	26	824462.4	237	661846.3	12.19	<0.001
	Estágio*Espécie	17	89410.3	220	572436.0	2.021	0.011
	Complexidade	1	2439.1	12	13625.3	1.974	0.190
	Complexidade*estágio	2	1270.9	10	12354.3	0.514	0.613
Fenólicos	Estágio	2	279136.1	263	5191406.5	12.3	<0.001
	Espécie	26	2341446.6	237	2849959.9	7.938	<0.001
	Estágio*Espécie	17	2341446.6	220	2495911.2	1.836	0.025
	Complexidade	1	354048.7	12	49445.7	6.819	0.026
	Complexidade*estágio	2	26359.7	10	38657.2	1.395	0.292
MFE	Estágio	2	0.005	263	0.02	60.01	<0.001

Tabela 3.Continuação

Variável resposta	Variável explicativa	Df	Deviance	Resid.Df	Resid.Dev	F	P
	Espécie	26	0.009	237	0.01	8.326	<0.001
	Estágio*Espécie	17	0.003	220	0.01	4.972	<0.001
	Complexidade	1	0.0002	12	0.0003	10.14	0.010
	Complexidade*estágio	2	0.0001	10	0.0002	2.648	0.119
Nitrogênio	Estágio	2	235544.9	263	532535.2	95.02	<0.001
	Espécie	26	141863.1	237	390672.1	4.402	<0.001
	Estágio*Espécie	17	117983.7	220	272688.4	5.599	<0.001
	Complexidade	1	1200.7	12	20798.7	1.304	0.280
	Complexidade*estágio	2	11591.5	10	9207.3	6.295	0.017

Legendas das figuras

Figura 1. Localização do Parque Estadual Lagoa do Cajueiro, Reserva Biológica Serra Azul e Reserva Biológica Jaíba, nos municípios de Matias Cardoso, Serra Azul e Jaíba, Minas Gerais.

Figura 2. Porcentagem de área foliar perdida, esclerofilia foliar (g/cm^2), concentração de tanino ($\mu\text{g}/\text{g}$), concentração de fenóis totais ($\mu\text{g}/\text{g}$) e concentração de nitrogênio (%) em espécies arbóreas ao longo de três estágios sucessionais: inicial, intermediário e tardio em áreas de florestas tropicais secas em três unidades de conservação no norte de Minas Gerais. Letras diferentes dentro das colunas representam diferenças significativas (Média \pm EP).

Figura 3. Relação entre a porcentagem de área foliar perdida e concentração de tanino ($\mu\text{g}/\text{g}$) (A); e da área foliar perdida (B), concentração de fenóis ($\mu\text{g}/\text{g}$) (C) e esclerofilia (g/cm^2) (D) com a complexidade ambiental em áreas de florestas tropicais secas em três unidades de conservação no norte de Minas Gerais.

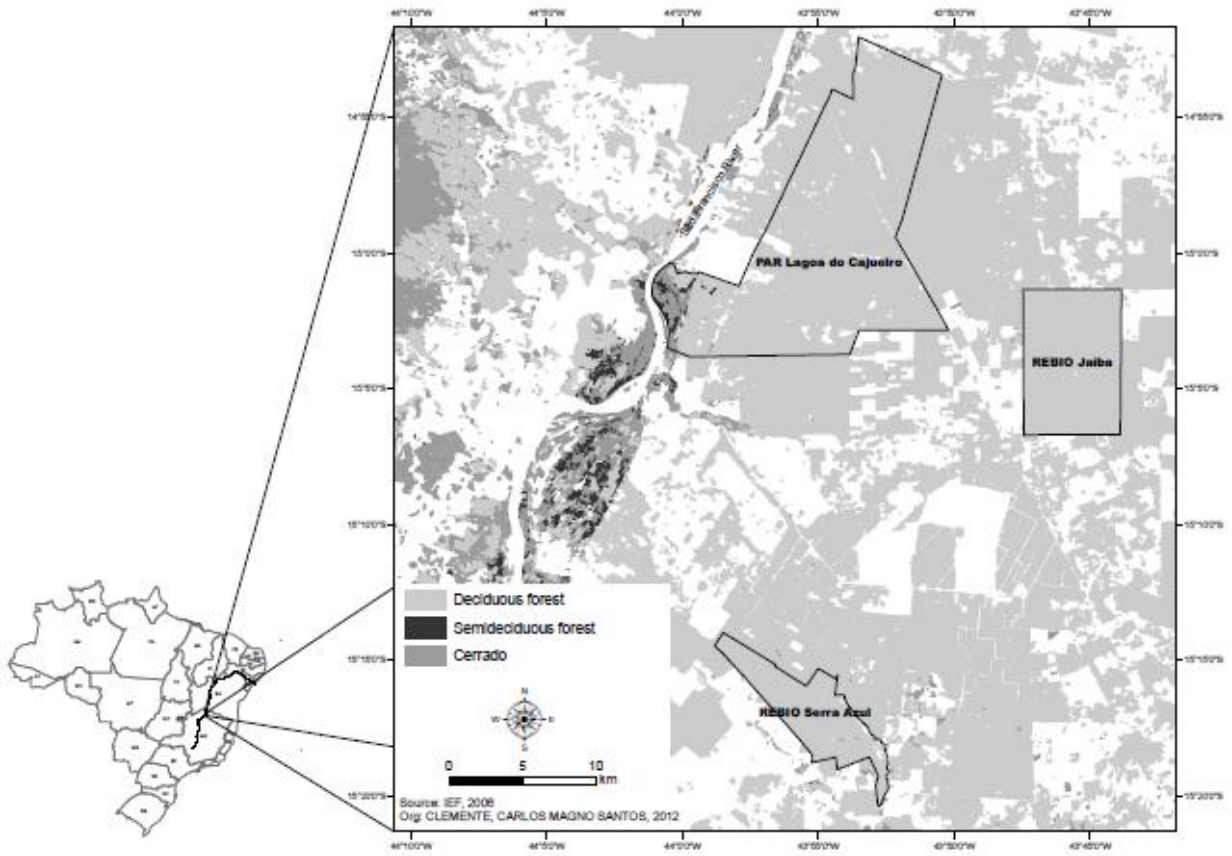


Figura 1

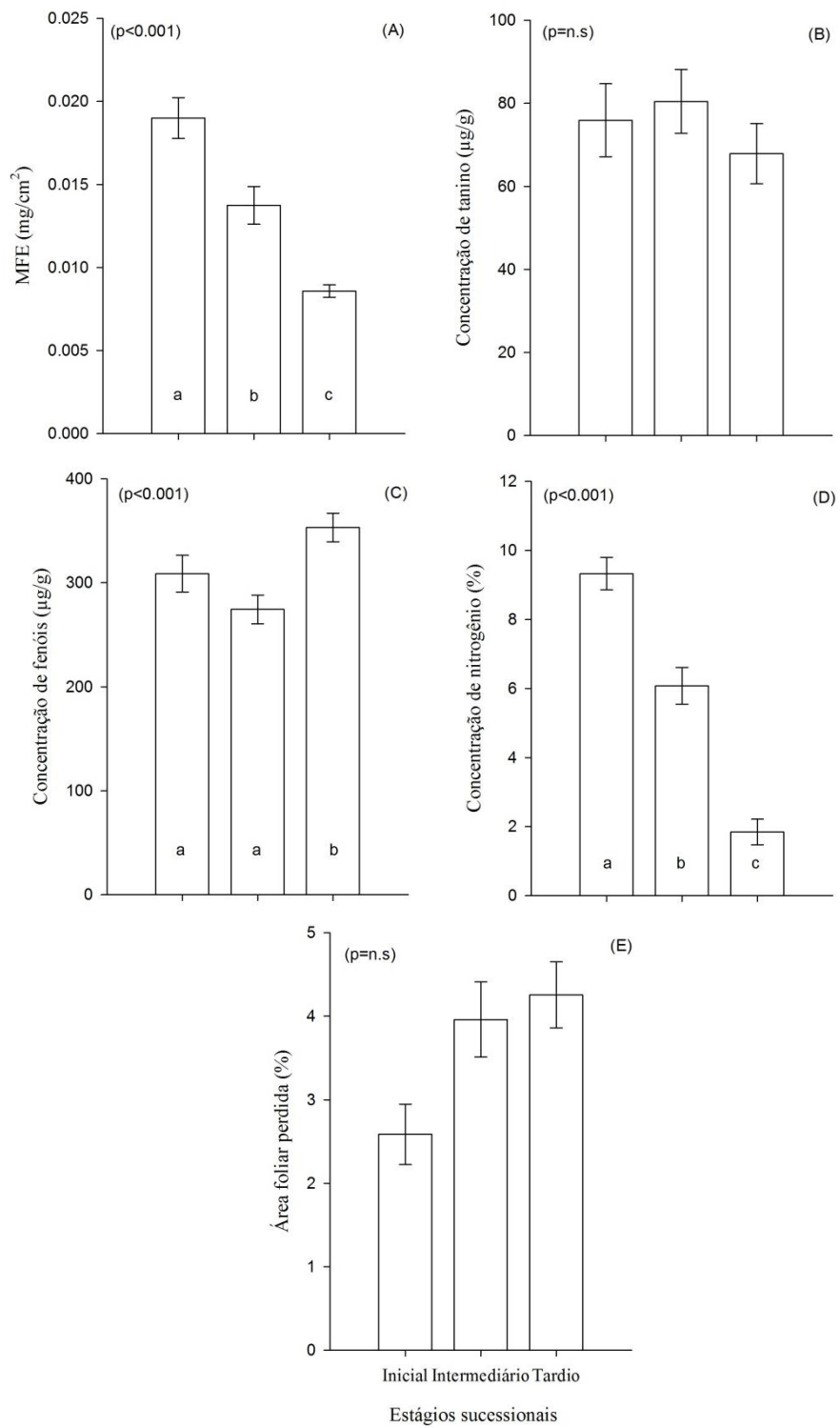


Figura 2

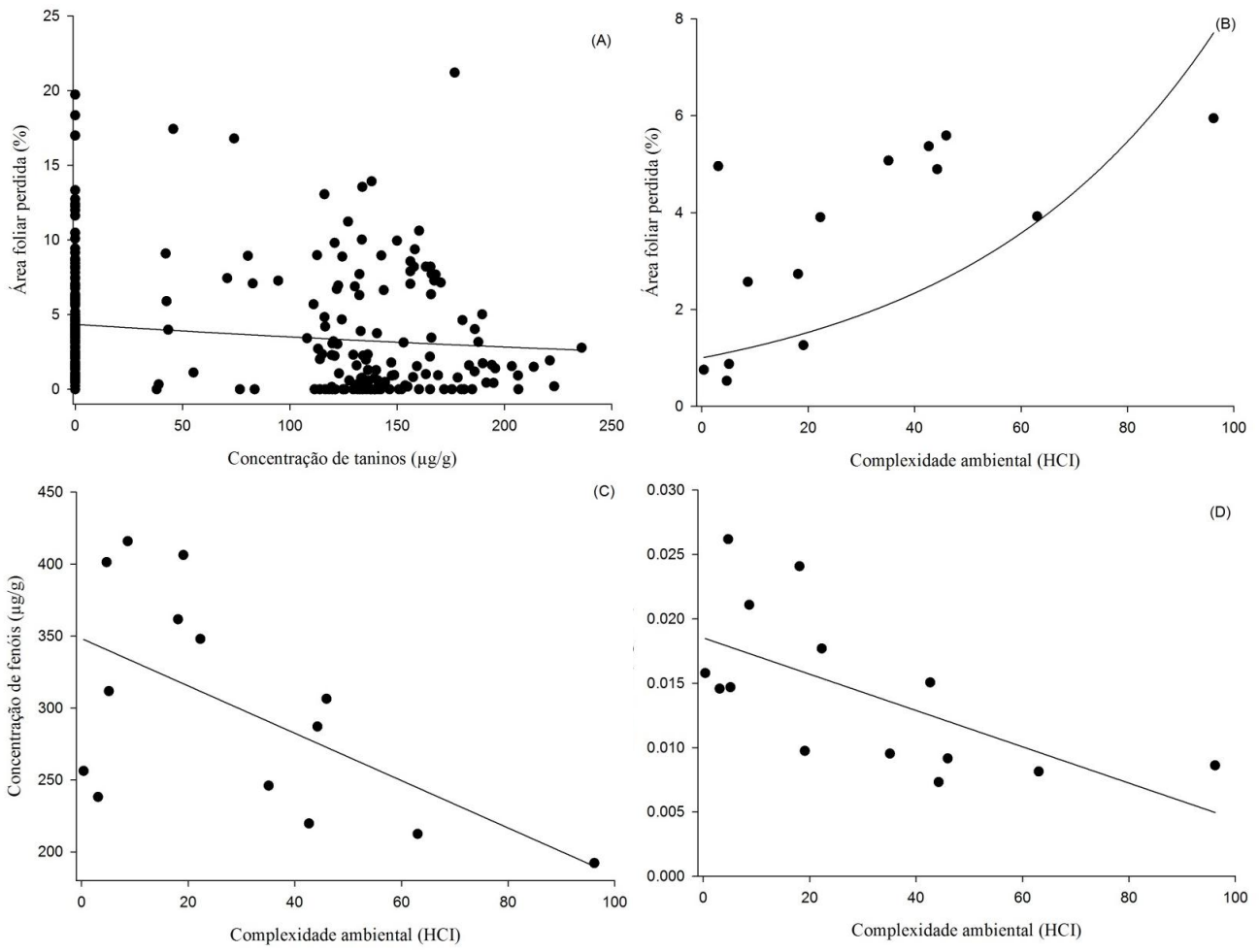


Figura 3

Apêndice 1 - Números de indivíduos (N) e valores médios de herbivoria (%), esclerofilia (g/cm²), tanino (µg/g), fenóis (µg/g) e nitrogênio (%) para cada espécie amostrada em três unidades de conservação no norte de Minas Gerais. As espécies que apresentaram mais de três indivíduos por estágio tiveram seus valores calculados para cada um deles.

Espécie	N	Herbivoria	Esclerofilia	Tanino	Polifenóis	Nitrogênio
<i>Acacia farnesiana</i>						
Inicial	4	0	0.024 ± 0.003	138.61 ± 8.86	426.02 ± 188.27	11.21 ± 1.44
<i>Acacia langsdorffii</i>						
Inicial	3	0	0.024 ± 0.004	130.63 ± 8.76	289.01 ± 71.42	10.91 ± 1.38
Intermediário	3	0	0.006 ± 0.001	127.83 ± 15.49	209.55 ± 74.87	0.04 ± 0.04
<i>Anadenanthera colubrina</i>						
Inicial	3	0	0.028 ± 0.003	189.03 ± 15.87	346.05 ± 45.69	4.97 ± 4.79
Tardio	4	0	0.016 ± 0.01	174.60 ± 7.42	474.64 ± 98.25	5.05 ± 5.29
<i>Aspidosperma pyriformium</i>						
Tardio	5	1.57 ± 1.28	0.009 ± 0.001	0	168.713 ± 207.45	0
<i>Aspidosperma subincanum</i>						
Intermediário	10	10.51 ± 5.21	0.01 ± 0.002	52.527 ± 62.18	121.39 ± 80.35	3.37 ± 3.66
<i>Casearia selloana</i>						
Tardio	5	3.63 ± 3.98	0.007 ± 0.003	102.22 ± 57.39	472.74 ± 150.38	0.05 ± 0.11

Apêndice1. Continuação

Espécie	N	Herbivoria	Esclerofilia	Tanino	Polifenóis	Nitrogênio
<i>Chloroleucon foliolosum</i>						
Intermediário	5	0	0.01 ± 0.004	74.48 ± 68.49	201.83 ± 81.77	0.52 ± 0.70
<i>Combretum duarteanum</i>						
Intermediário	7	1.54 ± 0.96	0.015 ± 0.013	196.33 ± 22.87	379.72 ± 87.00	4.50 ± 3.3
Tardio	13	9.21 ± 5.33	0.007 ± 0.001	102.10 ± 72.76	369.14 ± 114.33	0.20 ± 0.70
<i>Combretum leprosum</i>						
Intermediário	10	4.96 ± 3.22	0.009 ± 0.003	89.52 ± 95.03	303.46 ± 90.6	6.91 ± 2.96
Tardio	12	4.64 ± 2.54	0.008 ± 0.002	90.15 ± 82.34	353.52 ± 98.78	0.2 ± 0.69
<i>Combretum mellifluum</i>						
Intermediário	3	2.66 ± 2.41	0.009 ± 0.002	216.27 ± 23.94	470.98 ± 59.70	3.79 ± 3.36
<i>Dalbergia cearensis</i>						
Tardio	5	9.71 ± 3.73	0.006 ± 0.001	61.87 ± 58.16	390.32 ± 34.90	1.91 ± 3.88
<i>Galipea ciliata</i>						
Intermediário	10	2.49 ± 0.98	0.005 ± 0.002	23.47 ± 49.49	217.51 ± 72.59	4.10 ± 4.99
Tardio	18	1.87 ± 1.26	0.006 ± 0.002	16.98 ± 43.59	266.83 ± 97.42	4.87 ± 5.49
<i>Goniorrhachis marginata</i>						
Inicial	5	5.05 ± 1.82	0.012 ± 0.001	82.42 ± 49.96	134.75 ± 59.54	9.66 ± 0.44
Intermediário	9	3.96 ± 3.02	0.012 ± 0.003	45.26 ± 68.56	184.92 ± 168.03	10.75 ± 1.63

Apêndice1. Continuação.

Espécie	N	Herbivoria	Esclerofilia	Tanino	Polifenóis	Nitrogênio
Tardio	4	3.73 ± 1.23	0.011 ± 0.002	57.55 ± 66.46	185.76 ± 48.08	0.38 ± 0.45
<i>Lonchocarpus minor</i>						
Tardio	4	0	0.004 ± 0	30.41 ± 39.76	173.52 ± 135.84	6.22 ± 7.14
<i>Machaerium acutifolium</i>						
Inicial	4	5.52 ± 2.40	0.014 ± 0.004	10.55 ± 21.1	407.41 ± 63.41	10.88 ± 0.55
Intermediário	9	4.64 ± 2.03	0.008 ± 0.003	0	381.67 ± 105.26	14.35 ± 6.46
Tardio	10	2.86 ± 1.51	0.008 ± 0.002	0	454.36 ± 74.84	0.71 ± 0.96
<i>Machaerium villosum</i>						
Inicial	4	7.52 ± 2.78	0.019 ± 0.008	0	182.30 ± 82.93	12.33 ± 4.34
Tardio	2	3.15 ± 2.38	0.007 ± 0	0	529.96 ± 25.46	6.88 ± 8.68
<i>Myracrodruon urundeuva</i>						
Inicial	5	3.45 ± 1.95	0.019 ± 0.011	125.43 ± 8.64	333.45 ± 68.50	6.41 ± 3.59
Intermediário	5	3.92 ± 3.3	0.024 ± 0.021	100.76 ± 49.26	293.17 ± 181.90	0.30 ± 0.62
Tardio	10	3.01 ± 2.06	0.011 ± 0.003	135.80 ± 54.00	381.64 ± 152.96	0.1 ± 0.17
Não identificada						
Inicial	3	0.21 ± 0.36	0.006 ± 0.002	0	115.75 ± 9.72	10.06 ± 1.57
<i>Piptadenia moniliformis</i>						

Apêndice 1. Continuação

Espécie	N	Herbivoria	Esclerofilia	Tanino	Polifenóis	Nitrogênio
Inicial	15	0.98 ± 0.87	0.029 ± 0.01	130.26 ± 37.98	392.22 ± 70.42	8.25 ± 3.42
Intermediário	8	0.24 ± 0.23	0.025 ± 0.007	141.49 ± 6.50	361.77 ± 84.87	9.07 ± 4.27
<i>Poincianella pluviosa</i>	15	8.67 ± 2.57	0.012 ± 0.002	87.80 ± 77.13	369.67 ± 90.88	3.54 ± 4.63
Intermediário	5	8.52 ± 3.93	0.011 ± 0.003	99.22 ± 60.92	339.21 ± 136.79	9.72 ± 1.47
Tardio	10	8.74 ± 1.84	0.013 ± 0.001	82.09 ± 86.59	384.89 ± 61.30	0.45 ± 0.73
<i>Pterodon abruptus</i>						
Intermediário	5	0.04 ± 0.09	0.013 ± 0.004	0	231.43 ± 117.60	3.28 ± 4.17
<i>Schinopsis brasiliensis</i>						
Intermediário	4	1.49 ± 0.52	0.013 ± 0.009	161.49 ± 22.70	353.10 ± 165.06	0.09 ± 0.08
<i>Senegalia polyphylla</i>						
Inicial	4	0	0.016 ± 0.003	19.18 ± 38.36	469.19 ± 50.95	12.45 ± 9.07
Intermediário	4	0	0.046 ± 0.005	125.73 ± 14.22	239.30 ± 194.63	7.54 ± 5.06
<i>Senna spectabilis</i>						
Inicial	3	2.33 ± 0.23	0.01 ± 0.004	0	30.955 ± 13.35	12.35 ± 2.37
<i>Tabaroa catinguicola</i>						
Inicial	5	6.15 ± 2.40	0.014 ± 0.002	0	386.034 ± 80.01	8.267 ± 0.75

