

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

FERNANDO HENRIQUE DE SENA

ATRIBUTOS ANTI-HERBIVORIA DE DIFERENTES GRUPOS FUNCIONAIS EM
FLORESTA TROPICAL SAZONAL SECA

Recife

2020

FERNANDO HENRIQUE DE SENA

**ATRIBUTOS ANTI-HERBIVORIA DE DIFERENTES GRUPOS FUNCIONAIS EM
FLORESTA TROPICAL SAZONAL SECA**

Trabalho de Tese apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito para obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Ecologia e Conservação

Linha de pesquisa: Ecologia de Populações e Comunidades

Orientadora: Prof^ª Dra. Jarcilene Silva de Almeida

Recife

2020

Catálogo na fonte
Elaine C Barroso
(CRB4 1728)

Sena, Fernando Henrique de
Atributos anti-herbivoria de diferentes grupos funcionais em floresta tropical sazonal
seca / Fernando Henrique de Sena – 2020.

101 f.: fig., tab.

Orientadora: Jarcilene Silva de Almeida
Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de
Biotecnologia. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, 2020.
Inclui referências e anexos.

1. Florestas tropicais sazonalmente secas 2. Herbivoria 3. Compostos
fenólicos I. Almeida, Jarcilene Silva de (orient.) II. Título.

634.909811

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2020- 123

FERNANDO HENRIQUE DE SENA

**ATRIBUTOS ANTI-HERBIVORIA DE DIFERENTES GRUPOS FUNCIONAIS EM
FLORESTA TROPICAL SAZONAL SECA**

Trabalho de Tese apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito para obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

APROVADA EM: 19/02/2020

BANCA EXAMINADORA:

Dra. Jarcilene Silva de Almeida (Orientadora)- UFPE

Dr. Hiram Marinho Falcão- UPE

Dra. Natália Maria Corte Real de Castro- UNIBRA

Dr. Rodrigo de Queiroga Miranda- UFPE

Dra. Tatiane Gomes Calaça Menezes- UNIVASF

Ao meu amado sobrinho Bernardo Sena, dedico.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, por ter dado todas as forças para seguir nessa longa jornada.

Aos meus pais, Severina e Francisco, pelo total apoio em tudo na minha vida, aos ensinamentos, educação e acima de tudo, o amor. Vocês são a razão da minha vida!

Ao meu irmão Francisco, que me presenteou com um dos maiores tesouros da minha vida, o meu sobrinho Bernardo. O teu tio “Ain” te ama demais.

A toda minha família em especial tios (as), meus primos Daniel, João, Fernanda e Fernando Neto, pelos ótimos momentos que compartilhamos juntos, com muita alegria e união.

À minha orientadora Jarcilene Almeida, pelo apoio e incentivo nesses quase dez anos de trabalhos juntos, iniciados desde a graduação.

À Silva Santos e Bruno Lustosa, para além da nossa grande amizade, terem enfrentado comigo as batalhas em campo e no laboratório. Aos que também embarcaram com a gente nessa jornada, desde o comecinho, sempre apoiando uns aos outros nesses quatro anos: Camila Miranda, Lucas Costa, Laís Lima e Silvia Caroline. Obrigado pessoal.

A todos do “Julgatiellys”, que, além da turma anterior, ainda conta com Lígia, Mari Dias, Dani e Rodolfo. Obrigado pela amizade, festas e companheirismo de vocês. Vocês são maravilhosos e tudo pra mim.

Aos queridos, Anderson, Aline, Caio, Ernani, Hericson, Igor, Luan, Lucas, Luiz Henrique, Matheus, Netinho, Nathália e Mariana. Meu muito obrigado pela amizade e apoio, sempre que precisei.

Aos integrantes do Laboratório de Interações Multitróficas (LIM), os antigos e novatos, pelo apoio necessário durante todos esses anos, em especial à Gyslainne, Joanny, Raphael, Wellysson e Ana Beatriz.

Ao Instituto Fazenda Tamanduá e o Dr. Pierre Landolt, pela liberação de sua fazenda para a realização deste trabalho com todo apoio de segurança e logística.

A todo o pessoal do Departamento de Energia Nuclear, Laboratório de Fisiologia Vegetal e Laboratório de Ecologia Aplicada e Fitoquímica pela disponibilidade de toda infra-estrutura desses laboratórios para a realização de etapas importantes desta tese.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UFPE.

A Fundação de Amparo a Ciência e Tecnologia de Pernambuco pela concessão da bolsa de estudo.

Todo dia de manhã é nostalgia das besteiras que fizemos ontem!

(Fernando Anitelli)

RESUMO

A herbivoria é uma das interações ecológicas mais dominantes na natureza, com efeitos sobre o funcionamento e a estruturação de ecossistemas florestais. As plantas, no entanto, não são passivas aos ataques dos herbívoros e apresentam mecanismos para resistir ou tolerar a herbivoria, especialmente em suas características foliares. Especificamente, essas características podem ser modificadas conforme às variações ambientais, a exemplo de florestas em distintas etapas de sucessão ecológica, gerando implicações na incidência e no ataque dos herbívoros, e no percentual de herbivoria das plantas. Deste modo, este trabalho teve por objetivo: I- Identificar a presença de grupos funcionais a partir de características foliares de defesas de plantas ocorrentes em Floresta Sazonalmente Seca; II- Relacionar seus níveis de herbivoria foliar; III- Avaliar características de defesas foliares em plantas ao longo da sucessão e sua influência nas interações com herbívoros a partir da taxa de herbivoria. O estudo foi desenvolvido em estádios de sucessão inicial e tardio durante duas estações chuvosas consecutivas. Foram analisadas características físicas foliares (área foliar específica, densidade e espessura), teor de compostos fenólicos, percentual de herbivoria e o conteúdo nutricional (N, P, K e N:P) das espécies arbóreas mais abundantes na área de estudo. A partir de uma análise de agrupamento ficou evidenciado a formação de quatro grupos funcionais. A taxa média de perda de área foliar por herbivoria nestes grupos variou entre 1,2 e 31,3%. A estratégia de maior proteção contra herbivoria resultou em folhas mais densas e com alto teor de fenóis, corroborando a eficiência desses traços das folhas como barreiras para o consumo vegetal. Quanto às espécies co-ocorrentes, *Aspidosperma pyrifolium* e *Cenostigma pyramidale*, ambas apresentaram a estratégia de produção de tecidos de custos mais baixos e de fácil substituição (menor esclerofilia, maior conteúdo de nutrientes e menos compostos fenólicos) em áreas iniciais e a alocação de recursos em tecidos mais duráveis (maior esclerofilia; menores teores de nutrientes) e com alto níveis de fenólicos em plantas tardias. A porcentagem média de

herbivoria foi maior na área inicial para as duas espécies. Nas características analisadas, apenas o teor de compostos fenólicos em *A. pyrifolium* e teor de N em *C. pyramidale* demonstrou relação negativa e positiva, respectivamente, com a perda de área foliar. Nossos resultados corroboram a eficiência de traços distintos da folha como barreiras efetivas para o consumo vegetal tanto em escala de grupo funcional quanto de espécies. Eles também revelam demandas distintas em relação ao investimento de energia da planta, especialmente quando alocadas em distintas etapas da sucessão, enfatizando que a defesa vegetal está associada ao espectro de economia da planta em áreas de floresta tropical sazonalmente seca.

Palavras-chave: Caatinga. Compostos fenólicos. Esclerofilia. Folivoria. Sucessão ecológica.

ABSTRACT

The herbivory is one of the most dominant ecological interactions in nature, with effects on the functioning and structuring of forest ecosystems. Plants are not inert to herbivore attacks and have mechanisms to resist or tolerate herbivory, especially in their leaf traits. Specifically, these traits can be modified according to environmental variations, such as forests in different stages of ecological succession, generating implications for the incidence and attack of herbivores, and the herbivory percentage in plants. Thus, this study aimed to: I- Analyze the presence of functional groups based on leaf traits of plant defenses occurring in a seasonally tropical dry forest; II- if present, the functional groups, compare their levels of leaf herbivory and the relationship with these leaf traits; III- evaluate the expression of leaf defenses in plants that are able to establish themselves, at the same time, in different succession stages and their influence on interactions with herbivores based on the herbivory rate. The study was carried out in early and late successions stages during two consecutive rainy seasons. Leaf physical traits (specific leaf area, density and thickness), phenolic compounds content, herbivory percentage and the nutritional content (N, P, K and N: P) of the most abundant tree species in the study area were analyzed. From a cluster analysis, the formation of four functional groups was evidenced. The herbivory percentage in these groups varied between 1.2 and 31.3%. The strategy of greater protection against herbivory resulted in denser leaves with a high content of phenolic compounds, corroborating the efficiency of these leaf traits as barriers for plant consumption. As for the co-occurring species, *Aspidosperma pyrifolium* and *Cenostigma pyramidale*, both presented the strategy of producing lower cost and easily substituted tissues (less sclerophylly, higher nutrient content and less phenolic compounds) in early stage and the allocation of resources in more durable tissues (greater sclerophylly; lower nutrient contents) and with high levels of phenolics in late stage. The average herbivory percentage was significantly higher in the early stages for both species. In the traits analyzed, only the content of phenolic compounds in *A. pyrifolium* and N content in *C. pyramidale* showed a negative and positive relationship, respectively, with the loss of leaf area. Our results corroborate the efficiency of distinct leaf traits as effective barriers to plant consumption both at the functional group and species scale. They also reveal different demands in relation to the plant's energy investment, especially when allocated at different successional stages, emphasizing that plant defense is associated with the plant economics spectrum in tropical dry forest.

Keywords: Caatinga. Ecological succession. Folivory. Phenolic compounds. Sclerophylly.

LISTA DE FIGURAS

Artigo 01

- Figura 01 - Dendrograma de agrupamento (distância euclidiana) obtida pelo método de Ward baseado em características foliares de espécies de plantas em áreas de Floresta Tropical Sazonal Seca (Santa Terezinha, Paraíba, Brasil). O valor de corte (5.0) é destacado na figura. O índice de correlação cofenética foi de 80.02. 40
- Figura 02 - Atributos foliares (a) Área foliar específica; (b) densidade da folha; (c) espessura foliar; (d) concentração de compostos fenólicos em diferentes grupos funcionais (G1; G2; G3 e G4) de Floresta Tropical Sazonal Seca (Santa Terezinha, Paraíba, Brasil) em dois anos. Barras $\pm$ SE seguidas de letras iguais não são significativamente diferentes pelo teste de Bonferroni (5%). 41
- Figura 03 - Percentual de dano foliar por herbivoria nos diferentes grupos funcionais de plantas (G1; G2; G3; G3) de Floresta Tropical Sazonal Seca (Santa Terezinha, Paraíba, Brasil) em dois anos. Barras $\pm$ SE seguidas de letras iguais não são significativamente diferentes pelo teste de Bonferroni (5%). 42

Artigo 02

- Figura 01 - Leaf traits for *Aspidosperma pyrifolium* and *Cenostigma pyramidale* individuals from early and late succession stages of tropical dry forest over two consecutive years (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil). (A; B) specific leaf area; (C; D) leaf density; (E; F) leaf thickness. Bars $\pm$ standard error followed by similar letters indicate a non-significant difference according to the Bonferroni test (5%), $n = 10$ 80
- Figura 02 - Total phenolic compounds for *Aspidosperma pyrifolium* (A) and *Cenostigma pyramidale* (B) individuals from early and late succession stages of tropical dry forest over two consecutive years (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil). Bars $\pm$ standard error followed by similar letters indicate a non-significant difference according to the Bonferroni test (5%), $n = 10$ 81

Figura 3 - Principal component analysis of the data collected from *Aspidosperma pyrifolium* in a tropical dry forest (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil). Early stage (circle), late estage (square). The size of the symbols represents leaf tissue lost to herbivory. Specific leaf area (SLA), leaf density (DEN), leaf thickness (THICK), total phenolic compounds (PC) and nutrient content (N, P, K, N:P). **81**

Figura 4 - Principal component analysis of the data collected from *Cenostigma pyramidale* in a tropical dry forest (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil). Early stage (circle), late estage (square). The size of the symbols represents leaf tissue lost to herbivory. Specific leaf area (SLA), leaf density (DEN), leaf thickness (THICK), total phenolic compounds (PC) and nutrient content (N, P, K, N:P). **82**

Figura 05 - Leaf tissue lost to herbivory for *Aspidosperma pyrifolium* (A) and *Cenostigma pyramidale* (B) individuals from early and late succession stages of tropical dry forest over two consecutive years (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil). Bars $\pm$ standard error followed by similar letters indicate a non-significant difference according to the Bonferroni test (5%), $n = 10$ **82**

LISTA DE TABELAS

Artigo 01

- Tabela 01 - Lista das espécies arbóreas mais abundantes e que foram selecionadas para medição de suas características foliares e seus respectivos locais de coleta em áreas de Floresta Tropical Sazonal Seca (Santa Terezinha, Paraíba, Brasil) **37**
- Tabela 02 - Análise multivariada de variância (MANOVA) de características funcionais: área foliar específica, densidade foliar, espessura foliar, teor de fenólicos; e o dano foliar por herbivoria em diferentes grupos funcionais de plantas de Floresta Tropical Sazonal Seca (Santa Terezinha, Paraíba, Brasil) **42**

Artigo 02

- Tabela 01 - Leaf nitrogen, phosphorus and potassium content, and N:P ratio for *Aspidosperma pyrifolium* and *Cenostigma pyramidale* individuals from early and late succession stages of tropical dry forest over two consecutive years (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil). Averages $\pm$ standard error followed by similar letters indicate a non-significant difference according according to the Bonferroni test (5%), (5%), $n = 10$ **75**
- Tabela 02 - Multivariate analysis of variance (MANOVA) of functional leaf traits: specific leaf area (SLA), leaf density (DEN), leaf thickness (THICK), total phenolic compounds (PC), nutrient content (N, P, K, N:P) and leaf herbivory percentage (HERB) in tropical dry forest (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil). **76**
- Tabela 03 - Complete generalized linear mixed models (GLMM) to test how leaf traits affect leaf area lost to herbivory in *Aspidosperma pyrifolium* and *Cenostigma pyramidale* individuals from early and late succession stages of tropical dry forest (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil). Numbers in bold indicate statistically significant models ($P < 0.05$). **77**

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	15
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	18
	HERBIVORIA FOLIAR: ASPECTOS GERAIS	18
	CARACTERÍSTICAS FUNCIONAIS E O PAPEL NAS INTERAÇÕES COM HERBÍVOROS	19
	GRUPOS FUNCIONAIS	25
	SUCESSÃO ECOLÓGICA	27
	FLORESTA TROPICAL SAZONALMENTE SECA: CAATINGA	29
3	ARTIGO 01	32
	RESUMO	33
	INTRODUÇÃO	34
	MATERIAL E MÉTODOS	36
	RESULTADOS	39
	DISCUSSÃO	43
	CONCLUSÕES	45
	AGRADECIMENTOS	46
	REFERÊNCIAS	47
4	ARTIGO 02	52
	ABSTRACT	53
	INTRODUCTION	55
	MATERIAL AND METHODS	57
	RESULTS	61
	DISCUSSION	62
	AKNOWLEDGMENTS	66
	REFERENCES	67
5	CONCLUSÕES	83
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	84
	ANEXO A- NORMAS DO PERIÓDICO 1: <i>JOURNAL OF ARID ENVIRONMENTS</i>	100
	ANEXO B - NORMAS DO PERIÓDICO 2: <i>BASIC AND APPLIED ECOLOGY</i>	101

1 INTRODUÇÃO

Zonas áridas e semiáridas representam uma parcela significativa do território mundial e podem ser vistas como um mosaico de diversos tipos de vegetação em diferentes estádios de sucessão (PORTILLO-QUINTERO; SANCHEZ-AZOFEIFA, 2010). Apesar da importância, apenas 14% dos estudos em florestas tropicais foram realizados em ambientes secos, o que mostra a escassez de informações neste ambiente, especialmente os relacionados aos processos ecológicos (SÁNCHEZ-AZOFEIFA et al., 2005; ESPÍRITO-SANTO et al., 2008). Em virtude de diversas atividades antrópicas como a produção agrícola e a criação extensiva de animais, áreas são frequentemente abandonadas e acabam por entrar em processos de sucessão ecológica, cenário comum em Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) (QUESADA et al., 2009). Todavia, a maioria das informações acerca dos processos sucessionais, incluindo estudos sobre interação entre plantas e herbívoros, envolvem as florestas úmidas (QUESADA et al., 2009).

A herbivoria se configura como uma das interações mais dominantes nas florestas tropicais, visto que as plantas representam os principais produtores primários nos ecossistemas terrestres (FORISTER et al., 2015). Responsável por grandes impactos em nível individual e de comunidade, a herbivoria influencia a sobrevivência e crescimento de plantas, e a regeneração da floresta como um todo, atuando em distintas escalas de tempo (POORTER et al., 2004). É de se esperar, por outro lado, que uma grande variedade de estratégias de defesas tenha evoluído para minimizar ou até cessar o ataque dos herbívoros, favorecendo a aptidão das plantas (GONZÁLEZ-ESQUIVEL et al., 2019).

Mudanças nas comunidades de plantas e animais, ocasionadas por pressões antrópicas, tem gerado inúmeras implicações nas diversidades taxonômica e funcionais, e nas diversas funções desses ambientes (SCHULDT et al., 2012; CHAZDON; GUARIGUATA, 2016; LEAL et al., 2018). Além disso, as mudanças climáticas tem sido apontada como um fator adicional para continuidade do funcionamento em FTSS (MURRAY-TORTAROLO et al., 2016). Em ambientes como a Caatinga, que apresenta irregularidade nas chuvas, alta incidência luminosa, temperatura e limitação de nitrogênio, as plantas necessitam de estratégias de adaptação para minimizar os efeitos danosos diretos e indiretos ocasionados pelas condições estressantes nestes diferentes ambientes, que, por sua vez, podem alterar os padrões de interações (FALCÃO et al., 2015).

As defesas produzidas pelas plantas envolvem inúmeros fatores, dentre eles os custos do investimento, os benefícios trazidos por essas defesas e os recursos disponíveis nos

ambientes (VAN-VELZEN; ETIENNE, 2015). Deste modo, as demandas conflitantes mais básicas envolvem o custo de alocação, quando recursos investidos para o crescimento da planta não estão disponíveis para a produção de tecidos foliares mais duráveis e protegidos contra herbivoria. Em geral, plantas que vivem em ambientes ricos em nutrientes podem produzir folhas com menores custos e reduzido investimento em defesas, por outro lado, em ambientes com recursos mais escassos, o custo de construção da folha pode ser maior, sendo vantajoso o investimento em defesas e o aumento da longevidade foliar (DONOVAN et al., 2011; FUNK et al., 2017).

As plantas possuem a habilidade de alterar características foliares em decorrência da interação com o ambiente a fim de aumentar sua estabilidade funcional, especialmente em caracteres ligados à sobrevivência (ERB, 2018). Tais alterações incluem uma variedade de características morfológicas, anatômicas e químicas, tal como diferenças nos níveis de esclerofilia, redução ou aumento da área foliar, quantidade de compostos secundários e conteúdo de nutrientes presentes nas folhas (HUANG et al., 2011; FALCÃO et al., 2015). Plantas características de estádios sucessionais iniciais, ou pioneiras, apresentam maior área foliar específica, maiores taxas de crescimento e menor custo em defesas e construção de folhas; o oposto é observado em espécies de áreas tardias (ZHU et al., 2013; FIRN et al., 2019). Algumas plantas mesmo característica de determinado estágio, por sua vez, conseguem se estabelecer em distintas etapas sucessionais, apresentando uma plasticidade fenotípica nos seus atributos (CABRAL; SAMPAIO; ALMEIDA, 2013; FALCÃO et al., 2015).

Estudos teóricos que enfocam as interações entre plantas e insetos propõem que espécies vegetais com diferentes histórias de vida ou pertencentes a distintos estádios de sucessão exibem diferenças nos atributos defensivos contra a herbivoria (RIBEIRO; FERNANDES, 2000). Uma das hipóteses que envolve a ecologia funcional propõe que a substituição de espécies é resultado de mudanças nas características funcionais, que trazem novas vantagens ecológicas com a progressão da sucessão (VILE; SHIPLEY; GARNIER, 2006). As semelhanças baseadas no conjunto funcional são uma importante ferramenta no entendimento da relação entre funcionalidade de comunidades vegetais e de suas interações com o ambiente (CORNELISSEN et al., 2003; CHAI et al., 2015). Ademais, a formação de tipos funcionais a partir de características foliares nos permite reunir grupos de espécies que respondem de forma similar a fatores bióticos e abióticos, independentemente de suas relações filogenéticas. Essas características, entretanto, influenciam a distribuição e o ataque de insetos herbívoros, permitindo inferir como elas estão afetando os níveis de herbivoria dentro de grupos funcionais estabelecidos e entre espécies que conseguem se estabelecer em diferentes etapas da sucessão

natural (SILVA; ESPIRITO-SANTO; MORAIS, 2015; GONZÁLEZ-ESQUIVEL et al., 2019). Além disso, é possível observar as preferências dos insetos herbívoros, que se alimentam de plantas mais intimamente relacionadas ou que apresentem semelhanças nas características das folhas (ZÜST; AGRAWAL, 2017; BENÍTEZ-MALVIDO; DÁTTILO, 2015). Nossos dados irão contribuir com novas informações para esses debates, auxiliando em políticas de conservação e em planos de recuperação de áreas degradadas (CHAZDON; GUARIGUATA, 2016). Ademais, estudos de herbivoria relacionando-a com características de defesa das plantas na Caatinga ainda são raros, apesar da importância nas redes de interações entre plantas e herbívoros e no entendimento de padrões da biodiversidade tropical (LEWINSOHN et al., 2005; SÁNCHEZ-AZOFEIFA et al., 2014; LEAL et al., 2018). Mais recentemente, alguns trabalhos abordaram o tema, analisando herbivoria em plantas de diferentes grupos fenológicos e de comunidades vegetais ao longo de gradiente sucessional (SILVA; ESPIRITO-SANTO; MORAIS, 2015; FONSECA et al., 2018).

Deste modo, este trabalho tem por objetivo geral avaliar características de defesas foliares em plantas em distintas áreas de Floresta Tropical Sazonal Seca e sua influência nas interações com herbívoros a partir da taxa de herbivoria. Assim, testamos as seguintes hipóteses: (i) a formação de grupos funcionais de plantas é modulada por diferentes estratégias ecológicas das espécies, que por sua vez influenciarão na intensidade de herbivoria incidente; (ii) características foliares de espécies co-ocorrentes e o dano foliar por insetos herbívoros mudam de acordo com estágio sucessional em florestas tropicais secas. Sendo esperado um aumento na esclerofilia e concentração de fenólicos e diminuição no conteúdo nutricional da folha e da herbivoria com o aumento da sucessão.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 Herbivoria foliar: Aspectos Gerais

A herbivoria é uma interação ecológica primordial para regulação do fluxo energético na cadeia trófica e na abundância, composição e distribuição das comunidades de plantas (HERNÁN et al., 2019; WOOD et al., 2017). O consumo vegetal representa o recurso básico na quase totalidade das redes alimentares, sendo estimado que herbívoros consumam entre 10 e 15% de toda biomassa anual em ecossistemas naturais (EICHHORN; COMPTON; HARTLEY, 2006; CARMONA; LAJEUNESSE; JOHNSON, 2011). Deste modo, a herbivoria pode ser considerada uma das interações mais dominantes na natureza, gerando inúmeras implicações para a ecologia e processos evolutivos, como alterações na produtividade e ciclagem de nutrientes nos diferentes ecossistemas e manutenção na diversidade das comunidades de plantas, especialmente nos trópicos (MELO; SILVA-FILHO, 2002; BAGCHI et al., 2014; METCALFE et al., 2014; MORALES-CASTILLA et al., 2015). Em geral, nas comunidades naturais, o efeito do consumo foliar por insetos é mais acentuado que por vertebrados, sendo um dos principais aspectos para a evolução de plantas (LINHART, 1991; BIGGER; MARVIER 1998; KOSLOV et al., 2015). A influência da herbivoria gera grandes impactos tanto em nível individual quanto de comunidade e em diferentes escalas de tempo (COLEY, 1983; POORTER et al., 2004; FONSECA et al., 2018). Nas plantas, os efeitos negativos da herbivoria são muitas vezes percebidos no seu crescimento e capacidade reprodutiva, reduzindo a habilidade competitiva e assim implicando na sucessão ecológica (FINE et al., 2006; ERB, 2018). As plantas, no entanto, não são inertes aos ataques sofridos pelos herbívoros e desenvolvem diversos mecanismos de proteção, como alterações em características físicas das folhas e produção de compostos secundários (PINHEIRO; SANDRONI; LUMMERZHEIM, 1999; FONSECA et al., 2018; GONZÁLEZ-ESQUIVEL et al., 2019).

O percentual de perda de área foliar ocasionado pelos herbívoros é resultante de inúmeros fatores influenciadores em níveis ascendentes e descendentes (TYLIANAKIS; MORRIS, 2017; DEKEUKELEIRE et al., 2019). No controle ascendente, diferenças na estrutura do ambiente, como mudanças na riqueza, composição e diversidade de plantas e as inúmeras estratégias vegetais, como nível de nutrientes das plantas, qualidade dos tecidos, presença de estruturas físicas e substâncias químicas podem influenciar a diversidade de insetos herbívoros e a intensidade da herbivoria (SCHERBER et al., 2010; RICKLEFS; MARQUIS,

2012; AGRAWAL; FISHBEIN, 2006; FONSECA et al., 2018; GONZÁLEZ-ESQUIVEL et al., 2019). Nos ambientes terrestres, o controle da herbivoria é fortemente associado a esses fatores, especialmente os traços foliares (STILING; MOON, 2005). Em nível descendente, a regulação da abundância de herbívoros se dá diretamente por meio dos inimigos naturais, como os predadores (TERBORGH, 2015; CASTAGNEYROL et al., 2017). O aumento da complexidade do ambiente muitas vezes gera uma diminuição indireta da herbivoria por meio da crescente diversidade de inimigos naturais dos herbívoros nessas áreas (FINKE; DENNO, 2002; SOUSA-SOUTO et al., 2014). Adicionalmente, estudos também têm reportado maiores diversidade de herbívoros em etapas sucessionais iniciais, resultando em índices de herbivoria maiores, inclusive em florestas tropicais secas (SILVA; ESPÍRITO-SANTO; MELO, 2012; NEVES et al., 2014). Essa contínua interação entre plantas e herbívoros acabam por gerar uma coevolução, onde as espécies vegetais desenvolvem uma variedade de defensivos a fim de reduzir o impacto sofrido pela herbivoria, e os insetos herbívoros adquirem características para burlar tais defesas, o que ficou conhecido como uma intensa “corrida armamentista” (KARBAN; AGRAWAL, 2002; MARON; AGRAWAL; SCHEMSKE, 2019).

2.2 Características funcionais e o papel nas interações com herbívoros

As defesas das plantas podem ser caracterizadas por um conjunto de traços, como características físicas e químicas em folhas, que agem atenuando o impacto negativo exercido pelos herbívoros (FONSECA et al., 2018; GONZÁLEZ-ESQUIVEL et al., 2019). Do ponto de vista evolutivo, tais características devem aumentar a aptidão de uma planta, isto é, a sua contribuição para o *pool* genético da geração seguinte, a partir dos ataques sofridos (ERB, 2018).

A defesa produzida pelas plantas a fim de reduzir o ataque de herbívoros envolve distintas estratégias (HERNÁN et al., 2019). As estratégias de tolerância podem ser classificadas em induzidas, que são expressas somente após o ataque, com atuação direta sobre os herbívoros, ou com sinalização para seus inimigos naturais, a partir da produção e liberação de compostos voláteis (VET, 1999; SOLER et al., 2007). As respostas podem aparecer logo após a injúria, depois de algumas horas, ou apenas na próxima estação de crescimento; ou constitutivas, quando os vegetais expressam suas defesas de forma contínua, independente do dano por herbívoros (PRICE; TSUCHIYA; ARATA, 2001; MELO; SILVA-FILHO, 2002; VAN-VELZEN; ETIENNE, 2015). A estratégia compensatória, por sua vez, envolve um conjunto de mecanismos de tolerância que acabam por minimizar os efeitos negativos da

herbivoria no *fitness* da planta através de reconfigurações em vias metabólicas, sendo seus mecanismos ainda pouco compreendidos (FORNONI, 2011; QUIJANO; MEDINA et al., 2019; RAMULA et al., 2019). A capacidade de uma planta de compensar a perda de tecido foliar pela herbivoria depende, no entanto, da quantidade ou gravidade dos danos sofridos, onde, em geral, danos menores são mais facilmente compensados (QUIJANO-MEDINA et al., 2019; RAMULA et al., 2019). As diferentes estratégias, por sua vez, podem aparecer conjuntamente na mesma planta ou até mesmo em situações opostas, onde plantas com maior resposta induzida alocariam menos recursos em resistência constitutiva (KEMPEL et al., 2011; RASMANN et al., 2015).

As defesas em plantas podem ser classificadas ainda quanto as suas propriedades, em químicas ou físicas (ALMEIDA-CORTEZ, 2005; ALMEIDA-CORTEZ; OLIVEIRA, 2010; HINMAN; FRIDLEY; PARRY, 2019). As defesas físicas referem-se às características morfológicas e/ou estruturais que dificultam a herbivoria do inseto, como por exemplo, aumento de espessura e densidade foliar, depósitos cuticulares e esclerofilia (GONZÁLEZ-ESQUIVEL et al., 2019; LARA, 1991). Já as defesas químicas são formadas por substâncias secundárias que apresentam diferentes níveis de toxicidade ou que atuam na redução na palatabilidade dos tecidos vegetais, diminuindo o crescimento e/ou a fecundidade e morte dos herbívoros (GLENDINNING, 2002; ALMEIDA-CORTEZ; OLIVEIRA, 2010; CARMONA; LAJEUNESSE; JOHNSON, 2011). As substâncias secundárias podem ser divididas, quanto à sua estrutura química, em substâncias não nitrogenadas tal como as substâncias fenólicas e terpênicas e, nitrogenadas, como os alcaloides (MANETTI; DELAPORTE; LAVERDE, 2009).

O conjunto de características químicas e estruturas físicas das folhas vem sendo consideradas peças chaves na evolução e no papel ecológico da defesa em plantas desde os estudos mais iniciais (DETHIER 1941; JANZEN, 1973). O papel dessas características na efetividade da defesa vegetal, entretanto, não pode ser considerado universal (FONSECA et al., 2018; GONZALEZ-ESQUIVEL et al., 2019). Carmona; Lajeunesse e Johnson (2011) realizaram uma meta-análise para testar que tipos de características de plantas podem prever mais fortemente a resistência aos herbívoros. Os autores acabaram por não encontrar relação geral entre as concentrações de compostos secundários e a suscetibilidade aos herbívoros, embora essa relação seja conhecida em inúmeros estudos (POORTER et al., 2004; FÜRSTENBERG-HÄGG; ZAGROBELNY; BAK, 2013; ABOSHI et al., 2018; COLEY; ENDARA; KURSAR, 2018). No entanto, características como as relacionadas a história de vida (por exemplo, taxa de crescimento) e físicas foliares (por exemplo, tricomas e área foliar

específica) estavam correlacionadas com as taxas de herbivoria. Estudos comparativos entre populações vegetais e presença de fitófagos demonstraram que a produção de compostos secundários foi diminuída na ausência dos consumidores vegetais, visto que, a produção dessas substâncias pode envolver altos custos metabólicos, parece não ser vantajoso para as plantas o investimento em defesas químicas nesta situação (JANZEN, 1973). Há uma relação positiva entre a presença de herbívoros e certas características vegetais (diferença na resposta aos danos causados por fitófagos, forma de crescimento das plantas e a presença compostos secundários como mecanismo de defesa). (MARQUIS, 1992). Além disso, outras características, sem relações mais diretas com resistência da folha podem ter influência na preferência dos herbívoros.

Investimentos na produção de substâncias químicas e no desenvolvimento de estruturas físicas em resposta à pressão de herbivoria, revelam um *trade-off* entre a capacidade da planta em adquirir nutrientes e crescer mais rapidamente e de conservar seus recursos em tecidos mais protegidos e duráveis, sobretudo em ambientes com características extremas, como a Caatinga (MELO; SILVA-FILHO, 2002; DONOVAN et al., 2011). A produção de determinado tipo de defesa é resultado dos custos do investimento, os benefícios trazidos por aquela defesa (isto é, a melhor defesa contra a herbivoria) e da disponibilidade de recursos presentes, imprescindível para o desenvolvimento das estratégias de defesa nas plantas (VAN-VELZEN; ETIENNE, 2015).

Dentre as diversas hipóteses propostas para descrever os padrões de defesa e uso de recursos pelas plantas, a disponibilidade dos recursos é uma das mais conhecidas e representa uma das demandas conflitantes mais fundamentais mediada pelo espectro de economia da folha (WRIGHT et al., 2004). A hipótese prediz que o gasto energético para o desenvolvimento de características defensivas é mediado pela taxa de crescimento das plantas, sendo influenciada pelas condições ambientais (COLEY; BRYANT; CHAPIN, 1985). Assim, espécies em ambientes ricos em nutrientes apresentariam estratégias mais aquisitivas, ou seja, alocando recursos para maiores taxas de crescimento, construção rápida de folhas, ricas em nutrientes e mais palatáveis para os herbívoros. A substituição do tecido foliar perdido, por sua vez, é menos custoso (COLEY 1983; POORTER et al., 2004). Por outro lado, espécies conservadoras alocariam mais carbono na construção foliar, investindo em defesas e com o retorno do investimento a longo prazo (WRIGHT et al., 2004; SHIPLEY et al., 2006). Apesar de ser considerada uma importante ferramenta na explicação das distintas estratégias defensivas em diferentes ambientes, alguns estudos tem refutado, total ou parcialmente, essa hipótese, visto que em comunidades naturais de plantas, as demandas conflitantes podem se apresentar de

forma mais complexa (KITAJIMA; POORTER, 2008; ENDARA; COLEY, 2011; CHAUVIN et al., 2018; FONSECA et al., 2018). Em floresta tropical seca, alguns trabalhos tem reportado a água como o principal fator que determina as mudanças funcionais nas plantas, que por sua vez, também influenciam as interações entre planta e herbívoros (LOHBECK et al., 2013; BUZZARD et al., 2016).

Os mecanismos de defesa em plantas e o seu grau de efetividade estão normalmente associados a variação das características funcionais foliares (CHAUVIN et al., 2018). Características funcionais são características-chave, importantes nos processos de estabelecimento, sobrevivência e aptidão de um dado indivíduo (CORNELISSEN et al., 2003). Diferentes combinações dessas características representam estratégias ecológicas distintas, resultantes quase sempre de forças seletivas contrastantes associadas com adaptação a diferentes ambientes (CHAUVIN et al., 2018). Por exemplo, na estratégia entre alocar recurso para a construção foliar *versus* os benefícios da captação de carbono pela folha através da fotossíntese (DONOVAN et al., 2011). Tilman (2001) conceitua a diversidade funcional como o valor e a variedade das espécies e dos seus atributos que influenciam o funcionamento das comunidades. Estudos desta área são importantes para compreensão dos padrões de co-ocorrência dirigidas por características funcionais (PETCHEY et al., 2007).

Dentre os principais atributos funcionais estão características morfológicas, bioquímicas, fisiológicas, hábito da planta e deciduidade (WESTOBY et al., 2002; CHAUVIN et al., 2018; COLEY; ENDARA; KURSAR, 2018). Segundo Pillar (1999), os atributos mais relevantes são aqueles que se modificam de maneira mais observável a alterações ecológicas. Nesse sentido, as folhas, os principais órgãos fotossintetizantes das plantas, são utilizadas para avaliar tais atributos, uma vez que elas apresentam grande plasticidade, modificando-se em respostas as condições ambientais (MONTEIRO et al., 2005; ROSSATTO; KOLB, 2012; FALCÃO et al., 2015). As variações nas características funcionais das folhas destacam-se ainda pela relativa facilidade de mensuração e do baixo custo (CORNELISSEN et al., 2003).

Características físicas e químicas das folhas indicam fortemente a fisiologia das plantas e estão associadas a processos-chaves como regulação do crescimento, defesa foliar, funções do ecossistema e os ciclos alimentares terrestres (WRIGHT et al., 2004; NIINEMETS; KEENAN; HALLIK, 2015; FONSECA et al., 2018; CHAVANA-BRYANT et al., 2019). Diversas características foliares têm sido utilizadas de forma ampla em estudos de atributos ecológicos, dentre as mais usadas estão a área foliar específica (AFE) e as concentrações de nutrientes foliares, uma vez que indicam a aquisição, processamento e investimento dos recursos (DIAZ et al., 2004; FIRN et al., 2019). A AFE é uma característica que reflete o custo

de construção da folha baseado principalmente em carbono, estando relacionada diretamente à funcionalidade da planta (VENDRAMINI et al., 2002; FIRN et al., 2019). Valores maiores de AFE tende a se relacionar a ambientes onde o investimento em crescimento é, em geral, mais vantajoso, do que o investimento em atributos que permitem a persistência a longo prazo de plantas, como a produção de compostos de defesa contra herbivoria (ZHU et al., 2013). Adicionalmente, folhas maiores estão atreladas a conteúdos mais elevados de nutrientes e tecidos mais palatáveis para os herbívoros, o que pode acarretar em taxas de perda de área foliar mais elevadas (FIRN et al., 2019). Por outro lado, menores AFE tendem a ser menos palatáveis para herbívoros, visto seus menores teores de nutrientes e o fortalecimento em suas estruturas, tornando-as menos suscetíveis aos ataques de herbívoros (WRIGHT; CANNON, 2001; FUNK et al., 2017; FIRN et al., 2019^a). Sendo assim, a área foliar específica representa uma importante característica, amplamente avaliada em estudos sobre herbivoria foliar (COLEY; ENDARA; KURSAR, 2018; FONSECA et al., 2018; GONZÁLEZ-ESQUIVEL et al., 2019)

A densidade e espessura foliar podem ser considerados caracteres escleromórficos (WRIGHT; CANNON, 2001). O aumento da densidade foliar é relacionada à proteção da planta contra herbivoria, sendo considerada uma barreira inicial para diversos tipos de herbívoros generalistas, resultado de folhas mais duras, que reduzem a palatabilidade ou nutrição dos tecidos (PEETERS; SANSON; READ, 2007; CHAUVIN et al., 2018; COLEY; ENDARA; KURSAR, 2018). Está associada também a redução das taxas líquidas de assimilação, aumentando o tempo de vida útil foliar (NIINEMETS, 2001). Diferenças na espessura da folha relaciona-se com a incidência luminosa, sendo considerada uma característica bastante plástica (NIINEMETS 2001; HODGSON et al., 2011). A espessura está associada ainda ao aumento da suculência foliar e resistência a estresses hídricos, com custo de construção mais elevado e aumento da vida útil da folha (NIINEMETS, 2001; HODGSON et al., 2011; KITAJIMA; LLORENS; STEFANESCU, 2012). Folhas mais espessas também vem sendo apontadas como barreiras efetivas para a herbivoria foliar (KITAJIMA; LLORENS; STEFANESCU, 2012; GONZÁLEZ-ESQUIVEL et al., 2019). Muiruri et al. (2019) avaliando os efeitos da herbivoria a partir de alterações em características foliares da arbórea *Betula pendula*, na Filândia, indicaram que a espessura das folhas teve significativamente o maior efeito sobre herbívoros, destacando ainda que características físicas foram mais determinantes para as taxas de herbivoria que características nutricionais e químicas (CARMONA; LAJEUNESSE, JOHNSON, 2011; CALDWELL; READ; SANSON, 2016).

O teor de nutrientes presente nas folhas também é indicativo de diversas funções nas plantas (POORTER; BONGERS, 2006; HAN et al., 2005; FALCÃO et al., 2015; FONSECA

et al., 2018). Diversos estudos tem mostrado associações entre as concentrações de N e P e inúmeros fatores bióticos e abióticos, entre eles habitat, crescimento e grupo funcionais de plantas (CUNNINGHAM; SUMMERHAYES; WESTOBY, 1999; REICH et al., 1999; HAN et al., 2005). Maiores concentrações de nitrogênio estão normalmente associadas ao desenvolvimento de tecidos simples e de baixo custo, isto é, de fácil substituição (COLEY; BRYANT; CHAPIN, 1985; POORTER; BONGERS, 2006). Em folhas com maiores AFE, um maior conteúdo de N é indicativo de mobilização do nitrogênio para a síntese proteica, especialmente as ligadas a fotossíntese, direcionando o gasto energético a essa maior produção de biomassa foliar (REICH et al., 2009; ZHU et al., 2013). Em contrapartida, a carência foliar de N e P aponta para uma realocação dos precursores proteicos para o desenvolvimento de compostos fenólicos (CARTELAT et al., 2005; ZHU et al., 2013). Já o potássio está associado a funções metabólicas como processo fotossintético, síntese proteica, controle estomático e uma maior resistência ao déficit hídrico (SOLEIMANZADEH et al., 2010). Esse maior incremento de nutrientes no tecido foliar pode favorecer o aumento da suscetibilidade aos herbívoros, uma vez que tornam as folhas mais palatáveis (SANTOS et al., 2012; MELONI; LOPES; VARANDA, 2012; SILVA; ESPÍRITO-SANTO; MELO, 2012; SILVA et al., 2011 SILVA; ESPIRITO-SANTO; MORAIS, 2015).

Entre as características química foliares, a produção de compostos fenólicos é apontada como uma das mais eficientes na proteção da planta contra herbívoros (COLEY; ENDARA; KURSAR, 2018; MOREIRA et al., 2018). Os fenólicos estão envolvidos ainda em inúmeras outras funções nas plantas entre elas a proteção contra a radiação UV (LILL; MARQUIS, 2001; FORKNER; MARQUIS; LILL, 2004; COLEY; ENDARA; KURSAR, 2018). Tais compostos, geralmente tóxicos, podem atuar reduzindo a digestibilidade em herbívoro e normalmente resultam em custos mais elevados para folha (ABDALA-ROBERTS et al., 2016; MOREIRA et al., 2018). Diversos estudos tem apontado relações negativas entre o teor de fenóis, a esclerofilia e a herbivoria (COLEY, 1988; POORTER et al., 2004; SCHUMAN; BALDWIN, 2016). Os compostos químicos relacionados à defesa podem ser ainda considerados essenciais sobre a diversidade nas comunidades de insetos artrópodes (RICHARDS et al., 2015).

Características estruturais foliares influenciam a distribuição, extensão e ataque dos herbívoros (PEETERS; SANSON; READ, 2007; CARMONA; LAJEUNESSE, JOHNSON, 2011; LORANGER et al., 2012) e ultimamente vem sendo consideradas boas descritoras de processos em vários níveis da organização biológica, desde organismos até ecossistemas (GARNIER et al., 2001; DÍAZ et al., 2004). Nos processos ecossistêmicos, como produtividade

e decomposição, tais caracteres estão intimamente relacionados com a capacidade de influenciar a intensidade dos fluxos de carbono e nutrientes e os estoques de biomassa nos ecossistemas (DÍAZ et al., 2004). Folhas de baixa massa foliar específica (MFE) geram um menor custo de produção, menor durabilidade, concentrações de nitrogênio e fósforo elevadas, e um incremento na atividade metabólica quando comparadas com as folhas de alta massa foliar específica. Em contraponto, o aumento dos custos para a produção de folhas com alta MFE é balanceada pela grande longevidade foliar, baixa taxa metabólica, eficiência no uso de nutrientes e maior resistência à herbivoria (VENDRAMINI et al., 2002; WESTOBY; WRIGHT, 2006).

Características foliares podem fornecer fortes indícios sobre as estratégias ecológicas apresentadas pelas espécies em diferentes contextos (GARNIER et al., 2001; DIAZ et al., 2004, KATABUCHI et al., 2012). As espécies vegetais acabam por responder às diferenças ambientais (i.e, diferentes estádios sucessionais) por meio de ajustes nas suas características funcionais, que normalmente envolvem diferenciação na estrutura, tamanho e composições química e nutricional das folhas, indicando plasticidade fenotípica (i.e, mudanças nos traços das plantas que reflete as condições ambientais onde elas estão inseridas) (FALCÃO et al., 2015; FONSECA et al., 2018; DERROIRE et al., 2018). Essa plasticidade nas características foliares acabam por regular as interações entre planta e herbívoros (SCHÖB et al., 2013).

2.4 Grupos funcionais

Grupo funcional é um conjunto de organismos que apresentam atributos semelhantes nas suas respostas frente às variáveis ambientais (e.g., recursos disponíveis, produção de biomassa, nível de herbivoria), independente de sua relação filogenética (GRIME et al., 1997). As semelhanças são baseadas no conjunto funcional dos características-chave, o que permite melhor entendimento da relação entre a vegetação e o ambiente (CORNELISSEN et al., 2003). Espécies que pertencem ao mesmo tipo funcional apresentam papéis análogos no ecossistema e diante disso tem pautado o estudo em comunidades (LAVOREL; GARNIER, 2002; LOUAULT et al., 2005; HULSHOF et al., 2014).

Existem vários atributos que podem ser utilizados na definição de tipos funcionais, mas normalmente, são utilizados aqueles facilmente mensuráveis e que sejam bons preditores, tais como os atributos foliares (SKARPE, 1996; DÍAZ et al., 1999). Grime et al. (1997) destacam a importância da escolha de características mais associadas às funções do ecossistema, visto

que representariam mais fielmente as respostas das espécies, contudo, a escolha de atributos mais estruturais e de observação mais rápida, levando em consideração suas funções é apontada como uma solução viável (DÍAZ et al., 1999; MCGILL et al., 2006). Hodgson e colaboradores (2011) destacam que para uma abordagem mais apropriada é necessário avaliar a organização dos grupos em contextos mais complexos, se fazendo de inúmeros atributos, entre eles a área foliar específica e suas variáveis e envolvendo múltiplos gradientes.

A delimitação de grupos funcionais pode ser feita a partir da resposta das plantas a um fator ambiental, por seu efeito no ecossistema, ou ainda pela combinação de ambos (LAVOREL; GARNIER, 2002). No entanto, tais definições são bastante variadas, e muitas vezes subjetivas, a critério do pesquisador (GITAY; NOBLE; CONNELL, 1999; PILLAR; SOSINSKI, 2003). Diversos autores já propuseram grupos funcionais (POORTER et al., 2006; CHAZDON et al., 2010) entre eles, Swaine e Whitmore (1988), que classificaram as espécies de plantas quanto à estratégia de regeneração em pioneiras ou tolerantes a sombra. Tal classificação é uma das mais conhecidas no campo da ecologia, e aborda dois extremos, onde as espécies crescem rapidamente, toleram ambientes com alta incidência luminosidade e resistem a herbivoria através da produção de mais biomassa (COLEY, 1987), as pioneiras ou intolerantes a sombra, e um conjunto de espécies que se desenvolvem em condições de sombreamento, com crescimento mais lento e que produzem inúmeras características de defesa contra herbivoria, o que inclui um aparato físico e químico, deixando as folhas com custo mais elevado (COLEY, 1987; AGRAWAL, 2006).

Estudos de herbivoria foliar em distintos grupos funcionais formados a partir de características foliares contínuas ainda são raros, sendo a questão normalmente focada em diferentes grupos fenológicos (SILVA; ESPIRITO-SANTO; MORAIS, 2015; LÓPEZ-CARRETERO et al., 2018). Outros trabalhos tem relacionado demandas conflitantes entre produção de características de defesas e crescimento de plantas, sem abordagens diretas quanto as taxas de herbivoria (PRINGLE et al., 2011; MENDEZ -ALONZO et al., 2012). Silva, Espirito-santo e Moraes (2015), analisando características foliares e herbivoria entre arbóreas decíduas e sempre-verdes de uma floresta tropical seca observaram que as plantas perenes tiveram maior espessura e teor de fenólicos, com perda foliar de 3,20%, enquanto as decíduas apresentaram maior área foliar específica e concentração de nitrogênio foliar, obtendo danos por herbivoria de 6,48%. Isto corrobora a ideia de que plantas pertencentes a diferentes grupos fenológicos ou funcionais apresentam mudanças nas características de defesas, reflexo de suas adaptações, afetando a herbivoria foliar incidente (TOMLINSON et al., 2013)

2.5 Sucessão ecológica

A sucessão ecológica pode ser entendida como um processo natural de mudanças progressivas e contínuas no estabelecimento e substituição de espécies, até o desenvolvimento do ecossistema para um estágio clímax (WÜRTZ; ANNILA, 2010). Foi primariamente proposto por Clements (1916) como um processo previsível e ordenado, a partir do qual as alterações observadas na vegetação eram indicativas da história de vida da comunidade vegetal, considerada pelo autor como um “superorganismo”. Tal conceito, por sua vez, foi questionado posteriormente por Gleason (1926) e Tansley (1935), que indicavam que o processo de sucessão era dependente do acaso e gerada por um comportamento individual das espécies.

Os estudos acerca da sucessão ecológica avançaram e diversos parâmetros de como se governa este processo tem sido documentado, especialmente em florestas tropicais (QUESADA et al., 2009; PRACH; WALKER, 2019; ROZENDAAL et al., 2019). Entre esses pontos-chave estão as características do solo (i.e. tipo, fertilidade, intensidade e uso passado), proximidade de remanescentes e fontes doadoras a partir do banco de sementes, e o processo de dispersão (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; COSTA et al., 2012; MEINERS et al., 2015; PRACH; WALKER, 2019). Em florestas tropicais secas os mecanismos que guiam a sucessão e regeneração ainda são poucos explorados, sendo necessários novos enfoques para entender os processos nesse bioma (QUESADA et al., 2009).

A sucessão ecológica pode ser considerada primária ou secundária (PRACH; WALKER, 2019; MAKOTO; WILSON, 2019). Na sucessão primária, o estabelecimento e desenvolvimento vegetal dar-se a partir de regiões sem histórico ou pouquíssimos resquícios biológicos. Sendo assim, para o início do processo, é de extrema importância fatores abióticos como a estabilidade do local, qualidade do solo e o envolvimento da dispersão a longas distâncias (WALKER et al., 2010; PRACH; WALKER, 2019; MAKOTO; WILSON, 2019). A sucessão secundária envolve áreas abandonadas com prévia comunidade vegetal, ou seja, ainda com considerável legado biológico. Tais áreas sofrem um processo de recolonização, onde fatores bióticos como a pressão de propágulos, as interações planta-animal e as ações da biota microbiana do solo se destacam (OIKONOMAKIS; GANATSAS, 2012; VAN DER PUTTEN et al., 2013; MEINERS et al., 2015; PRACH; WALKER, 2019).

As etapas de uma sucessão envolvem normalmente um estágio inicial, ou pioneiro, que é caracterizado por espécies colonizadoras, de crescimento rápido, e um estágio tardio, com a presença de plantas mais competitivas e tolerantes ao estresse (GRIME, 2002; REICH et al.,

2003; LEBRIJA-TREJOS et al., 2010). O progresso de uma comunidade vegetal até sua caracterização em um outro estágio sucessional varia entre anos e décadas (WALKER et al., 2010; ROZENDAAL et al., 2019). A caracterização de diferentes áreas sucessionais em uma mesma região ecológica facilita os estudos acerca das respostas das plantas frente as mudanças ambientais, sendo reconhecida como uma importante ferramenta para entender a dinâmica da comunidade a partir de uma substituição espaço-tempo (PICKETT, 1987; FUKAMI; WARDLE, 2005; ROZENDAAL et al., 2019). Ademais, a montagem de uma cronossequência envolve a coleta de dados sobre a estrutura e a composição da comunidade em cada estágio presente, bem como informações relacionadas ao tempo de abandono, atributos da comunidade vegetal, histórico de uso e cobertura do solo (WALKER et al., 2010; MORA et al., 2015). Nesse sentido, uma abordagem relacionando as características funcionais das espécies presentes nas comunidades com os fatores ambientais ali relacionados se mostra bastante promissora (MCGILL et al., 2006; VILE; SHIPLEY; GARNIER, 2006). Diversos autores têm indicado que diferentes histórias de vida e ambientes levam a uma diferenciação nas características das plantas (VALLADARES; GIANOLI; GÓMEZ, 2007; NEVES et al., 2014; FALCÃO et al., 2016; FONSECA et al., 2018).

A compreensão de fatores diversos em etapas de sucessão é de fundamental importância para traçar estratégias ecológicas de conservação em Florestas Tropicais ao redor do planeta (ROZENDAAL et al., 2019; WALKER et al., 2010). Mais da metade dessa formação vem sendo representada por florestas secundárias, que se desenvolvem a partir de campos abandonados, especialmente pela ação antrópica (FOLEY et al., 2007; POOTER et al., 2016; ROZENDAAL et al., 2019). Particularmente em florestas tropicais secas, tal cenário é ainda mais comum, além de representarem um dos ecossistemas mais ameaçados (MILES et al., 2006; QUESADA et al., 2009). A partir de uma meta-análise em 56 distintas cronossequências, Rozendaal et al. (2019) relataram uma recuperação rápida da riqueza de espécies em florestas secundárias, mas uma resposta bastante lenta na composição das mesmas. Os autores sugerem ainda que a manutenção de florestas antigas e secundárias ricas em espécies é crucial para a conservação da biodiversidade, especialmente em paisagens tropicais modificadas pelo homem.

Inúmeros estudos têm abordado a questão da herbivoria foliar em áreas de sucessão ecológica (GRUNER; POLHEMUS, 2003; POORTER et al., 2004; HAKES; CRONIN, 2012; MOREIRA et al., 2013; GONZÁLEZ-ESQUIVEL et al., 2019), todavia, a maioria envolve as florestas úmidas (QUESADA et al., 2009). Além de características ambientais opostas, as florestas secas possuem a particularidade de grande parte da vegetação perder as folhas na estação seca, conferindo padrões distintos de investimento em defesa e incidência de herbivoria

foliar (COLEY; BARONE, 1996; DIRZO; BOEGE, 2008). Nessas regiões, o estágio sucessional tem sido apontado como principal fator nas correlações entre a herbivoria e características foliares, como teor de compostos secundários e conteúdo de nitrogênio, em alguns trabalhos (POORTER et al., 2004; SILVA; ESPIRITO-SANTO; MORAIS, 2015; AQUINO et al., 2015; Fonseca et al., 2018; GONZÁLEZ-ESQUIVEL et al., 2019). As características foliares de plantas ao longo de gradientes sucessionais podem ser moldadas por pressões dos herbívoros, que variam entre os diferentes estádios (POORTER et al., 2004; HAKES; CRONIN, 2012). Silva et al. (2011), avaliando padrões temporais de herbivoria na espécie *Handroanthus ochraceus* em uma cronossequência de floresta tropical seca no sudeste do Brasil, destacaram que o percentual de herbivoria e a abundância de insetos mastigadores diminuíram, a presença dos inimigos naturais aumentaram e houve redução do teor de nutrientes das folhas com o avanço do gradiente sucessional. Tal padrão, no entanto, não pode ser considerado único (MOREIRA et al., 2013; AQUINO et al., 2015; FONSECA et al., 2018; GONZÁLEZ-ESQUIVEL et al., 2019), sendo necessários mais estudos com intuito de entender as interações entre herbívoros e plantas neste ambiente.

2.6 Floresta Tropical Sazonalmente Seca: Caatinga

As florestas tropicais secas abrangem cerca de 42% das florestas tropicais no mundo, das quais 51% estão nas Américas (PENNINGTON et al., 2009; SÁNCHEZ-AZOFEIFA 2010; BASTIN et al., 2017). Por conta desta grande territorialidade, as médias de precipitação são bastante variadas, indo de 250 a 2000 mm e com temperaturas médias de 25 °C (SÁNCHEZ-AZOFEIFA, 2010). Tais fatores abióticos são correlacionados com a duração do período seco, que tem no mínimo três meses e, pode perdurar até oito, e os limites de latitude da região (SANCHEZ-AZOFEIFA et al., 2005).

O bioma é considerado um dos mais importantes, visto sua grande diversidade de fauna e flora e alta taxa de endemismo. Em termos de degradação ambiental, por sua vez, é um dos mais ameaçados (ESPÍRITO-SANTO et al., 2008; QUESADA et al., 2009; PORTILLO-QUINTERO; SANCHEZ-AZOFEIFA, 2010; SANTOS et al., 2011). A sua vegetação é caracterizada especialmente por plantas decíduas, com quase totalidade das árvores perdendo suas folhas no período seco (NASCIMENTO; FAGG; FAGG, 2007). Diante destes pontos, se tornam imprescindíveis ações prioritárias de conservação e mais estudos para tais áreas (ESPÍRITO-SANTO et al., 2008).

No Brasil está localizada a Caatinga, a maior e mais diversificada área de FTSS da região neotropical (SILVA et al. 2017). Essa fitofisionomia ocupa aproximadamente 11% (912.529 Km²) do país, abrangendo os estados do Maranhão, Piauí, Ceará, Rio Grande do Norte, Paraíba, Pernambuco, Alagoas, Sergipe, Bahia e parte do Norte de Minas Gerais (SILVA; LEAL; TABARELLI, 2017; SANTOS et al., 2014). Seu nome é originário do tupi-guarani, e significa mata branca devido à característica marcante de perder as folhas no período de estiagem (TABARELLI et al., 2018). Apesar de apresentar uma biota rica, continua sendo uma das regiões menos estudadas da América do Sul no que diz respeito a sua biodiversidade (SILVA; OREN, 1997; SILVA; TABARELLI, 1999; SANTOS et al., 2011).

Na Caatinga encontra-se um clima semiárido, segundo a classificação de Koppen, predominando três tipos: BShw – pequena estação chuvosa com precipitações concentradas entre dezembro e janeiro; BShw' – pequena estação chuvosa no verão e picos de precipitação nos meses de março e abril e; BShs' – semiárido, com curta estação chuvosa no outono-inverno e chuvas concentradas entre maio e junho (EMBRAPA, 1998). A precipitação anual varia entre 240 mm a 700 mm e a temperatura média próximo aos 28°C, com umidade relativa do ar de aproximadamente 60% (PRADO, 2003; LUCENA et al., 2008; PEREIRA; BAKKE, 2010). Prado (2003) destaca que o período seco na Caatinga aumenta da periferia para o centro, com localidades atingindo períodos de escassez hídrica de sete a onze meses.

A água é apontada por diversos autores como o principal recurso limitante da Caatinga, resultado da irregularidade pluviométrica, mesmo no período de chuvas (SAMPAIO, 1995). As diferenças de pluviosidade influenciam a estrutura e distribuição da comunidade vegetal, e o padrão de interações planta-animal (LEBRIJA-TREJOS et al., 2011; BUZZARD et al., 2015; FALCÃO et al., 2015; FONSECA et al., 2018). Somam-se a isto, características como alta radiação solar e baixa nebulosidade, que estão presentes em praticamente todo o ano, provocando uma alta taxa de evaporação e a consequente dessecação do solo (TROVÃO et al., 2007).

A forte sazonalidade, característica da Caatinga e outras FTSS, concentra basicamente toda a herbivoria durante o período chuvoso, quando a maioria das espécies vegetais produzem suas folhas (Filip et al., 1995). O pico de atividade dos herbívoros dar-se até a primeira metade desse período, resultado de uma maior palatabilidade das folhas, diminuição de inimigos naturais e menor conteúdo de fenólicos, todavia, esse recorte pode ser alterado entre distintos estádios sucessionais (FILIP et al., 1995; BOEGE, 2005; PEZZINI et al., 2008). Em FTSS, a taxas de herbivoria foliar variam entre 3% e 73%, mas o registro médio é de aproximadamente 17% (FILIP et al., 1995).

Estudos sobre herbivoria foliar na Caatinga são escassos, sendo primordialmente focados na resposta de insetos herbívoros aos estresses abióticos do ambiente (COELHO et al., 2012; RIBEIRO et al., 2013; NEVES et al., 2014; LEAL et al., 2016; LEAL et al., 2018). Efeitos da estrutura da vegetação sobre comunidades de herbívoros em escalas locais e regionais tem sido reportada (NEVES et al., 2014; SOUSA-SOUTO et al., 2014; NOVOTNY et al., 2007). Quando se leva em consideração apenas os trabalhos que envolvem características foliares de defesa em plantas, tal número é ainda menor (LEAL et al., 2018; FONSECA et al., 2018). Apesar de não existir um padrão definido, a herbivoria foliar normalmente está relacionada de forma negativa às defesas químicas e físicas, e positivamente ao conteúdo de nutrientes, em especial o nitrogênio foliar (SILVA; ESPIRITO-SANTO; MORAIS, 2015; FONSECA et al., 2018; KURSAR e COLEY 2003; DOURADO et al., 2016). Além da herbivoria por insetos, extensivas áreas de caatinga apresentam grandes densidades de caprinos, que se alimentam da vegetação nas proximidades das residências de seus criadores, aumentando a pressão por herbivoria (LEAL et al., 2018).

A caatinga vem sofrendo uma progressiva perda da vegetação decorrente de atividades antrópicas como agricultura de corte e queima, exploração de madeira para lenha, caça de animais e a remoção da vegetação para a pecuária extensiva (LEAL et al., 2005); o que vem agravando problemas sócio-ambientais (SANTOS et al., 2014; POORTER et al., 2016; MIRANDA et al., 2018). A devastação da cobertura vegetal do semiárido é uma realidade preocupante. Informações dão conta da exaustão das formações primárias em quase todos os estados nordestinos e a drástica redução das formações secundárias, na maior parte da região, com diversas áreas em processo de desertificação (SANTOS et al., 2011; SANTOS et al., 2014; VICO et al., 2015). Tal situação se agrava, por representar uma das FTS mais populosas do mundo (PORTILLO-QUINTERO; SANCHEZ-AZOFEIFA, 2010). Além disso, engloba poucas Unidades de Conservação (ESPÍRITO-SANTO et al., 2008). Neste cenário, o estudo de características foliares nesse mosaico de estádios sucessionais são importantes para prever as respostas dos atributos frente as diferentes condições ambientais e como as interações acontecem neste meio. De acordo com Leal et al. (2018), mudanças ou quebras nessas interações podem gerar um efeito cascata em diversos níveis biológicos e padrões de resiliência das espécies. Adicionalmente, informações sobre a dinâmica florestal neste bioma são reduzidas (SUNDERLAND et al., 2015).

3 ARTIGO 01

Grupos funcionais de plantas *versus* herbivoria em Floresta Tropical Sazonal Seca do Brasil.

Manuscrito a ser submetido ao periódico *Journal of Arid Environments*

(Qualis A3)

Grupos funcionais de plantas *versus* herbivoria em Floresta Tropical Sazonal Seca do Brasil.

Fernando Henrique de Sena^{1*} e Jarcilene Silva de Almeida¹

1. Departamento de Botânica, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Laboratório de Interações Multitróficas, Universidade Federal de Pernambuco, CEP: 50670-901, Brasil.

*Autor para correspondência.

Resumo

O estabelecimento de grupos funcionais vegetais em diferentes fases da regeneração natural é uma importante ferramenta que permite a reunião de espécies com atributos semelhantes, facilitando o entendimento da relação entre a vegetação e o ambiente. As semelhanças baseadas no conjunto de características foliares das plantas podem regular as interações planta-herbívoro, afetando a incidência e as taxas de herbivoria. Diante disso, este trabalho teve como objetivo analisar a presença de grupos funcionais a partir de características foliares de defesas de plantas ocorrentes em Floresta Sazonalmente Seca e comparar, se presentes, os seus níveis de herbivoria foliar e a relação a essas características de defesa. Foram selecionadas as espécies arbóreas mais abundantes na área de estudo. Foram medidas a área foliar específica, densidade foliar, espessura da folha, teor de fenólicos e o percentual de perda de área foliar por herbivoria em dez indivíduos por espécie. A avaliação foi realizada no final da estação chuvosa, durante dois anos consecutivos. A análise de agrupamento evidenciou a formação de quatro grupos funcionais. A taxa média de perda foliar por herbivoria neste trabalho variou entre 1,2 e 31,3%, apresentando diferenças entre todos os grupos obtidos. A variação foi resultado de diferentes estratégias utilizadas pelas plantas: o grupo G1 foi representado por atributos de espécies mais conservativas; o grupo G2 apresentou alta defesa contra herbívoros; o grupo G3 foi característico de espécies mais aquisitivas; e o grupo G4 em características para uso conservador da água. A estratégia de maior proteção contra herbivoria resultou em folhas menores, mais densas e com alto teor de fenóis, corroborando a eficiência desses traços, que podem constituir efetivas barreiras para o consumo vegetal em florestas tropicais sazonalmente secas.

Palavras-chave: Atributos funcionais; Caatinga; Defesa vegetal; Esclerofilia; Fenólicos; Folivoria.

1. Introdução

As interações planta-herbívoro são de grande importância, visto suas implicações na distribuição e na abundância das espécies vegetais, através do tempo e do espaço, por provocarem geralmente efeitos negativos no crescimento e capacidade reprodutiva das plantas, reduzindo sua habilidade competitiva e adaptações responsáveis pela diversidade (Van-Velzen e Etienne, 2015). A pressão exercida por essas interações tem provido um forte fator de seleção nas defesas das plantas, especialmente nos trópicos (Karban, 2011).

A fim de reduzir o ataque dos herbívoros, as plantas exibem uma variedade de estratégias e modificações (Van-Velzen e Etienne, 2015), como a produção de inúmeros metabólitos secundários, defesas físicas diversas e mudanças no conteúdo nutricional, que acabam atuando como barreiras aos fitófagos (Silva et al., 2015; Fonseca et al., 2018). Esses atributos de defesa provavelmente nunca aparecerão nas plantas de forma espontânea, e muitas vezes interagem aumentando a aptidão de defesa da planta (Agrawal e Fishbein, 2006; Silva e Batalha, 2011). Os vários atributos de uma espécie devem indicar, então, em que condições ela tende a ter um maior sucesso (Falcão et al., 2015; Firm et al., 2019).

Os investimentos na produção de substâncias químicas e no desenvolvimento de estruturas físicas em resposta à pressão de herbivoria, muitas vezes acabam revelando um *trade-off* entre a capacidade da planta em adquirir nutrientes e crescer mais rapidamente e de conservar seus recursos em tecidos mais protegidos e duráveis, e até mesmo na predominância de algum tipo de defesa em detrimento de outro (Van-Velzen e Etienne, 2015). Algumas teorias que enfocam as interações planta-inseto sugerem que espécies vegetais com diferentes histórias de vida também exibam diferenças nos caracteres de defesa contra a herbivoria (Ribeiro e Fernandes, 2010). Isso pode ser observado em plantas que vivem em ambientes ricos em nutrientes, onde a produção foliar é relativamente menos custosa e o investimento em defesas é diminuído. Maiores áreas foliares específicas aumentam as superfícies assimilatórias, o que acarreta uma interceptação luminosa maior e maiores taxas fotossintéticas. As folhas são mais finas e o investimento em carbono para produção de carboidratos estruturais como a celulose é menor (Falcão et al., 2017; Firm et al., 2019). Já nos ambientes mais pobres, o custo de construção foliar acaba sendo mais elevado e a longevidade foliar tende a ser maior, sendo vantajoso o investimento em defesas (Wright e Cannon, 2001; Poorter et al., 2004; Falcão et al., 2017). Portanto, hipóteses propostas para a defesa vegetal estão fortemente correlacionadas ao espectro de economia da planta (Defossez et al., 2018).

A herbivoria foliar é fortemente controlada por mecanismos ascendentes, especialmente nos ambientes terrestres (Dekeukeleire et al., 2019; González-Esquivel et al., 2019), onde o desempenho se dá de forma geral pelos traços de folhas, que convergem a partir de fatores bióticos e abióticos (Pringle et al., 2011). Neste sentido, a formação de tipos funcionais a partir de atributos foliares, que por sua vez, tem forte influência na herbivoria foliar, nos permite reunir grupos de espécies que respondem de forma similar aos fatores bióticos e abióticos, independente da sua relação filogenética, permitindo um melhor entendimento acerca da relação entre a vegetação e o ambiente (Cornelissen et al., 2003).

Variações nas características funcionais das folhas são um dos aspectos-chave nos estudos em ecologia funcional, uma vez que podem gerar correlações ecológicas importantes, como a observação de diferentes estratégias adaptativas sob limitações ambientais diversas, além da relativa facilidade de mensuração e o baixo custo (Cornelissen et al., 2003). De fato, a definição de grupos funcionais de plantas a partir de características funcionais contínuas tem se demonstrado como a abordagem mais apropriada para compreender as respostas das plantas ao meio, suas distribuições, abundâncias e interações bióticas, independente de classificações dicotômicas (McGill et al., 2006; Laughlin, 2013; González-Esquivel et al., 2019). Os herbívoros, por sua vez, consomem preferencialmente plantas mais relacionadas entre si, isto é, com características foliares semelhantes (Agrawal, 2007; Benítez-Malvido e Dáttilo, 2015), sendo um fator importante das redes de interações entre planta e herbívoros (Prado e Lewinsohn, 2004). Entre as características foliares que têm sido utilizadas de forma ampla em estudos de atributos ecológicos estão a área foliar específica: característica que reflete o custo de construção da folha baseado principalmente em carbono (Falcão et al., 2017) e a espessura e densidade foliar: caracteres mais escleromórficos, que quando elevados estão relacionados a defesa contra herbívoros e proteção contra perda de água (Wright e Cannon, 2001; Falcão et al., 2015).

Estudos em florestas tropicais secas tem demonstrado que o conjunto com diferentes dimensões de atributos funcionais das plantas podem resultar em taxas de herbivoria diversas (Fonseca et al., 2018; González-Esquivel et al., 2019). Deste modo, entender as diferenças entre os traços defensivos e funcionais adotados pelas plantas nos permite inferir como se dará as respostas frente a herbivoria a partir das variações ambientais (Agrawal e Fishbein, 2006). Em particular, a abordagem de herbivoria foliar incidente em diferentes grupos funcionais tem sido pouco explorada, especialmente quando formados de características foliares contínuas, apesar de sua importância nas interações entre herbívoros e plantas (Silva et al., 2015; López-Carretero et al., 2018). Sendo assim, é de se esperar que características foliares forneçam fortes indícios

sobre estratégias ecológicas apresentadas pelas espécies em diferentes contextos. Assim, nossos objetivos foram: 1) Identificar a presença de grupos funcionais a partir de características foliares de plantas ocorrentes em Floresta Sazonalmente Seca; 2) Relacionar seus níveis de herbivoria foliar.

2. Material e métodos

2.1. Área de estudo

O estudo foi conduzido na Fazenda Tamanduá (06°59'13" para 07°00'14" S e 37°18'08" para 37°20'38" W), município de Santa Terezinha, estado da Paraíba, no Brasil. Situado na região do sertão das Espinharas, é caracterizada como uma floresta tropical sazonal seca (FTSS), com médias pluviométricas anuais que podem atingir os 600 mm, com chuvas concentradas num período de 2 a 4 meses, entre janeiro e abril. (Falcão et al., 2015). A área está situada numa altitude média de 240 metros e a temperatura média é de 32,8 °C. Em 2016 e 2017, anos de coleta, os níveis de precipitação acumulados até abril foram 590,3 mm e 531,6 mm, respectivamente

A fazenda representa uma das maiores áreas conservadas e protegidas de Caatinga da região Nordeste do Brasil, o que foi primordial para o desenvolvimento deste estudo. Com histórico de uso da terra bastante documentado, a fazenda reúne um conjunto de várias antigas propriedades usadas para plantações de algodão perene, que foram abandonadas no período da “praga do bicudo”, por volta da década de 1980. A partir dessas atividades antrópicas pretéritas, muitas áreas da fazenda apresentam manchas de FTSS em distintas etapas de sucessão ecológica. O uso de fertilizante nesses ambientes não é conhecido (Cabral et al., 2013; Falcão et al., 2015).

As coletas foram realizadas em área de caatinga preservada (tardia), que nunca sofreu cortes rasos significativos e não apresenta sinais de modificação humana ou grandes distúrbios desde 1950. A vegetação de porte arbóreo se destaca por sua diversidade de espécies, em relação aos outros estádios, contando com vários indivíduos bastante desenvolvidos e de espécies clímax; e em uma área de caatinga antropizada, estando em regeneração natural há 20 anos (inicial), com histórico de perturbações como corte raso, plantio de algodão. Caracterizada por forte presença de espécies herbáceas e espécies de porte arbustivo e arbóreo que se apresentam relativamente dispersas. Não existem registros do uso de fertilizante em nenhuma das áreas.

Cada área de coleta corresponde a 2000 m² e estão localizadas de maneira isoladas e rodeadas de arame farpado para evitar possíveis entradas de animais de criação.

2.2. Amostragem

A amostragem das folhas para a medição de suas características, teor de fenólicos e o percentual de perda foliar por herbivoria ocorreu sempre ao fim da estação chuvosa, em abril de 2016 e abril de 2017, permitindo também estimar o acúmulo do dano foliar no decorrer da vida útil da folha.

Para este estudo foram selecionadas as espécies vegetais arbóreas presentes na área de estudo, previamente identificadas em estudos de fitossociologia (Cabral et al., 2013). Baseados nesses levantamentos e em excursão preliminar em campo, foram selecionadas todas as espécies que apresentassem um Diâmetro na Altura do Peito (DAP) > 7 e que possuíssem, no mínimo, dez indivíduos, em cada área de coleta. Espécies presentes simultaneamente nas duas áreas selecionadas foram considerados a título de análise como distintas (tabela 1). Estudos na própria área de estudo destacam a plasticidade fenotípica de atributos foliares em algumas dessas espécies (Falcão et al., 2015; Falcão et al., 2017).

Espécies vegetais	Local de coleta
<i>Amburana cearensis</i> A.C. Smith	Área preservada
<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	Área preservada
<i>Aspidosperma pyrifolium</i> Mart	Áreas antropizada e preservada
<i>Bauhinia cheilantha</i> (Bong.) Steud.	Áreas antropizada e preservada
<i>Cenostigma pyramidale</i> (Tul.) Gagnon & G.P.Lewis	Áreas antropizada e preservada
<i>Combretum leprosum</i> Mart.	Área preservada
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B. Gillet	Área preservada
<i>Cynophalla flexuosa</i> (L.) J.Presl	Área preservada
<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill.	Área antropizada
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir	Área antropizada
<i>Piptadenia stipulacea</i> (Benth.) Ducke	Área antropizada

Tabela 1: Lista das espécies arbóreas mais abundantes e que foram selecionadas para medição de suas características foliares e seus respectivos locais de coleta em áreas de Floresta Tropical Sazonal Seca (Santa Terezinha, Paraíba, Brasil).

2.2.1. Características foliares e teor de compostos fenólicos

Foram selecionados dez indivíduos, por espécie, por ano, para a medição das características foliares. As avaliações se deram em dez folhas por planta, totalmente expandidas e sem sinais de herbivoria (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Foram mensurados: área foliar, área foliar específica, espessura e densidade. A espessura da folha foi medida por paquímetro digital em sua maior largura evitando a nervura central (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). As folhas foram digitalizadas com auxílio de um scanner de mesa e as imagens utilizadas para determinação da área total no software Image J (Rasband, 2010). Posteriormente, foram secas em estufa a 70 °C durante 48 horas para determinação da biomassa. A área foliar específica foi definida entre a razão da área foliar com peso seco, conforme Garnier et al. (2001). A densidade foliar foi determinada conforme Witkowski e Lamont (1991).

As folhas secas foram maceradas em pó fino e usadas para quantificar a concentração de compostos fenólicos. Foram dissolvidos cerca de 20 mg do material vegetal macerado em 80% de metanol. O extrato foi então obtido pela ebulição do material e a reação foi realizada utilizando-se o reagente de Folin-Ciocalteu a 10%, seguindo a metodologia de Amorim et al. (2008). Os resultados foram alcançados por meio da interpolação da absorbância das amostras contra uma curva padrão, obtida a partir de uma projeção com o ácido tânico (0,1 mg ml⁻¹), em um espectrofotômetro (Genesys 10S UVVIS, Thermo Scientific, Waltham, EUA) calibrado em um comprimento de onda de 760 nm.

2.2.2. Herbivoria foliar

O dano foliar por herbivoria foi medido em vinte folhas maduras, dispostas em diferentes posições da planta, por ano, para cada indivíduo selecionado. As folhas foram digitalizadas com o auxílio de um scanner de mesa, para definir seus danos. A área total de cada folha, bem como a de fragmentos removidos pelos folívoros foram quantificadas com o *software* Image J (Rasband, 2010). Cada digitalização foi convertida para a forma binária (preto e branco) e então foi calculada a porcentagem de herbivoria, através da seguinte fórmula: % de dano foliar = [(Área Perdida/Área Total) X 100]. Na mensuração da herbivoria considerou-se danos ocasionados por mastigadores e cortadores. O percentual médio de herbivoria foi definido individualmente para cada planta.

2.2 Análise de dados

A separação das espécies em grupos funcionais a partir dos atributos foliares coletados deu-se a partir de uma análise de agrupamento usando a distância euclidiana no método de Ward (maior valor de índice cofenético). As variáveis estudadas (área foliar específica, densidade, espessura, teor de fenóis e herbivoria) foram submetidos à análise MANOVA de medidas repetidas, onde os grupos estabelecidos eram a variável independente. Quando necessário, o contraste de médias foi feito *a posteriori* a partir do teste de Bonferoni a 5% de probabilidade. As análises foram realizadas no *software* Statistica 10.0 (StatSoft, 2000).

3 Resultados

3.1. Definição e características dos grupos funcionais

Foram identificados quatro grupos funcionais a partir da análise de agrupamento: o Grupo G1 é característico de espécies com valores intermediários de área foliar específica, densidade e espessura. O Grupo G2 reuniu as espécies que apresentaram baixa área foliar específica e espessura e alta densidade da folha. O Grupo G3 se formou com espécies de alta área foliar específica e espessura e baixa densidade. O G4 agrupou espécies que apresentaram baixa área foliar específica e densidade e alta espessura. Considerando apenas as espécies co-ocorrentes nas áreas (i.e., consideradas a título de análise como distintas) apenas *Aspidosperma pyrifolium* se diferenciou em grupos.

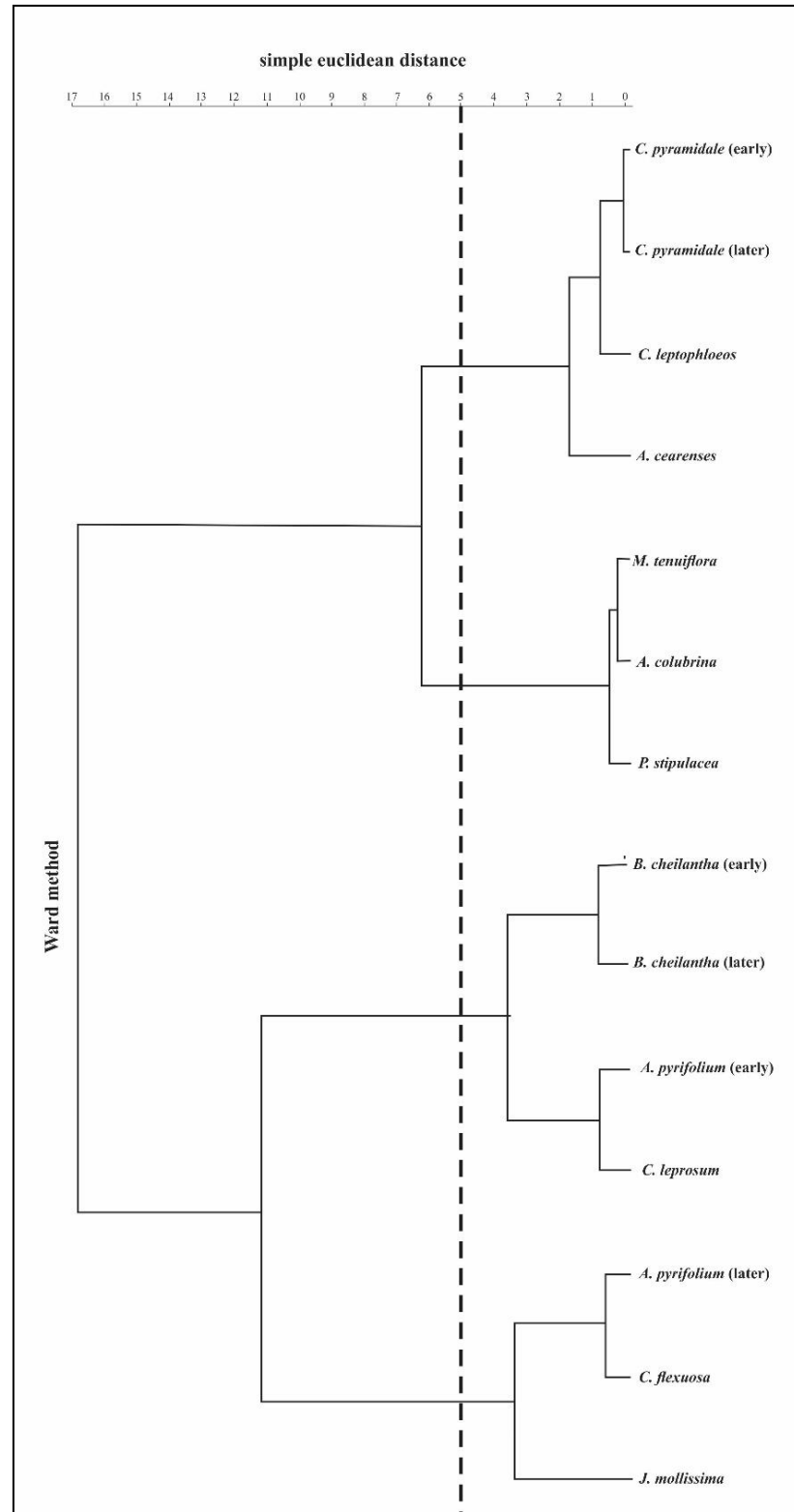


Fig. 1. Dendrograma de agrupamento (distância euclidiana) obtida pelo método de Ward baseado em características foliares de espécies de plantas em áreas de Floresta Tropical Sazonal Seca (Santa Terezinha, Paraíba, Brasil). O valor de corte (5.0) é destacado na figura. O índice de correlação cofenética foi de 80.02.

3.2. Atributos foliares e teor de compostos fenólicos

A área foliar específica apresentou os menores índices nos grupos G2 e G4, não diferindo entre si, apenas com os demais ($p < 0.05$). Não houve diferença entre os anos de coletas ($p > 0.05$) (figura 2A). O maior valor de densidade foliar foi observado no grupo G2 ($p < 0.05$). Os menores índices foram dos grupos G3 e G4 (figura 2B). Quanto a espessura foliar, o G1 e G2 obtiveram significativamente os menores valores ($p < 0.05$) (figura 2C). Os maiores teores de compostos fenólicos no primeiro ano de coleta foram detectados no grupo G1, que diferiu estatisticamente dos demais, que apresentaram, entretanto, índices semelhantes ($p < 0.05$). No segundo ano, maiores valores foram aferidos nos grupos G1 e G2, diferindo apenas dos demais grupos ($p < 0.05$) (figura 2C). Nos dois anos de coleta os dados de todos os atributos seguiram a mesma tendência entre os grupos (tabela 2).

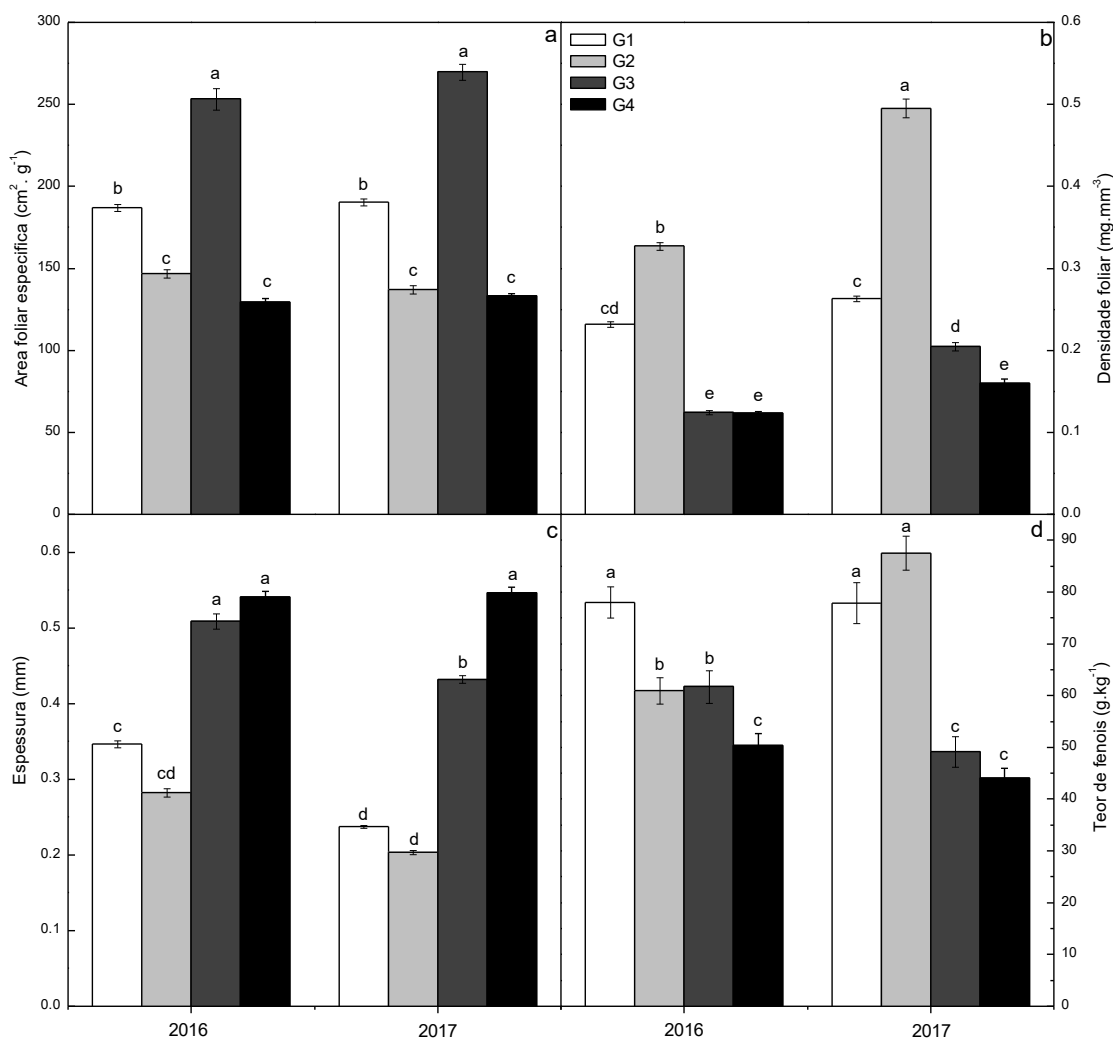


Fig. 2. Atributos foliares (a) Área foliar específica; (b) densidade da folha; (c) espessura foliar; (d) concentração de compostos fenólicos em diferentes grupos funcionais (G1; G2; G3 e G4) de Floresta Tropical Sazonal Seca (Santa Terezinha, Paraíba, Brasil) em dois anos. Barras $\pm$ SE seguidas de letras iguais não são significativamente diferentes pelo teste de Bonferroni (5%).

Variáveis respostas	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
Área foliar específica	20,496	10	0,000136
Densidade foliar	69,733	10	0,001652
Espessura foliar	25,890	10	0,011768
Conteúdo de fenólicos	22,290	10	0,000168
Dano foliar por herbivoria	65,354	10	0,000001

Tabela 2: Análise multivariada de variância (MANOVA) de características funcionais: área foliar específica, densidade foliar, espessura foliar, teor de fenólicos; e o dano foliar por herbivoria em diferentes grupos funcionais de plantas de Floresta Tropical Sazonal Seca (Santa Terezinha, Paraíba, Brasil).

3.3. Herbivoria foliar e grupos funcionais

O percentual médio de perda foliar por herbivoria neste trabalho variou entre 1,2 e 31,3% com taxas estatisticamente diferente em todos os grupos analisados ($p < 0.05$). Os maiores índices foram verificados no G4, enquanto que o grupo G2, apresentou as menores porcentagens de herbivoria. O mesmo foi observado nos dois anos de coleta, que teve uma tendência de aumento no segundo ano, no entanto sem diferir estatisticamente ($p > 0.05$) (figura 3).

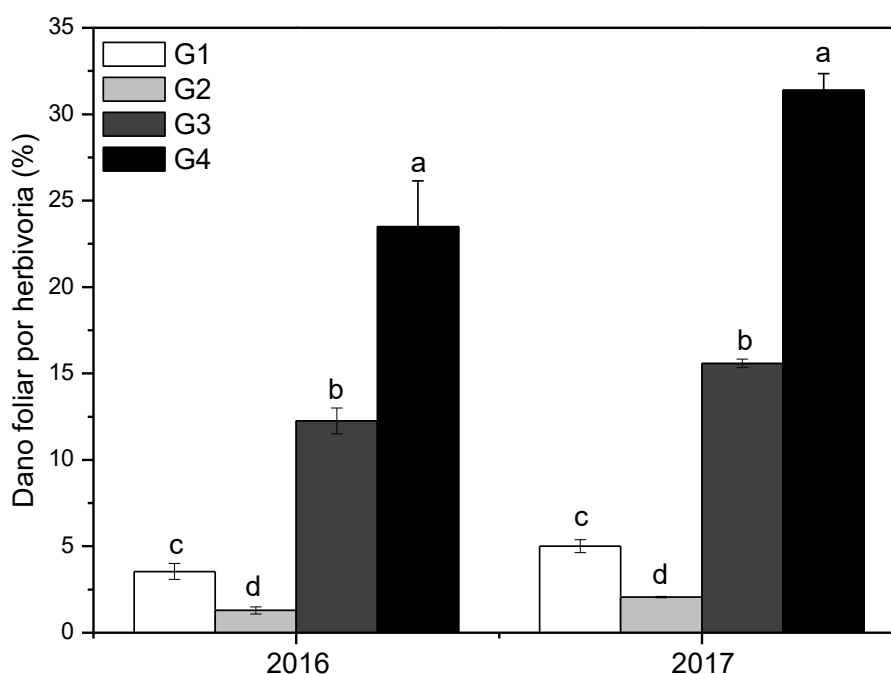


Fig. 3. Percentual de dano foliar por herbivoria nos diferentes grupos funcionais de plantas (G1; G2; G3; G3) de Floresta Tropical Sazonal Seca (Santa Terezinha, Paraíba, Brasil) em dois anos. Barras $\pm$ SE seguidas de letras iguais não são significativamente diferentes pelo teste de Bonferroni (5%).

3. Discussão

Os diferentes espectros de características funcionais entre os grupos estabelecidos refletem os melhores ajustes e estratégias para maximizar a aptidão e a sobrevivência vegetal e indicam suas demandas conflitantes, influenciando, por sua vez, as interações entre planta e herbívoros (Silva et al., 2015; Derroire et al., 2018; Defosse et al., 2018). Sendo assim foi possível observar estratégias distintas entre os grupos formados: indivíduos do grupo G1 são representados por atributos de espécies mais conservativas; o grupo G2 é indicativo de espécies que com alta defesa contra herbívoros; o grupo G3 foi eficiente no desenvolvimento da área foliar por biomassa investida, resultando em maiores superfícies assimilatórias, característico de espécies mais aquisitivas; e o grupo G4, por sua vez, revela uma estratégia mais centrada na conservação de água (i.e, aumento da espessura da folha). Apenas *Aspidosperma pyrifolium* se diferenciou em grupos. Tal resultado é em virtude de plasticidade fenotípica apresentada pela espécie, que refletiu em diferenças mais amplas em atributos como a área foliar específica, espessura e densidade foliar entre os ambientes. A presença das demais espécies em mais de um estágio sucessional deve ser resultado de adaptações em atributos que não foram medidos nesse trabalho. Por exemplo, Falcão et al. (2015), na mesma área de estudo, indicaram que *C. pyramidale* apresentou grande plasticidade fenotípica entre estágios sucessionais em atributos relacionados a absorção e manutenção de estado da água. Ambientes de sucessão podem favorecer fortemente a plasticidade em características de defesa e promover a variabilidade na resistência de plantas (Hakes e Cronin, 2012; Fonseca et al., 2018; González-Esquivel et al., 2019).

A variação no percentual de dano foliar por herbivoria indicados neste estudo pode ser considerada alta. Nas florestas tropicais, o consumo foliar atinge aproximadamente 28% (Coley et al., 2018). Ao considerarmos, no entanto, as florestas secas, esse valor é normalmente inferior (Filip et al., 1995). Fonseca et al. (2018) relatou perda por herbivoria entre 2,5 e 4,4% para áreas de florestas secas em Minas Gerais/Brasil. Hernandez et al. (2014) observaram, por sua vez, percentuais entre 1,8 e 33,4% em floresta tropical seca do México. A amplitude observada neste trabalho pode ser resultado das diferentes características foliares utilizadas pelo conjunto de espécies de determinado grupo funcional, que acabou por diferenciar grandemente o percentual de herbivoria entre eles. Estudo analisando diferentes grupos funcionais fenológicos indicaram que plantas perenes apresentaram maior espessura e concentração de fenólicos e menor conteúdo de nitrogênio e AFE que as plantas decíduas, que perderam, por sua vez, o dobro de área foliar por herbivoria (Silva et al., 2015). Agrawal e Fishbein (2006)

conseguiram distinguir três grupos de plantas com base em sete características da planta. As síndromes de defesa das espécies foram associadas a defesas físicas, baixa qualidade nutricional e alta defesa química. O dano foliar por herbívoros é resultado da influência de fatores em níveis topo-base, como a presença de inimigos naturais e base-topo, como mudanças na diversidade de plantas e seus atributos foliares (Tylianakis e Morris, 2017; Dekeukeleire et al., 2019; González-Esquivel et al., 2019). A presença de certo tipo de defesa vegetal e o seu grau de intensidade frente a outras “síndromes de defesa” irá revelar uma demanda conflitante entre os benefícios que trará para a planta, os custos de produção e disponibilidade de recursos (Van-Velzen e Etienne, 2015).

A densidade, espessura e o teor de fenólicos foram determinantes para a discrepância nos percentuais de herbivoria observados nos grupos G2 e G4. De fato, esses dois grupos exibem as menores taxas de AFE, mas apresentam, respectivamente, o menor e maior índice de perda foliar entre os grupos formados. Valores mais baixos de AFE indicam um maior investimento de carbono por unidade de área da folha, aumentando a vida útil e os custos de construção e manutenção (Falcão et al., 2015; Firn et al., 2019). No caso do G4, a estratégia do grupo foi em direção ao aumento da espessura da folha, que está fortemente associada à suculência, e ao uso conservador da água (Hodgson et al., 2011; Kitajima et al., 2012). Por outro lado, o aumento da espessura não favoreceu a diminuição da herbivoria foliar nesse grupo, embora seja relacionado em alguns trabalhos (Kitajima et al., 2012; González-Esquivel et al., 2019). Além disso, apresentou menores conteúdos de fenólicos, que é associado a uma maior proteção da planta contra herbívoros, numa relação conhecida em diversos ambientes, especialmente em Florestas Tropicais Secas (Poorter et al., 2004; Coley et al., 2018). O grupo G2 partiu para uma estratégia de aumento da densidade foliar. Esta, por sua vez, se relaciona intimamente com a proteção da planta contra herbivoria, resultando em características como aumento da esclerofilia e ainda na redução da potencial palatabilidade e nutrição do tecido da folha (Wright e Cannon, 2001; Kitajima et al., 2012; Chauvin et al., 2018). A densidade pode ser considerada um tipo de defesa inicial para diversos tipos de herbívoros generalistas e uma das mais eficazes, visto que resulta em folhas mais duras e com maior resistência biomecânica para o inseto herbívoro (Chauvin et al., 2018; Coley et al., 2018; González-Esquivel et al., 2019). Paralelamente, o grupo também apresentou alta defesa química, o que contribui para a limitação do consumo foliar pelo herbívoro (Aboshi et al., 2018; Coley et al., 2018).

A oposição entre características mais conservativas, observadas no grupo G1, e mais aquisitivas, no grupo G3, refletiu também no aumento de mais de 300% na perda foliar entre esses grupos, respectivamente. No G3, as espécies estão representadas por possuírem folhas

maiores, que demandam maior recepção de luz e, por conseguinte podem adquirir recursos de forma mais rápida (Chauvin et al., 2018). Essas folhas acabam se tornando mais vulneráveis ao ataque de herbívoros pois normalmente são mais macias, menos resistentes e atreladas a conteúdos mais elevados de nutrientes foliares, tornando-as mais palatáveis (Firn et al., 2019). A substituição do tecido foliar consumidos por herbívoros tem custos relativamente mais baixos (Poorter et al., 2004). A efetividade em termos de defesa no desenvolvimento foliar mais rápido pode não ser tão alto, no entanto, é uma forma de diminuir impactos negativos gerados pela herbivoria realocando recursos deste fim para o seu crescimento (Coley et al., 2018). Ademais, a baixa densidade foliar apresentada no grupo confirma o efetivo papel dessa característica na herbivoria foliar incidente (González-Esquivel et al., 2019; Chauvin et al., 2018), além de uma alta espessura, indicativo de plantas em ambiente com alta incidência luminosa (Hodgson et al., 2011). Por outro lado, o grupo G1, com características opostas, inclui também um alto teor de fenóis, que é indicativo de uma menor concentração de nutrientes nas folhas. Com níveis mais baixos de nutrientes, especialmente nitrogênio, há limitação na síntese de proteínas, levando ao deslocamento de seus precursores para a metabolização dos compostos fenólicos (Cartelat et al., 2005; Zhu et al., 2013). A resposta deste tipo de defesa depende do herbívoro em questão e quais tipos de fenóis foram produzidos pela planta (Close e McArthur, 2002; Coley et al., 2018). Além de proteção contra herbívoros, a presença de compostos fenólicos também está associada a proteção contra a radiação ultravioleta (Close e McArthur, 2002; Moreira et al., 2018). Tais características acabam por refletir o baixo percentual de perda foliar relatado, que tendem a ter folhas menos palatáveis para os herbívoros (Funk et al., 2017; Firn et al., 2019).

4. Conclusões

Os grupos que foram estabelecidos neste trabalho (i.e., formados com base em características foliares) evidenciam fortemente diferentes estratégias ecológicas apresentadas pelas espécies vegetais a fim de tolerarem as condições marcantes de ambientes semiáridos como estresse hídrico e alta incidência luminosa e de suas respostas frente a herbivoria foliar. Nossos resultados corroboram ainda a eficiência de traços das folhas, especialmente densidade e o conteúdo de fenólicos, que podem constituir efetivas barreiras para o consumo vegetal. Sugerimos que outros estudos sejam realizados a fim de melhor entender como a herbivoria foliar responde a estes atributos a longos prazos e que outros parâmetros, como os tipos de fenóis presentes nas plantas, também possam estar afetando tais respostas.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Instituto Fazenda Tamanduá pela permissão para realização desta pesquisa na Fazenda Tamanduá e por todo suporte logístico. F.H. SENA reconhece também o apoio da FACEPE por meio da concessão de bolsa de estudo.

Referências

- Aboshi, T., Ishiguri, S., Shiono, Y., Murayama, T., 2018. Flavonoid glycosides in Malabar spinach *Basella alba* inhibit the growth of *Spodoptera litura* larvae. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 82 (1), 9-14.
- Agrawal, A. A. Macroevolution of plant defense strategies. 2007. *Trends Ecol. Evol.* 22 (2), 103-109.
- Agrawal, A.A., Fishbein, M., 2006. Plant defense syndromes. *Ecology* 87 (sp7), S132-S149.
- Amorim, E.L.C., Nascimento, J.E., Monteiro, J.M., Sobrinho, T.J.S.P., Araújo, T.A.S., Albuquerque, U.P., 2008. A simple and accurate procedure for determination of tannin and flavonoid levels and some applications in Ethnobotany and Ethnopharmacology. *Funct Ecosyst Comm.* 2, 88–94.
- Benítez-Malvido, J., Dáttilo, W, 2015. Interaction intimacy of pathogens and herbivores with their host plants influences the topological structure of ecological networks in different ways. *Am. J. Bot.* 102 (4), 512-519.
- Cabral, G.A., Sampaio, E.V.S.B., Almeida-Cortez, J., 2013. Estrutura Espacial e Biomassa da Parte Aérea em Diferentes Estádios Sucessionais de Caatinga, Santa Terezinha-PB (Spatial Structure and Aboveground Biomass in Different Caatinga Succession Stages, in Santa Terezinha, Paraíba). *Rev. Bras. Geogr. Fís.* 6 (3), 566-574.
- Cartelat, A., Cerovic, Z.G., Goulas, Y., Meyer, S., Lelarge, C., Prioul, J.L., Barbottin, A., Jeuffroy. M.H, Gated, P., Agatie, G., Moya, I., 2005. Optically assessed contents of leaf polyphenolics and chlorophyll as indicators of nitrogen deficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field Crops Res.* 91 (1), 35-49.
- Chauvin, K.M., Asner, G.P., Martin, R.E., Kress, W.J., Wright, S.J., Field, C.B, 2018. Decoupled dimensions of leaf economic and anti-herbivore defense strategies in a tropical canopy tree community. *Oecologia* 186 (3), 765–782.
- Close, D.C., McArthur, C., 2002. Rethinking the role of many plant phenolics—protection from photodamage not herbivores?. *Oikos* 99 (1), 166-172.

- Coley, P.D., Endara, M.J., Kursar, T.A., 2018. Consequences of interspecific variation in defenses and herbivore host choice for the ecology and evolution of Inga, a speciose rainforest tree. *Oecologia* 187 (2), 361-376.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., et al., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51 (4), 335-380.
- Defosse, E., Pellissier, L., Rasmann, S., 2018. The unfolding of plant growth form-defence syndromes along elevation gradients. *Ecol. Lett.* 21 (5), 609-618.
- Dekeukeleire, D., van Schroyen, Lantman, I.M., Hertzog, L.R., Vandegehuchte, M. L., Strubbe, D., Vantieghe, P., Martel, A., Verheyen, K., Bonte, D., Lens, L., 2019. Avian top-down control affects invertebrate herbivory and sapling growth more strongly than overstorey species composition in temperate forest fragments. *For. Ecol. Manag.* 442, 1-9.
- Derroire, G., Powers, J.S., Hulshof, C.M., Varela, L.E.C., Healey, J.R., 2018. Contrasting patterns of leaf trait variation among and within species during tropical dry forest succession in Costa Rica. *Sci. Rep.* 8 (1), 285.
- Falcão, H.M., Medeiros, C.D., Almeida-Cortez, J., Santos, M.G., 2017. Leaf construction cost is related to water availability in three species of different growth forms in a Brazilian tropical dry forest. *Theor. Exp. Plant Physiol.* 29 (2), 95-108.
- Falcão, H.M., Medeiros, C.D., Silva, B.L., Sampaio, E.V., Almeida-Cortez, J.S., Santos, M.G., 2015. Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. *For. Ecol. Manag.* 340, 62-69.
- Filip, V., Dirzo, R., Maass, J. M., Sarukhan, 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.
- Firn, J., McGree, J.M., Harvey, E., Flores-Moreno, H., Schütz, M., Buckley, Y.M., et al., 2019. Leaf nutrients, not specific leaf area, are consistent indicators of elevated nutrient inputs. *Nat. Ecol. Evol.* 3 (3), 400-406.

- Fonseca, M.B., Silva, J.O., Falcão, L.A., Dupin, M.G., Melo, G.A., Espírito-Santo, M.M., 2018. Leaf damage and functional traits along a successional gradient in Brazilian tropical dry forests. *Plant Ecol.* 219 (4), 403-415.
- Funk, J.L., Larson, J.E., Ames, G.M., Butterfield, B.J., Cavender-Bares, J., Firn, J., Laughlin, D.C., Sutton-Grier, A.E., Williams, L., Wright, J., 2017. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biol Rev.* 92 (2), 1156-1173.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., Laurent, G., 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Funct. Ecol.* 15 (5), 688-695.
- González-Esquivel, J.G., Cuevas-Reyes, P., González-Rodríguez, A., Ávila-Cabadilla, L.D., Álvarez-Añorve, M. Y., Fagundes, M., Maldonado-López, Y., 2019. Functional attributes of two *Croton* species in different successional stages of tropical dry forest: effects on herbivory and fluctuating asymmetry patterns. *Trop. Ecol.* 60 (2), 1-14.
- Hakes, A.S., Cronin, J.T., 2012. Successional changes in plant resistance and tolerance to herbivory. *Ecology* 93 (5), 1059-1070.
- Hernández, Y., Boege, K., Lindig-Cisneros, R., Del-Val, E., 2014. Lepidopteran herbivory in restored and successional sites in a tropical dry forest. *Southwest Nat.* 59 (1), 66-74.
- Hodgson, J.G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., et al., 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Ann Bot.* 108, 1337–1345.
- Karban, R., 2011. The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Funct Ecol.* 25, 339–347
- Katabuchi, M., Kurokawa, H., Davies, S.J., Tan, S., Nakashizuka, T., 2012. Soil resource availability shapes community trait structure in a species-rich dipterocarp forest. *J. Ecol.* 100(3), 643-651.
- Kitajima, K., Llorens A.M., Stefanescu, C., 2012. How cellulose based leaf toughness and lamina density contribute to long leaf lifespans of shade-tolerant species. *New Phytol.* 195, 640–652.

- Laughlin, D.C., 2013. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *J. Ecol.* 102, 186–193.
- López-Carretero, A., Díaz-Castelazo, C., Boege, K., Rico-Gray, V., 2018. Temporal variation in structural properties of tropical plant-herbivore networks: The role of climatic factors. *Acta Oecol.* 92, 59-66.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21(4), 178-185.
- Moreira, X., Castagneyrol, B., Abdala-Roberts, L., Berny-Mier y Teran, J.C., Timmermans, B. G., Bruun, H.H., Covelo, F., Glauser, G., Rasmann, S., Tack A. J. M., 2018. Latitudinal variation in plant chemical defences drives latitudinal patterns of leaf herbivory. *Ecography* 41 (7), 1124-1134.
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., et al., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 61 (3), 167-234.
- Poorter, L., Van de Plassche, M., Willems, S., Boot, R.G.A., 2004. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biol.* 6 (6), 746-754.
- Prado, P.I., Lewinsohn, T.M., 2004. Compartments in insect–plant associations and their consequences for community structure. *J. Anim. Ecol.* 73 (6), 1168-1178.
- Pringle, E.G., Adams, R.I., Broadbent, E., Busby, P.E., Donatti, C.I., Kurten, E.L., Renton, K., Dirzo, R., 2011. Distinct Leaf-trait Syndromes of Evergreen and Deciduous Trees in a Seasonally Dry Tropical Forest. *Biotropica* 43 (3), 299-308.
- Rasband, W.S., 2010. ImageJ, US National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, 1997–2009.
- Ribeiro, S., Fernandes, G.W., 2010. Interações entre insetos e plantas no Cerrado: teoria e hipóteses de trabalho. *Oecologia Australis* 8, 299-320.
- Silva, D.M., Batalha, M.A., 2011. Defense syndromes against herbivory in a cerrado plant community. *Plant Ecol.* 212, 181–193.

- Silva, J.O, Espirito-Santo, M.M., Morais, H.C., 2015. Leaf traits and herbivory on deciduous and evergreen trees in a tropical dry forest. *Basic Appl. Ecol.* 16, 210–219.
- Statsoft, Inc. *statistica for windows: Computerprogram manual*. Tulsa, 2000.
- Tylianakis, J.M., Morris, R.J., 2017. Ecological networks across environmental gradients. *Annu. Rev. Ecol. Evol.* S 48, 25-48.
- Van-Velzen, E., Etienne, R.S., 2015. The importance of ecological costs for the evolution of plant defense against herbivory. *J. Theor. Biol.* 372, 89-99.
- Witkowski, E.T.F., Lamont, B.B., 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia* 88 (4), 486-493.
- Wright, I.J., Cannon, K., 2001. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Funct. Ecol.* 15, 351-359.
- Zhu, S.D., Song, J.J., Li, R.H., Ye, Q., 2013. Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests. *Plant Cell Environ.* 36 (4), 879-891.

4 ARTIGO 02

Herbivory and leaf traits of two tree species from different succession stages of Tropical Dry Forest

Manuscrito a ser submetido ao periódico *Basic and Applied Ecology*

(Qualis A2)

Herbivory and leaf traits of two tree species from different succession stages of Tropical Dry Forest

Fernando Henrique de Sena¹ and Jarcilene Silva de Almeida^{1*}

1. Department of Botany, Graduate Program in Plant Biology, Multitrophic Interactions Laboratory, Federal University of Pernambuco, Postal Code: 50670-901, Brazil.

*Corresponding author: cortez_jarcy@yahoo.com

Abstract

The set of leaf traits is growingly being viewed as something essential to the evolution and ecologic role of plant defenses. On the other hand, plants express different leaf traits in different succession stages as a response to the diverse environmental conditions. This variation can impact the percentage of herbivory linked to the performance of the herbivore insects. Thus, we aimed to compare the expression of leaf defenses in established plants over different succession stages and how these defenses modify the plant-herbivore interactions based on herbivory rates. We analyzed physical leaf parameters (specific leaf area, thickness, and density), nutrient content (N, P, and K), total phenolic compounds and leaf herbivory. The native species *Aspidosperma pyrifolium* and *Cenostigma pyramidale* were sampled in early and late succession stages. Results showed that the plant investment in defenses varies according to the succession stage and that both species have similar defense strategies, confirming the resource availability hypothesis. Individuals from the early stage adopt a strategy of tissue that cost less and are easy to replace (lower sclerophylly, higher nutrient content and less phenolic compounds), while the later stage individuals allocate resources in long-lived tissue (higher sclerophylly, lower nutrient content) with higher levels of phenolic compounds. For both species in this study, the average percentage of leaf herbivory observed was higher in the early stage. As for the analyzed traits, only the content of phenolic compounds in *A. pyrifolium* and

27 nitrogen in *C. pyramidale* showed a negative and a positive correlation with loss of leaf area,
28 respectively. Our data indicate that plant defenses are tightly coupled to the plant's economic
29 spectrum.

30

31 **Keywords:** Leaf nutritional content, Natural regeneration, phenolic compounds, sclerophylly,
32 semiarid.

33

Introduction

Plant-insect interactions are essential for maintaining the biodiversity and the function in ecosystems (Endara & Coley 2011). The production of secondary compounds and a higher leaf sclerophylly are examples of the many traits that plants exhibit as defenses aimed to reduce the loss of photosynthetic tissue due to possible herbivore attacks (Fonseca et al. 2018; Chauvin et al. 2018). These characteristics are mainly influenced by environmental conditions, such as nutrient and soil water availability (Coley et al. 1985; Lande 2009; Falcão et al. 2015).

Many hypotheses that describe the plant resource allocation and defense patterns have been postulated, with the “Resource Availability” being one of the most well-known (Coley 1985; Poorter et al. 2004; Defosse et al. 2018). It represents one of the most basic conflicting demands mediated by the leaf economic spectrum (Wright et al. 2004). In pioneer plant species, there's a trade-off between allocating more resources for growth and investing less in defense, making the replacement of tissue lost to herbivory more beneficial (Coley 1985; Poorter et al. 2004). On the other hand, plant species in late succession stages allocate more resources to create tissue, especially the carbon-based, which last longer and have more protections (Poorter et al. 2004). Distinct ecological strategies are considered positive in the same environment, but usually, the establishment of a plant species in different succession stages is limited by these conflicting demands (Westoby & Wright 2006; Poorter et al. 2006; Laughlin 2013). However, other authors suggest that on tropical dry forests, the plant strategies shift and are mediated by water availability (Alvarez-Añorve et al. 2012; Buzzard et al. 2016).

In the tropics, huge forest areas are used for farming and cattle raising, while other already-deforested areas are abandoned after usage, creating patches of plant succession under different regeneration stages (Chazdon & Guariguata 2016). This anthropic disturbance has been widely observed in tropical dry forests, especially in South America (Martínez-Garza et

al. 2005). The set of traits that plants present in these stages should reflect the best way to improve growth, survival and/or reproduction under such environmental circumstances (Westoby & Wright 2006; Violle et al. 2007). Plants have developed many life history and ecological strategies in response to limiting resources (Laughlin 2013).

In areas undergoing natural regeneration, the natural plasticity displayed on leaf traits is an important strategy for plant acclimatization and establishment (Lande 2009). Leaf traits have been directly involved in the analysis of countless plant processes, like plant growth, and can also impact the herbivory rates observed along the succession stages (Poorter et al. 2004; Fonseca et al. 2018). Furthermore, through morphological and physiological adjustments, herbivore-inflicted pressure can also be considered an important factor for the development and evolution of these traits, including physical and chemical defenses and also tolerance (Karban 2011; Fürstenberg-Hägg et al. 2013).

Among the leaf traits that have been widely used in studies about ecological attributes and plant defense, there are leaf area, which represents the balance between carbon assimilation and water loss through transpiration; specific leaf area, a trait that reflects the leaf building cost — especially in carbon — and is directly related to plant's functionality (Vendramini et al. 2002); thickness and density, scleromorphic traits that are positively correlated to defense against biotic and abiotic pressures (Wright & Cannon 2001). Furthermore, the photosynthetic rate and the analysis of nutrients (like nitrogen and phosphorus) and secondary compounds — essential to protect the leaf epidermis and defend against herbivores — are also important (Meyer et al. 2006). Thus it is expected that the ecological strategies adopted by plant species under diverse circumstances can be inferred based on these leaf traits (Diaz et al. 2004; Katabuchi et al. 2012).

Studies linking the effects of herbivory-inflicted leaf damage with the different traits of the plants that manage to persist in different succession stages are still scarce. This is aggravated

if we consider only tropical dry forests. As herbivory can have a direct influence on forest ecosystems' function and structure, it is crucial to learn how these interactions work over that landscape, as this information is useful for restoration and conservation strategies (Schuldt et al. 2012). Thus, the current study aims to compare the expression of leaf defenses in established plants over different succession stages and to investigate how these defenses modify the plant-herbivore interactions based on herbivory rates. We hypothesize that leaf traits and leaf damage inflicted by herbivore insects change along the succession stage in tropical dry forests and expect an increase in sclerophylly and phenolic compounds along with a decrease in nutrient content and herbivory as the succession stage advances.

Material and methods

Study área

This study was conducted at Fazenda Tamanduá (06°59'13" to 07°00'14" S e 37°18'08" to 37°20'38" W, 240 m above sea level), a farm in the countryside of Santa Terezinha, Paraíba, Brazil. With 3,073 ha, an average temperature of 32.8 °C and an average annual precipitation of 600 mm, the rainfall episodes show an irregular pattern, which usually is condensed between February and May. During 2016 and 2017, the accumulated rainfall levels until April were respectively 590.3 mm and 531.6 mm. The Litholic Neosol is the predominant type in this area (EMBRAPA, 2006).

The farm has one of the biggest Caatinga conservation and protection areas in the Brazilian Northeast, with almost 1,000 ha of land — almost one-third of its total area — comprising a Legal Reserve with 614 ha and a Private Natural Reserve — called RPPN Tamanduá and recognized by IBAMA, the country's Federal body in charge of environment and natural resources — with 350 ha (Lyra-Neves & Telino-Júnior 2010).

The farm was originally divided into many smaller properties that cultivated perennial cotton trees and were abandoned during a widespread infestation by the cotton boll weevil in the 1980s, thus comprising areas of tropical dry forest in diverse stages of ecological succession. The land-use history is well known and there aren't records of fertilizer usage in these places (Freitas et al. 2012; Cabral et al. 2013; Falcão et al. 2015). The early succession stage has a history of anthropic disturbance such as clearcutting, cotton cultivation, and cattle pasture, undergoing natural regeneration for approximately the last 20 years. It also displays a high prevalence of herbal species during the rainy season alongside species of shrubs and trees with a relatively sparse dispersion. On the other hand, the late succession stage area is remarkably free of clearcutting and signals of anthropic action or big disturbance since the 1950s. This area is inside a Private Natural Reserve and the vegetation is mainly comprised of trees with a higher diversity when compared to other successional stage, displaying many well-developed specimens and climax species. Freitas et al. (2012) studied the chemical and physical properties of the upper layers of the soil in the areas.

Collection and sampling of the target tree species

To get an estimation of the damage accumulated during the leaf's lifespan, the sampling was performed at the end of the rain season, in April of 2016 and 2017. We collected and measured leaves from trees located within the early and late succession stages. Each collection area has 2,000 m² and is fenced with barbed wire to avoid the presence of livestock.

A concomitant presence in both succession stages was the main criterion for the selection of model species and was based on information by Cabral et al. (2013). Two pioneer tree species were selected in this study: *Aspidosperma pyrifolium* Art. & Zucc (Apocynaceae), a native species with a massive presence in Brazilian tropical dry forests, such as Caatinga and

Cerrado. These trees are deciduous and can grow up to 8 m, displaying straight trunks with smooth bark and alternate simple leaves (Hermuche 2011; Maia-Silva et al. 2012); and *Cenostigma pyramidale* Tull. (Fabaceae), a semi-deciduous species endemic to the Caatinga. Individuals grow up from 4 to 6 m and display bipinnate leaves, light grey trunk and high wood density (Castello et al. 2019). The sampling criteria were defined as trees with a diameter at breast height (DBH) > 7 cm and at least 10 individuals/species in each collection area.

Leaf traits

Ten leaves from trees that satisfied the sampling criteria for each species in both succession stages were collected in two consecutive years and used for leaf trait measurements. Leaf thickness was obtained using a digital caliper at leaf's widest section while avoiding the midrib, as described by Pérez-Harguindeguy et al. (2013). Specific leaf area (SLA) was calculated using leaf area divided by leaf dry matter. The leaves were digitalized individually using a scanner and each leaf area was obtained using ImageJ (Rasband 2010). Subsequently, the same leaves were oven-dried individually at 70 °C for 72 hours and the respective weights were obtained using a precision scale (HR-200, E, Tokyo, Japan) (Garnier et al. 2001). Leaf density determination followed Witkowski and Lamont (1991).

The content of nitrogen (N), phosphorus (P) and potassium (K) in leaves was obtained using 250 mg of oven-dry and ground leaf mass. This dry matter underwent acid digestion (H₂SO₄) in a digestion block at 350 °C for extraction. Total N content was quantified from titration of the digested plant extract with HCl after the addition of boric acid and a colored indicator (Thomas et al. 1967). Spectrophotometry was used for the analysis of P content (Espectrofotômetro 600S, FEMTO, São Paulo, BR) following the methodology described by

Murphy and Riley (1962). The content of K was derived by flame photometry (DM-62, Digimed, São Paulo, BR) using a standard solution of 5 ppm of K (Silva 2009).

We used 20 mg of dry leaf material for the determination of total phenolic compounds, boiling it in methanol 80% for extraction and further submitting it to a reaction with Folin-Ciocalteu 10% as described by Amorim et al. (2008). Results were derived by interpolating samples' absorbance against a standard curve, which was obtained projecting tannic acid ($0,1 \text{ mg ml}^{-1}$) in a spectrophotometer (Genesys 10S UVVIS, Thermo Scientific, Waltham, EUA) adjusted to a wavelength of 760 nm. The results from all measured traits were averaged individually for each sampled tree from both species.

Leaf herbivory

A set of 20 leaves was collected from each tree for both species and digitalized using a scanner for subsequent damage measurement as herbivory percentage. We used ImageJ (Rasband 2010) to quantify the total leaf area for each leaf, as well as the areas removed by the folivores. Each image was converted to a binary file (black and white) from which the herbivory percentage was obtained using the following formula: $[(\text{area lost to herbivory} / \text{total leaf area}) * 100]$. The herbivory percentage was subsequently analyzed individually for each tree.

Data analysis

The variables in this study (specific leaf area, thickness, density, nutrient content, phenolic compounds, and herbivory rates) were analyzed using repeated measures MANOVA with the succession stage set as an independent variable. Averages were further compared using the Bonferroni test (5%). We developed generalized linear mixed models (GLMM) to test leaf

traits (explanatory variables) against the percentage of leaf herbivory (response variable). The analyses were carried out using R 2.15 (R Development Team 2012). A principal component analysis (PCA) was applied to each tree species to identify less correlated and more explanatory leaf traits. The software used was Fitopac 2.1 (Sheperd 2010).

Results

Leaf traits

Leaves from *A. pyrifolium* and *C. pyramidale* individuals in the early succession stage had lower levels of carbon-based defenses, as observed through sclerophylly results (contrary to SLA). SLA was significantly higher in the early stage for both species and in the two sampled years ($P < 0.005$; Table 2; Fig. 1A). On the other hand, *A. pyrifolium* and *C. pyramidale* trees from the late succession stage showed higher leaf density values ($P < 0.005$; Table 2) in the two sampled years (Fig. 1B). Leaf thickness showed the same tendency, with higher values for individuals from both species in the late succession stage ($P < 0.005$; Table 2) and in the two sampled years (Fig. 1C).

Leaf N and P contents decreased from the early to the late succession stage for both species ($P < 0.005$; Tables 1 and 2). This was observed in the two years of sampling. Leaf K content was higher for *A. pyrifolium* individuals from the early succession stage ($P < 0.005$; Tables 1 and 2). On the other hand, *C. pyramidale* trees didn't show any differences in K content ($P > 0.005$; Tables 1 and 2). We observed an increase in the N:P ratio for *A. pyrifolium* individuals from the late succession stage between the years ($P < 0.05$), while *C. pyramidale* trees showed an increase in this ratio for both succession stages ($P > 0.05$; Table 1). Total phenolic compounds showed a significant increase from early to late succession stages for both species in the two sampling years (Fig. 2; Table 2). The principal component analysis arranged

groups related to the year of collection and successional stages, especially in *A. pyrifolium*. The data variation explained 83.34% (axes 1 and 2) of the groups formations (Fig. 3). For *C. pyramidale*, the data variation explained 85.28% (Fig. 4).

Leaf herbivory

The average percentage of leaf loss due to herbivory in *A. pyrifolium* showed a small variation between 9.3% and 9.5% (early stage) and 12.8 and 14.5% (late stage), with these values being statistically different between the study areas (Fig. 5A; Table 2). *C. pyramidale* trees also showed higher herbivory rates in the early stage ($P < 0.05$; Table 2), with 4.7% and 5.6%, while these numbers fluctuated between 1.2% and 3.0% in the late stage (Fig. 5B). The phenolic compounds content was the only leaf trait that showed a negative correlation to herbivory percentage for *Aspidosperma pyrifolium*. As for *Cenostigma pyramidale*, only N content showed a positive correlation with leaf herbivory percentage (Table 3).

Discussion

In general, the distinct responses shown by the measured leaf traits in the different stages (early and late) for both tree species corroborate predictions based on the resource availability hypothesis (Coley et al. 1985; Poorter et al. 2004). This hypothesis postulates that there is a higher investment in growth than in the production of defenses, as the costs of building leaves and replacing the tissue lost to herbivores are lower due to nutrient quantities and high availability of light in the early succession stages. Similar responses, either complete or not, are also documented in other studies in tropical dry forests (Lohbeck et al. 2013; Derroire et al. 2018; Fonseca et al. 2018).

Increments in SLA are directly linked to plant's photosynthetic capacity and efficiency in resource usage — like light and nutrients —, lowering the overall cost to replace tissue lost to herbivores (Shipley et al. 2005; Pérez-Harguindeguy et al. 2013; Chauvin et al. 2018). Furthermore, many studies showed that bigger leaves end up being more vulnerable to herbivory, as they usually are tenderer and less resistant (Firn et al. 2019). Increases in thickness can play a role in reducing herbivory's incidence, but also elevate leaves' production cost and more often than not their lifespan time (Hodgson et al. 2011; Kitajima et al. 2012; González-Esquivel et al. 2019). Conversely, an increase in leaf density is linked to plant protection against herbivory and is considered a type of initial defense against many kinds of generalist herbivores, rendering harder leaves with higher biomechanical resistance and reducing the palatability and/or tissue nutrition content (González-Esquivel et al. 2019; Chauvin et al. 2018; Coley et al. 2018). In the early stage, an increase in nutrient content and a significant decrease in the content of phenolic compounds favor higher palatability (Coley et al. 2018). All these traits represent a higher metabolic activity when compared to leaves with opposing traits and that present higher resistance to herbivore attacks (Westoby & Wright 2006; Chauvin et al. 2018). As a matter of fact, the area lost to herbivores in leaves for both species from the late stage show a decrease of over 40% when compared to individuals from the early stage (Fig. 3 and 4).

The percentage of plant tissue lost to herbivory found for the species in this study are within the average values observed for tropical dry forests (Filip et al. 1995). Fonseca et al. (2018) found leaf herbivory rates between 2.5 and 4.4% in a tropical dry forest in Minas Gerais, Brazil. Aquino et al. (2017), found leaf damage rates between 8.8 and 12% for *Aspidosperma pyrifolium*. These variations in the herbivory percentages found in different species might be a reflex of many factors, including the number of traits a plant presents and environmental differences, as well as temporal and regional fluctuations (González-Esquivel et al. 2019).

Taking into account a segregated analysis of leaf traits, only the phenolic compounds content in *A. pyrifolium* and N content in *C. pyramidale* were related to leaf area loss, even though the late stage presents leaf traits (e.g., higher sclerophylly) that are frequently related to higher levels of protection against herbivores (Westoby & Wright 2006; González-Esquivel et al. 2019). Nevertheless, despite the fact that there were no direct effects, leaf traits — like specific leaf area — can have an association with herbivory by correlation to chemical or physical properties of the leaf, and even though a specific characteristic may be a result of other environmental aspects — like hydric stress — it could also favors the plant's defenses against herbivores (Garibaldi et al. 2010; Alvarez-Añorve et al. 2012). Furthermore, while leaf traits are prevalent over the inflicted herbivory percentage (Stiling & Moon 2005), higher levels of herbivory pressure could also be playing an essential role to elevate the herbivory rates observed in the early stages, with plants adopting a strategy of building tissue which is less costly and easier to replace (i.e., a lower content of phenolic compounds and more N; a higher SLA) in response to available environmental conditions (Neves et al. 2014). In the same area of the current study, Vieira (2018, unpublished data), found a higher abundance of arthropods on the early stage during wet and dry seasons when compared to the late stage. Silva et al. (2012) found higher levels of richness and abundance of herbivore insects in early succession stage in tropical dry forests.

The tendency of producing simpler and lower cost tissue is corroborated by the higher concentrations of leaf N and P in trees from the early stage (Coley et al. 1985; Poorter et al. 2006). The increment these nutrients also indicates of a nitrogen mobilization for protein synthesis, in particular for proteins linked to photosynthesis, with the energy expense targeted to this higher production of leaf biomass (Reich et al. 2009; Zhu et al. 2013). This perspective is concrete if we analyze the increase in SLA together with the increase in N content during the years of sampling in this study. On the other hand, the lower content of N and P found in the

plant species from the late succession stage might indicate a shift of carbon to metabolize phenolic compounds through a limitation in protein synthesis (Cartelat et al. 2005; Zhu et al. 2013). Thus, the increase observed in N content for species in the late stage in 2017 was followed by a decrease in the phenolic compounds. The N:P ratio for both tree species also corroborates these data. Furthermore, the higher levels observed for both species in the late stage reinforce the behavior of producing leaves that cost more and have more defenses in this environment.

The negative relationship between phenolic compounds content and leaf herbivory in *A. pyrifolium* shows the important role these substances play on effectively defending the plants and has been pointed out by many authors, including in tropical dry forests (Poorter et al. 2004; Fuerstenberg-Haug et al. 2013; Aboshi et al. 2018; Coley et al. 2018). The higher content of N in the leaf makes the plant more palatable and this aspect seems to be crucial to the relationship observed for *C. pyramidale*. Such relationship has been observed in many ecosystems, including tropical dry forests (Meloni et al. 2012; Silva et al. 2012; Silva et al. 2015; Njovu et al. 2019). In fact, nutrient content, secondary metabolites and physical traits are central to how the herbivore perceives the plant's quality (Dyer et al. 2007; Massad & Dyer 2010; Defosse et al. 2018). In contrast, our study findings indicate that the content of phenolic compounds and N were the main agents driving the differentiation observed between the stages.

Our results show different demands from both species of trees when it comes to how the plant invests energy. On the one hand, there is a tissue production strategy that costs less and is easily substituted by in the early stage and that resulted in higher percentages of herbivory. On the other hand, there is allocation of resources in tissues with a better life span, in addition to an increase in defense metabolites, which require more energy from the plant, but result in lower percentages of herbivory. In summary, hypotheses that emphasize plant defenses are strongly linked to the economic spectrum of plants (Defosse et al. 2018).

Acknowledgements

We gratefully acknowledge for Instituto Fazenda Tamanduá for logistical support and for allowing us to develop research at Fazenda Tamanduá. F.H. SENA thanks FACEPE for the research grant. J.S. ALMEIDA acknowledge CNPq for scientific productivity fellowship.

References

- Alvarez-Añorve, M. Y., Quesada, M., Sánchez-Azofeifa, G. A., Avila-Cabadilla, L. D., & Gamon, J. A. (2012). Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American journal of botany*, 99, 816-826. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100200>
- Amorim, E. L. C., Nascimento, J. E., Monteiro, J. M., Sobrinho, T. J. S. P., Araújo, T. A. S., & Albuquerque, U. P. (2008). A simple and accurate procedure for determination of tannin and flavonoid levels and some applications in Ethnobotany and Ethnopharmacology. *Functional Ecosystems and Communities*, 2, 88–94
- Aquino, R. E., Falcão, H. M. & Almeida-Cortez, J. S. (2017). Variations in the concentrations of phenolic compounds and herbivory rates in *Aspidosperma pyriforme* Mart. in disturbed Caatinga's áreas. *Journal of Environmental Analysis and Progress*, 02, 61-71. <https://doi.org/10.24221/jeap.2.1.2017.1075.61-71>
- Buzzard, V., Hulshof, C. M., Birt, T., Violle, C., & Enquist, B. J. (2016). Re-growing a tropical dry forest: functional plant trait composition and community assembly during succession. *Functional Ecology*, 30, 1006-1013. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12579>
- Cabral, G. A. L., Sampaio, E. V. S. B., Almeida-Cortez, J. S. (2013). Spatial Structure and Aboveground Biomass in Different Caatinga Succession Stages, in Santa Terezinha, Paraíba. *Revista Brasileira de Geografia Física*, 6, 566-574
- Cartelat, A., Cerovic, Z. G., Goulas, Y., Meyer, S., Lelarge, C., Prioul, J. L., ... & Moya, I. (2005). Optically assessed contents of leaf polyphenolics and chlorophyll as indicators of nitrogen deficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Field crops research*, 91(1), 35-49. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2004.05.002>
- Castello, A. C. D., Pereira, A. S. S., Simões, A. O. & Koch, I. *Aspidosperma* in Flora do Brasil 2020 em construção. (2019). <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB15551>>. Accessed 19 September 2019.
- Chauvin, K. M., Asner, G. P., Martin, R. E., Kress, W. J., Wright, S. J., & Field, C. B. (2018). Decoupled dimensions of leaf economic and anti-herbivore defense strategies in a tropical canopy tree community. *Oecologia*, 186, 765–782. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-4043-9>

- 365 Chazdon R. L., Guariguata, M.R. (2016) Natural regeneration as a tool for large-scale forest
366 restoration in tropics: prospects and challenges. *Biotropica*, 48, 716–730
- 367 Coley, P. D., Bryant, J. P. & Chapin, F. S. (1985). Resource availability and plant anti-herbivore
368 defense. *Science*, 230, 895-899. <https://doi.org/10.1126/science.230.4728.895>
- 369 Coley, P. D., Endara, M. J. & Kursar, T. A. (2018). Consequences of interspecific variation in
370 defenses and herbivore host choice for the ecology and evolution of Inga, a speciose rainforest
371 tree. *Oecologia*, 187, 361-376. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4080-z>
- 372 Defosse, E., Pellissier, L. & Rasmann, S. (2018). The unfolding of plant growth form-defence
373 syndromes along elevation gradients. *Ecology letters*, 21, 609-618.
374 <https://doi.org/10.1111/ele.12926>
- 375 Derroire, G., Powers, J. S., Hulshof, C. M., Varela, L. E. C., & Healey, J. R. (2018). Contrasting
376 patterns of leaf trait variation among and within species during tropical dry forest succession in
377 Costa Rica. *Scientific reports*, 8(1), 285. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-18525-1>
- 378 Diaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H., Jalili, A., ... & Band,
379 S. R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of*
380 *vegetation science*, 15(3), 295-304. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x>
- 381 Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill, J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J., ... & Diniz,
382 I. R. (2007). Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*,
383 448(7154), 696-699. <https://doi.org/10.1038/nature05884>
- 384 Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Centro Nacional de Pesquisa de Solos. (2006).
385 *Sistema brasileiro de classificação de solos*. (2.ed.). Rio de Janeiro: Embrapa Solos.
- 386 Endara, M. J., & Coley, P. D. (2011). The resource availability hypothesis revisited: a meta-
387 analysis. *Functional Ecology*, 25, 389–398. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01803.x>
- 388 Falcão, H. M., Medeiros, C. D., Silva, B. L., Sampaio, E.V., Almeida-Cortez, J. S. & Santos,
389 M. G. (2015). Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest
390 chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. *Forest Ecology and*
391 *Management*, 340, 62-69. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.12.029>

- 392 Filip, V., Dirzo, R., Maass, J. M., & Sarukhan, J. (1995). Within-and among-year variation in
 393 the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest.
 394 *Biotropica*, 27, 78-86. <https://doi.org/10.2307/2388905>
- 395 Firn, J., McGree, J. M., Harvey, E., Flores-Moreno, H., Schütz, M., Buckley, Y. M., ... &
 396 Prober, S. M. (2019). Leaf nutrients, not specific leaf area, are consistent indicators of elevated
 397 nutrient inputs. *Nature ecology & evolution*, 3(3), 400-406. [https://doi.org/10.1038/s41559-](https://doi.org/10.1038/s41559-018-0790-1)
 398 018-0790-1
- 399 Fonseca, M. B., Silva, J. O., Falcão, L. A., Dupin, M. G., Melo, G. A. & Espírito-Santo, M. M.
 400 (2018). Leaf damage and functional traits along a successional gradient in Brazilian tropical
 401 dry forests. *Plant Ecology*, 219, 403-415. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0804-8>
- 402 Freitas, A. D. S., Sampaio, E. V. S. B., Silva, B. L. R., Almeida-Cortez, J. S. & Menezes, R. S.
 403 C. (2012). How much nitrogen is fixed by biological symbiosis in tropical dry forests?. *Nutrient*
 404 *Cycling in Agroecosystems*, 2, 181-192. <https://doi.org/10.1007/s10705-012-9545-6>
- 405 Fürstenberg-Hägg, J., Zagrobelny, M., & Bak, S. (2013). Plant defense against insect
 406 herbivores. *International journal of molecular sciences*, 14, 10242-10297.
 407 <https://doi.org/10.3390/ijms140510242>
- 408 Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C. & Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the
 409 determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional ecology*, 15, 688-
 410 695. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00563.x>
- 411 González-Esquivel, J. G., Cuevas-Reyes, P., González-Rodríguez, A., Ávila-Cabadilla, L.D.,
 412 Álvarez-Añorve, M. Y., Fagundes, M. & Maldonado-López, Y. (2019). Functional attributes
 413 of two *Croton* species in different successional stages of tropical dry forest: effects on herbivory
 414 and fluctuating asymmetry patterns. *Tropical Ecology*, 60 (2), 1-14.
 415 <https://doi.org/10.1007/s42965-019-00027-y>
- 416 Hermuche, P. M. (2011). Relação entre NDVI e florística em fragmentos de floresta estacional
 417 decidual no Vale do Paranã, Goiás. *Ciência Florestal*, 21(1), 41-52.
 418 <http://doi.org/10.5902/198050982746>

- 419 Hodgson, J. G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., ... &
 420 Bogard, A. (2011). Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf
 421 area?. *Annals of botany*, 108(7), 1337-1345. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr225>
- 422 Karban, R., Shiojiri, K., & Ishizaki, S. (2011). Plant communication—why should plants emit
 423 volatile cues?. *Journal of plant interactions*, 6(2-3), 81-84.
 424 <https://doi.org/10.1080/17429145.2010.536589>
- 425 Katabuchi, M., Kurokawa, H., Davies, S. J., Tan, S. & Nakashizuka, T. (2012). Soil resource
 426 availability shapes community trait structure in a species-rich dipterocarp forest. *Journal of*
 427 *Ecology* 100, 643–651. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01937.x>
- 428 Kitajima, K., Llorens A. M. & Stefanescu, C. (2012). How cellulosebased leaf toughness and
 429 lamina density contribute to long leaf lifespans of shade-tolerant species. *New Phytologist*, 195,
 430 640–652. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04203.x>
- 431 Lande, R. (2009). Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic
 432 plasticity and genetic assimilation. *Journal of evolutionary biology*, 22 (7), 1435-1446.
 433 <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01754.x>
- 434 Laughlin, D. C. (2013). The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to
 435 community assembly. *Journal of Ecology*, 102, 186–193. [https://doi.org/10.1111/1365-](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12187)
 436 [2745.12187](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12187)
- 437 Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Paz, H., ... &
 438 Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet
 439 tropical forest. *Ecology*, 94(6), 1211-1216. <https://doi.org/10.1890/12-1850.1>
- 440 Lyra-Neves, R. M. & Telino-Júnior, W. R. (2010). *Aves da Fazenda Tamanduá*. (1ª ed.)
 441 Vinhedo: Avis Brasilis.
- 442 Maia-Silva, C., Silva, C. I. D., Hrnccir, M., Queiroz, R. T. D., & Imperatriz-Fonseca, V. L.
 443 (2012). *Guia de plantas visitadas por abelhas da caatinga*. (1ª ed). Fortaleza: Fundação Brasil
 444 Cidadão.
- 445 Martínez-Garza, C., Pena, V., Ricker, M., Campos, A., & Howe, H. F. (2005). Restoring
 446 tropical biodiversity: leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-

- 447 successional environments. *Forest Ecology and Management*, 217, 365-379.
 448 <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.07.001>
- 449 Massad, T. J., & Dyer, L. A. (2010). A meta-analysis of the effects of global environmental
 450 change on plant-herbivore interactions. *Arthropod-Plant Interactions*, 4(3), 181-188.
 451 <https://doi.org/10.1007/s11829-010-9102-7>
- 452 Meloni F., Lopes N. P. & Varanda, E. M. (2012). The relationship between leaf nitrogen,
 453 nitrogen metabolites and herbivory in two species of Nyctaginaceae from the Brazilian Cerrado.
 454 *Environmental and Experimental Botany*, 75, 268– 276.
 455 <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.07.010>
- 456 Meyer, S., Cerovic, Z. G., Goulas, Y, Montpied, P., Demotes-Mainard, S., Bidel, L. P. R., et al.
 457 (2006). Relationships between optically assessed polyphenols and chlorophyll contents, and
 458 leaf mass per area ratio in woody plants: a signature of the carbon-nitrogen balance within
 459 leaves? *Plant, Cell and Environment*, 29, 1338–1348. [https://doi.org/10.1111/j.1365-](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01514.x)
 460 [3040.2006.01514.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2006.01514.x)
- 461 Murphy, J., Riley, J. P. (1962). A modified single solution method for the determination of
 462 phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*, 27, 31-36. [https://doi.org/10.1016/S0003-](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(00)88444-5)
 463 [2670\(00\)88444-5](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(00)88444-5)
- 464 Neves, F. S., Silva, J. O., Espírito-Santo, M. M. & Fernandes, G. W. (2014). Insect herbivores
 465 and leaf damage along successional and vertical gradients in a tropical dry forest. *Biotropica*,
 466 46, 14-24. <https://doi.org/10.1111/btp.12068>
- 467 Njovu, H. K., Peters, M. K., Schellenberger C. D., Brandl, R., Kleyer, M., & Steffan-Dewenter,
 468 I. (2019). Leaf traits mediate changes in invertebrate herbivory along broad environmental
 469 gradients on Mt. Kilimanjaro, Tanzania. *Journal of Animal Ecology*, 00, 1-12.
 470 <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13058>
- 471 Peeters, P. J, Sanson, G. & Read, J. (2007). Leaf biomechanical properties and the densities of
 472 herbivorous insect guilds. *Functional Ecology*, 21, 246– 255. [https://doi.org/10.1111/j.1365-](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01223.x)
 473 [2435.2006.01223.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01223.x)

- 474 Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., et al.
 475 (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide.
 476 *Australian Journal of botany*, 61, 167-234. https://doi.org/10.1071/BT12225_CO
- 477 Poorter, L., Van de Plassche, M., Willems, S., & Boot, R. G. A. (2004). Leaf traits and herbivory
 478 rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant biology*, 6, 746-754.
 479 <https://doi.org/10.1055/s-2004-821269>
- 480 Poorter, L. & Bongers, F. (2006). Leaf traits are good predictors of plant performance across
 481 rain forest species. *Ecology*, 87, 1733–1743. [https://doi.org/10.1890/0012-](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1733:LTAGPO]2.0.CO;2)
 482 [9658\(2006\)87\[1733:LTAGPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1733:LTAGPO]2.0.CO;2)
- 483 R Development Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing.
 484 R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- 485 Rasband, W. S. (2010). ImageJ, US National Institutes of Health, Bethesda, Maryland.
- 486 Reich, P. B., Oleksyn, J., & Wright, I. J. (2009). Leaf phosphorus influences the
 487 photosynthesis–nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia*, 160, 207-
 488 212. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1291-3>
- 489 Schuldt, A., Bruelheide, H., Durka, W., Eichenberg, D., Fischer, M., Kröber, W., ... & Schmid,
 490 B. (2012). Plant traits affecting herbivory on tree recruits in highly diverse subtropical forests.
 491 *Ecology letters*, 15(7), 732-739. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01792.x>
- 492 Shepherd, G. J. (2010). Fitopac. Versão 2.1. Campinas, SP: Departamento de Botânica,
 493 Universidade Estadual de Campinas.
- 494 Shipley, B., Vile, D., Garnier, E., Wright, I. J. & Poorter, H. (2005). Functional linkages
 495 between leaf traits and net photosynthetic rate: reconciling empirical and mechanistic models.
 496 *Functional Ecology*, 19, 602–615. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2005.01008.x>
- 497 Silva, C. S., Silva-Filho, F. C., Santos, A. D., Coscione, A., Vitti, A., Boaretto, A., ... & Carmo,
 498 C. (2009). *Manual das análises químicas de solos, plantas e fertilizantes*. (1ª ed). Brasília:
 499 Embrapa Informação Tecnológica.

- 500 Silva, J. O., Espírito-Santo, M. M., & Melo, G. A. (2012). Herbivory on *Handroanthus*
 501 *ochraceus* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest. *Arthropod-*
 502 *Plant Interactions*, 6, 45-57. <https://doi.org/10.1007/s11829-011-9160-5>
- 503 Silva, J. O., Espírito-Santo, M. M. & Morais, H. C. (2015). Leaf traits and herbivory on
 504 deciduous and evergreen trees in a tropical dry forest. *Basic and Applied Ecology*, 16, 210–219.
 505 <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.02.005>
- 506 Stiling, P., & Moon, D. C. (2005). Quality or quantity: the direct and indirect effects of host
 507 plants on herbivores and their natural enemies. *Oecologia*, 142(3), 413-420.
 508 <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1739-4>
- 509 Thomas, R. L., Sheard, R. W. & Moyer, J. R. (1967). Comparison of conventional and
 510 automated procedures for N, P and K analysis of plant material using a single digestion.
 511 *Agronomy Journal*, 59, 240-247. <https://doi.org/10.2134/agronj1967.00021962005900030010x>
- 512 Vendramini, F., Díaz, S., Gurvich, D. E., Wilson, P. J., Thompson, K. & Hodgson, J. G. (2002).
 513 Leaf traits as indicators of resource-use strategy in flora with succulent species. *New*
 514 *Phytologist*, 154, 147–157. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00357.x>
- 515 Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007).
 516 Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116, 882–892. [https://doi.org/10.1111/j.0030-](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x)
 517 [1299.2007.15559.x](https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x)
- 518 Westoby, M. & Wright, I. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in*
 519 *Ecology and Evolution*, 21, 261–268. 2006. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.004>
- 520 Witkowski, E. T. F. & Lamont, B. B. (1991). Leaf specific mass confounds leaf density and
 521 thickness. *Oecologia*, 88, 486-493. <https://doi.org/10.1007/BF00317710>
- 522 Wright, I. J. & Cannon, K. (2001). Relationships between leaf lifespan and structural defences
 523 in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology*, 15, 351-359.
 524 <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2001.00522.x>
- 525 Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... & Flexas,
 526 J. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827.
 527 <https://doi.org/10.1038/nature02403>

Zhu, S. D., Song, J. J., Li, R. H., & Ye, Q. (2013). Plant hydraulics and photosynthesis of woody species from different successional stages of subtropical forests. *Plant, Cell & Environment*, 36, 879-891. <https://doi.org/10.1111/pce.12024>

Table 1. Leaf nitrogen, phosphorus and potassium content, and N:P ratio for *Aspidosperma pyrifolium* and *Cenostigma pyramidale* individuals from early and late succession stages of tropical dry forest over two consecutive years (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil). Averages $\pm$ standard error followed by similar letters indicate a non-significant difference according to the Bonferroni test (5%), $n = 10$.

Sucessional Stage	Year	N (g.Kg ⁻¹)	P (g.Kg ⁻¹)	K (g.Kg ⁻¹)	N:P (ratio)
<i>Aspidosperma pyrifolium</i>					
Early	2016	22,4 $\pm$ 0,5 c	3,0 $\pm$ 0,1 a	2,0 $\pm$ 0,1 a	7,3 $\pm$ 0,1 c
	2017	29,2 $\pm$ 0,1 a	3,0 $\pm$ 0,1 a	1,9 $\pm$ 0,2 a	9,8 $\pm$ 0,2 b
Late	2016	13,9 $\pm$ 0,3 d	2,7 $\pm$ 0,1 b	1,7 $\pm$ 0,1 b	5,1 $\pm$ 0,2 d
	2017	24,0 $\pm$ 0,2 b	2,2 $\pm$ 0,1 c	1,6 $\pm$ 0,1 b	10,9 $\pm$ 0,1 a
<i>Cenostigma pyramidale</i>					
Early	2016	26,6 $\pm$ 0,4 b	3,9 $\pm$ 0,1 a	1,7 $\pm$ 0,1 a	6,8 $\pm$ 0,1 a
	2017	29,2 $\pm$ 0,2 a	3,8 $\pm$ 0,1 a	1,9 $\pm$ 0,1 b	7,6 $\pm$ 0,1 b
Late	2016	13,0 $\pm$ 0,2 c	3,5 $\pm$ 0,1 b	1,8 $\pm$ 0,1 ab	3,7 $\pm$ 0,1 c
	2017	25,8 $\pm$ 0,1 b	3,4 $\pm$ 0,1 b	1,9 $\pm$ 0,1 b	7,6 $\pm$ 0,1 bd

Table 2. Multivariate analysis of variance (MANOVA) of functional leaf traits: specific leaf area (SLA), leaf density (DEN), leaf thickness (THICK), total phenolic compounds (PC), nutrient content (N, P, K, N:P) and leaf tissue lost to herbivory (HERB) in tropical dry forest (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil).

Species	<i>Aspidosperma pyrifolium</i>			<i>Cenostigma pyramidale</i>		
Response variables	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
SLA	73,034	18	0,000	11,02	18	0,004
DENS	49,73	18	0,000	52,77	18	0,000
THICK	124,764	18	0,000	162,16	18	0,000
N	36,292	18	0,000	286,64	18	0,000
P	110,077	18	0,000	29,54	18	0,000
K	321,59	18	0,000	28,63	18	0,000
N:P	339,232	18	0,000	165,22	18	0,000
PC	9,851	18	0,006	146,37	18	0,000
HERB	73,034	18	0,000	173,15	18	0,000

Table 3. Complete generalized linear mixed models (GLMM) to test how leaf traits affect leaf area lost to herbivory in *Aspidosperma pyrifolium* and *Cenostigma pyramidale* individuals from early and late succession stages of tropical dry forest (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil). Numbers in bold indicate statistically significant models ($P < 0.05$).

<i>Aspidosperma pyrifolium</i>						<i>Cenostigma pyramidale</i>					
Response variable: Leaf area removed (%)						Response variable: Leaf area removed (%)					
Explanatory variable	β	SE	<i>F</i> -value	<i>P</i> -value		Explanatory variable	β	SE	<i>F</i> -value	<i>P</i> -value	
Specific leaf area	0.00911	0.005	0,47	0.49720		Specific leaf area	0.00789	0.006	1.590	0.21591	
Nitrogen content	0.19768	0.057	5,94	0.06328		Nitrogen content	0.13294	0.046	8.206	0.00713	
Phenolic compounds	-0.21059	0.045	21,43	0.00067		Phosphorus content	0.12595	0.067	0.907	0.35150	
						Potassium content	0.52111	0.022	0.077	0.78283	
						Phenolic compounds	0.01820	0.033	0.294	0.59192	
Random effect	1.7963	1.291				Random effect	1.4595	1.208			
Residual	0.7933	0.9211				Residual	0.5396	0.7345			

FIGURE CAPTIONS

Fig. 1. Leaf traits for *Aspidosperma pyrifolium* and *Cenostigma pyramidale* individuals from early and late succession stages of tropical dry forest over two consecutive years (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil). (A; B) specific leaf area; (C; D) leaf density; (E; F) leaf thickness. Bars $\pm$ standard error followed by similar letters indicate a non-significant difference according to the Bonferroni test (5%), $n = 10$.

Fig. 2. Total phenolic compounds for *Aspidosperma pyrifolium* (A) and *Cenostigma pyramidale* (B) individuals from early and late succession stages of tropical dry forest over two consecutive years (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil). Bars $\pm$ standard error followed by similar letters indicate a non-significant difference according to the Bonferroni test (5%), $n = 10$.

Fig. 3. Principal component analysis of the data collected from *Aspidosperma pyrifolium* in a tropical dry forest (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil). Early stage (circle), late stage (square). The size of the symbols represents leaf tissue lost to herbivory. Specific leaf area (SLA), leaf density (DEN), leaf thickness (THICK), total phenolic compounds (PC) and nutrient content (N, P, K, N:P).

Fig. 4. Principal component analysis of the data collected from *Cenostigma pyramidale* in a tropical dry forest (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil). Early stage (circle), late stage (square). The size of the symbols represents leaf tissue lost to herbivory. Specific leaf area (SLA), leaf density (DEN), leaf thickness (THICK), total phenolic compounds (PC) and nutrient content (N, P, K, N:P).

Fig. 5. Leaf tissue lost to herbivory for *Aspidosperma pyrifolium* (A) and *Cenostigma pyramidale* (B) individuals from early and late succession stages of tropical dry forest over two consecutive years (Santa Terezinha, Paraíba, Brazil). Bars $\pm$ standard error followed by similar letters indicate a non-significant difference according to the Bonferroni test (5%), $n = 10$.

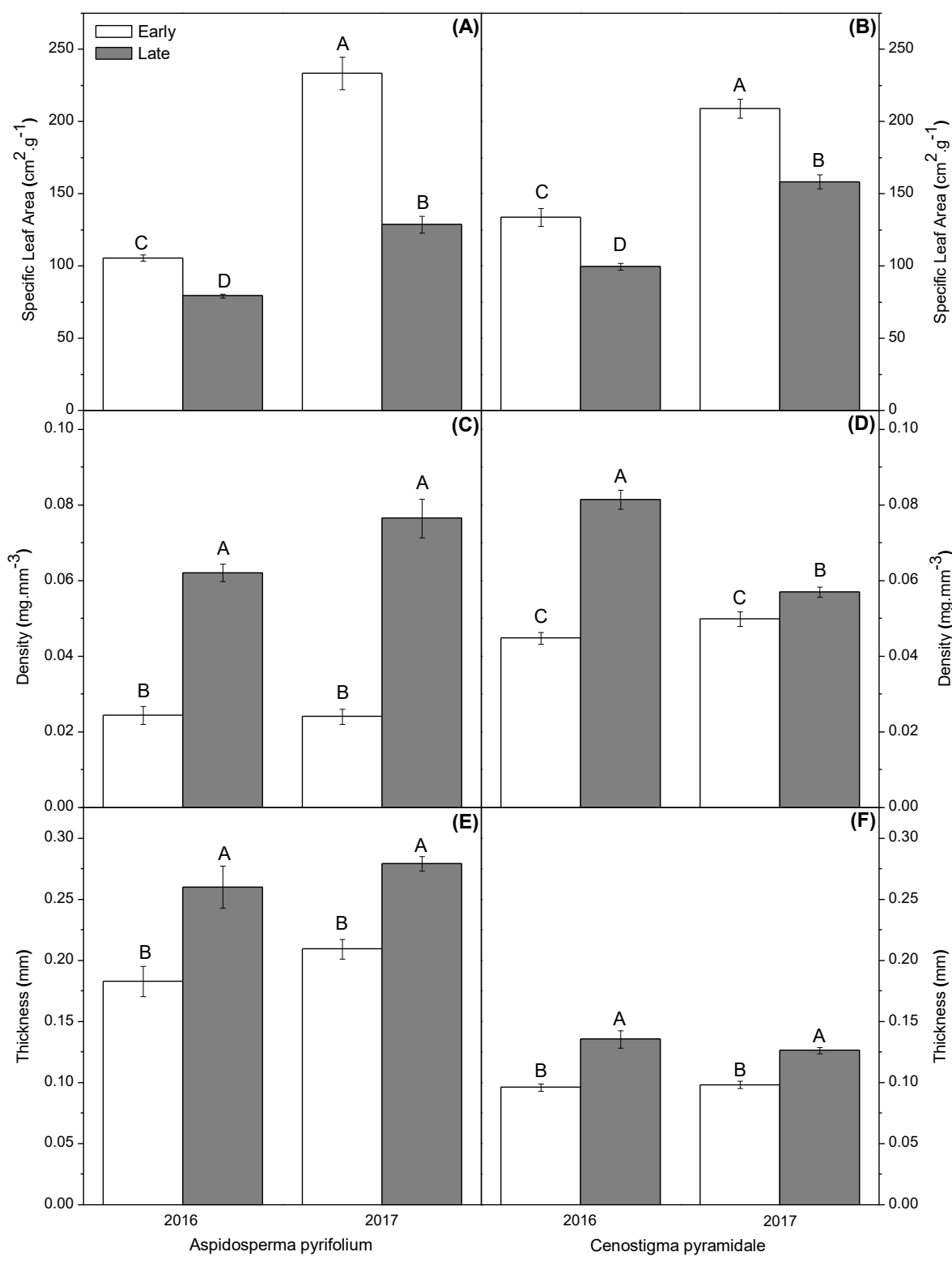


Fig. 1.

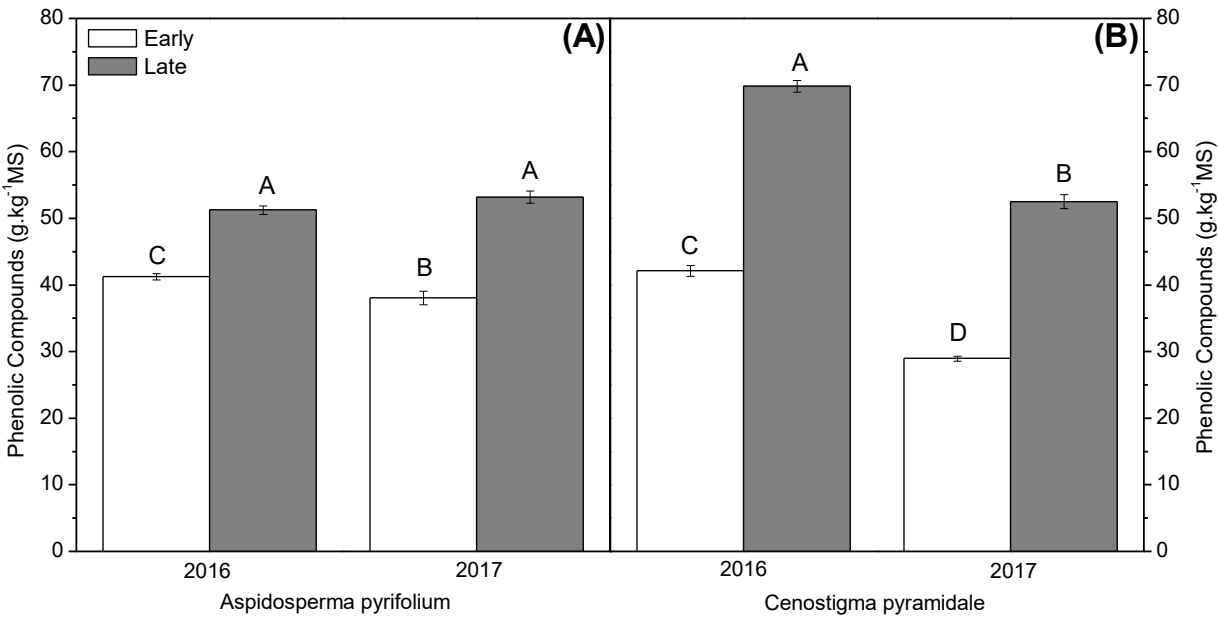


Fig. 2.

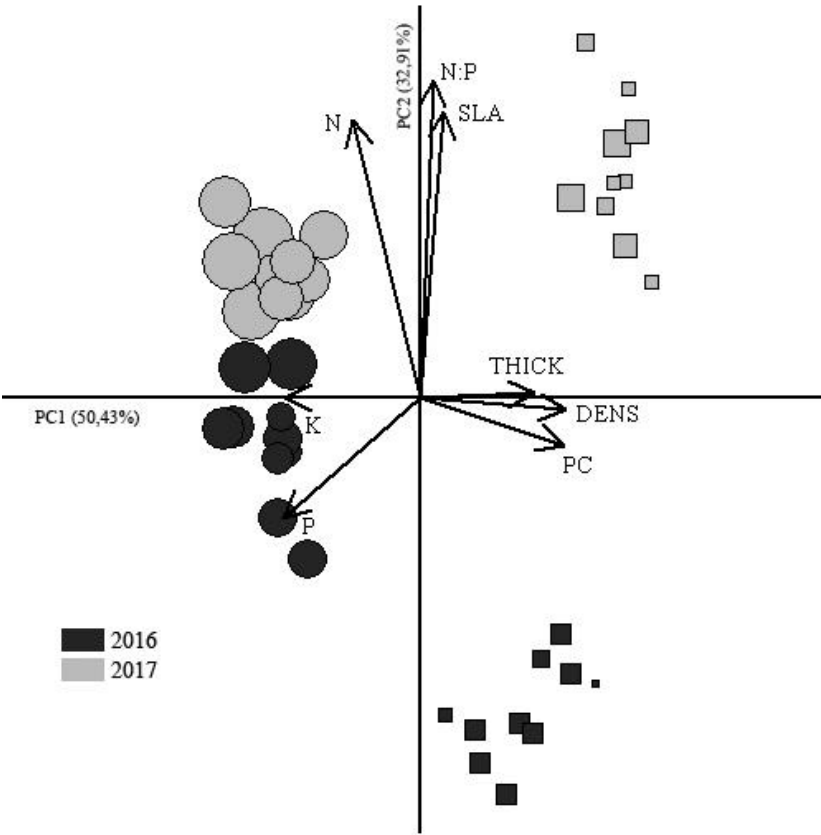


Fig. 3.

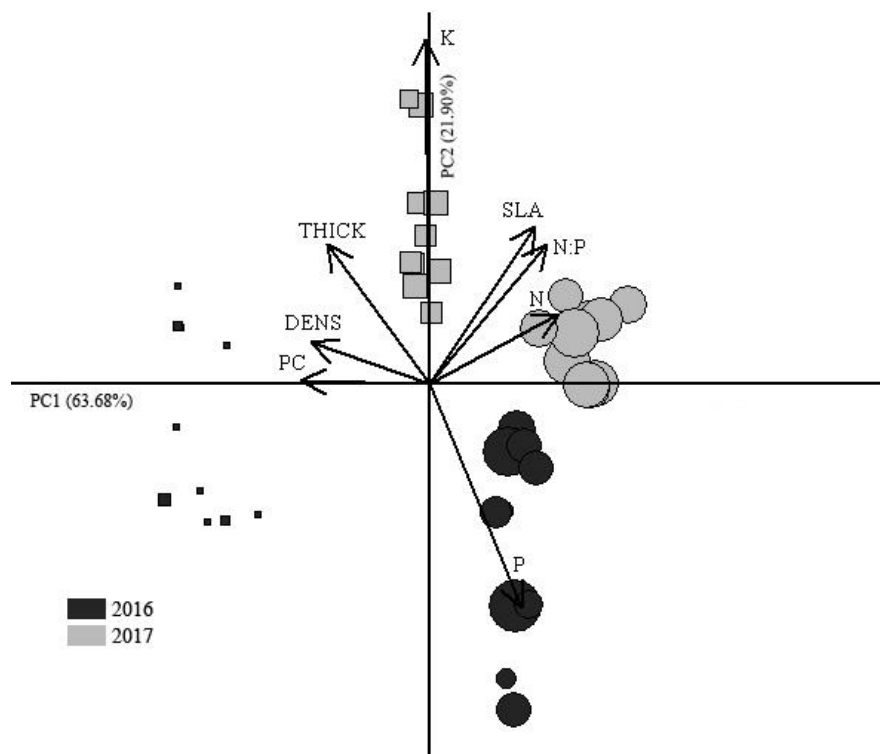


Fig. 4.

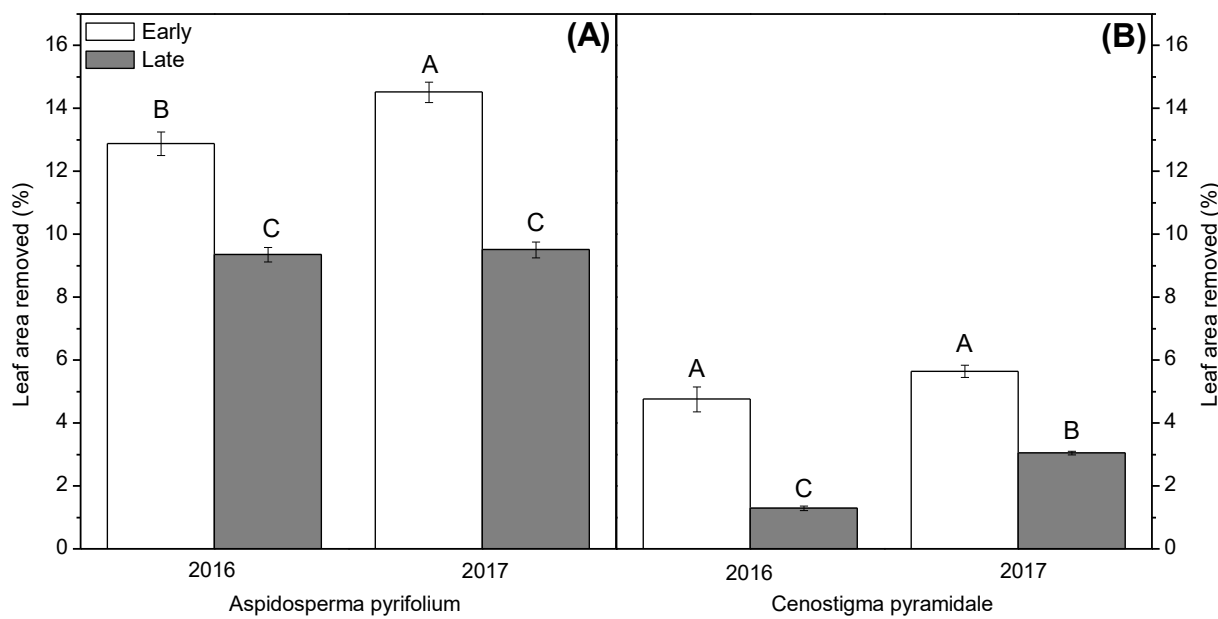


Fig. 5.

5 CONCLUSÕES

- Os grupos estabelecidos neste trabalho (i.e., formados com base em características foliares) evidenciam distintas estratégias ecológicas das espécies vegetais a fim de tolerarem as condições marcantes presentes em Florestas tropicais secas e de suas respostas frente a herbivoria foliar.
- Diferentes características foliares podem constituir barreiras efetivas para o consumo vegetal. Em escala de grupo funcional, foi corroborada a eficiência de traços como densidade e o conteúdo de fenólicos. Quanto as espécies, apenas o teor de compostos fenólicos em *A. pyrifolium* e teor de N em *C. pyramidale* demonstraram uma relação com a perda de área foliar.
- O estudo confirma as mudanças de características foliares das espécies de plantas que co-ocorrem em etapas distintas do processo sucessional, confirmando a plasticidade fenotípica, e de suas implicações nas interações planta-herbívoro através dos percentuais de perda foliar por herbivoria.
- A defesa vegetal está fortemente associada ao espectro de economia da planta. As espécies *A. pyrifolium* e *C. pyramidale* revelaram uma estratégia de produção de tecidos de custos mais baixos e consequentemente de fácil substituição para indivíduos de estágio inicial e a alocação de recursos em tecidos mais duráveis, com o incremento de metabólitos de defesas, que invariavelmente demandam mais energia por parte da planta, no estágio tardio.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDALA-ROBERTS, L. et al. Biotic and abiotic factors associated with altitudinal variation in plant traits and herbivory in a dominant oak species. **American Journal of Botany**, v. 103, n. 12, p. 2070-2078, 2016.

ABOSHI, T. et al. Flavonoid glycosides in Malabar spinach *Basella alba* inhibit the growth of *Spodoptera litura* larvae. **Bioscience, biotechnology, and biochemistry**, v. 82, n. 1, p. 9-14, 2018.

ADAMS, E. G. et al. Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in a seasonally dry tropical forest. **Biotropica**, v. 43, p. 299–308, 2011.

AGRAWAL, A. A. Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in ecology & evolution*, v. 22, n. 2, p. 103-109, 2007.

AGRAWAL, A. A.; FISHBEIN, M. Plant defense syndromes. **Ecology**, v. 87, p. 132–149, 2006.

ALMEIDA-CORTEZ, J. S. Herbivoria e mecanismos de defesa vegetal. In: NOGUEIRA, R. J. M. C. et al. (Org.). **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco, Imprensa Universitária, 2005, p. 389-396.

ALMEIDA-CORTEZ, J. S.; OLIVEIRA, A. F. M. Seção IV - Metabólitos Secundários de Plantas. In: Pompelli, M. F. et al. (Org.). **Fisiologia Vegetal: uma abordagem prática**. 1ed. Recife: Edufpe, 2010, p. 59-72.

AQUINO, R. E.; FALCÃO, H. M.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S. Variação nas concentrações de compostos fenólicos e nas taxas de herbivoria em *Aspidosperma pyrifolium* Mart. em áreas antropizadas de Caatinga. **Journal of Environmental Analysis and Progress**, v. 02, n. 01, p. 61-71, 2017.

BAGCHI, R. et al. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature*, v. 506, n. 7486, p. 85, 2014.

BARBOUR, M. A. et al. Multiple plant traits shape the genetic basis of herbivore community assembly. **Functional Ecology**, v. 29, n. 8, p. 995-1006, 2015.

BASTIN, J. F. et al. The extent of forest in dryland biomes. **Science**, v. 356, n. 6338, p. 635-638, 2017.

BENÍTEZ-MALVIDO, J.; DÁTTILO, W. Interaction intimacy of pathogens and herbivores with their host plants influences the topological structure of ecological networks in different ways. *American journal of botany*, v. 102, n. 4, p. 512-519, 2015.

BIGGER, D. S.; MARVIER, M. A. How different would a world without herbivory be?: A search for generality in ecology. *Integrative Biology: Issues, News, and Reviews*, v. 1, n. 2, p. 60-67, 1998.

BOEGE, K. Herbivore attack in *Casearia nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture. **Oecologia**, v. 143, p. 117–125, 2005.

BOEGE, K. Induced responses in three tropical dry forest plant species – Direct and indirect effects on herbivory. **Oikos**, v. 107, p. 541–548, 2004.

BUZZARD, V. et al. Re-growing a tropical dry forest: functional plant trait composition and community assembly during succession. **Functional Ecology**, v. 30, p. 1006-1013, 2016.

CABRAL, G. A. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; ALMEIDA, J. S. Estrutura espacial e biomassa da parte aérea em diferentes estádios sucessionais de Caatinga. Santa Terezinha. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 6, n. 03, p. 566-574, 2013.

CALDWELL, E.; READ, J.; SANSON, G. D. Which leaf mechanical traits correlate with insect herbivory among feeding guilds. **Annals of botany**, v. 117, n. 2, p. 349-361, 2015.

CARMONA, D.; LAJEUNESSE, M. J.; JOHNSON, M. T. J. Plant traits that predict resistance to herbivores. **Functional Ecology**, v. 25, n. 2, p. 358-367, 2011.

CARTELAT, A. et al. Optically assessed contents of leaf polyphenolics and chlorophyll as indicators of nitrogen deficiency in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Field crops research**, v. 91, n. 1, p. 35-49. 2005.

CHAI, Y. et al. Leaf traits in dominant species from different secondary successional stages of deciduous forest on the Loess Plateau of northern China. **Applied Vegetation Science**, v. 18, p. 50–63, 2015.

CHAUVIN, K. M. et al. Decoupled dimensions of leaf economic and anti-herbivore defense strategies in a tropical canopy tree community. **Oecologia**, v. 186, p. 765–782, 2018.

CHAVANA-BRYANT, C. et al. Leaf age effects on the spectral predictability of leaf traits in Amazonian canopy trees. **Science of the Total Environment**, v. 666, p. 1301-1315, 2019.

CHAZDON, R. Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. In: CARSON, W. P.; SCHNITZER, S. A. (Org.). **Tropical Forest Community Ecology**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 2008, p. 384-408.

CHAZDON, R. L.; GUARIGUATA, M. R. Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica*, v. 48, n. 6, p. 716-730, 2016.

CLEMENTS, F. E. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. **Carnegie Institution of Washington publication**, v. 242, 1916.

COELHO, M. S. et al. Herbivory among habitats on the Neotropical tree *Cnidoscolus quercifolius* Pohl. in a seasonally deciduous forest. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, p. 453-457, 2012.

COLEY, P. D. Herbivory and Defensive Characteristics of Tree Species in a Lowland Tropical Forest. **Ecological Society of America**, v. 53, p. 209–234, 1983.

COLEY, P. D. Patrones en las defensas de las plantas: porqué los herbívoros prefieren ciertas especies. **Revista de Biología Tropical**, v. 35, p. 151-164. 1987.

COLEY, P. D.; BARONE, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 27, p. 305–335, 1996.

COLEY, P. D.; BRYANT, J. P.; CHAPIN, F. S. Resource availability and plant anti-herbivore defense. **Science**, v. 230, p. 895-899, 1985.

COLEY, P. D.; ENDARA, M. J.; KURSAR, T. A. Consequences of interspecific variation in defenses and herbivore host choice for the ecology and evolution of *Inga*, a speciose rainforest tree. **Oecologia**, v. 187, p. 361-376, 2018.

CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. **Australian journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 335-380, 2003.

COSTA, J. B. P. et al. Reduced availability of large seeds constrains Atlantic forest regeneration. **Acta Oecologica**, v. 39, p. 61-66, 2012.

CUNNINGHAM, S. A.; SUMMERHAYES, B.; WESTOBY, M. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. **Ecological Monographs**, v. 69, p. 569– 588, 1999.

DEKEUKELEIRE, D. et al. Avian top-down control affects invertebrate herbivory and sapling growth more strongly than overstorey species composition in temperate forest fragments. **Forest Ecology and Management**, v. 442, p. 1-9, 2019.

DERROIRE, G. et al. Contrasting patterns of leaf trait variation among and within species during tropical dry forest succession in Costa Rica. **Scientific reports**, v. 8, n. 1, p. 285, 2018.

DETHIER, V. G. Chemical factors determining the choice of food plants by *Papilio* larvae. **American Naturalist**, v. 75, p. 61–73, 1941.

DÍAZ BARRADAS, M. C. et al. Plant functional types and ecosystem function in a Mediterranean shrubland. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, p. 709-716, 1999.

DÍAZ, S. et al. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. **Journal of Vegetation Science**, v. 15, p. 295-304, 2004.

DIRZO, R.; BOEGE, K. Patterns of herbivory and defense in tropical dry and rain forests. In: CARSON, W; SCHNITZER, S.A. (Org.). **Tropical forest community ecology**. West Sussex: Blackwell Science, 2008, p. 63–78.

DONOVAN, L. A. et al. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, p. 88-95, 2011.

DOURADO, A. C. P et al. Herbivoria e características foliares em seis espécies de plantas da Caatinga do nordeste brasileiro”. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 14, p. 145- 151, 2016.

DRUMOND, M. A. et al. Estratégias para o uso sustentável da biodiversidade da caatinga. In: SILVA, J. et al. (Org.). **Seminário para avaliação e Identificação de ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade do bioma Caatinga**. Petrolina: EMBRAPA/CPATSA; UFPE; Conservation International do Brasil, 2004, p. 329-340.

EDWARDS, P. J.; WRATTEN, S. D. **Ecologia das interações entre insetos e plantas**. São Paulo: EPU/Editora da Universidade de São Paulo, 1981, 71 p.

EICHHORN, M. P.; COMPTON, S. G.; HARTLEY, S. E. Seedling species determines rates of leaf herbivory in a Malaysian rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 22, n. 5, p. 513-519, 2006.

EMBRAPA – Semi-Árido. Centro de Pesquisa Agropecuária do Trópico Semi-Árido. Pecuária. Petrolina: Copyright, 1998. Disponível em: <http://www.cpatso.embrapa.br>. Acesso em: 20/11/2019.

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

ERB, M. Plant defenses against herbivory: closing the fitness gap. **Trends in plant Science**, v. 23, n. 3, p. 187-194, 2018.

ESPÍRITO-SANTO, M. M. et al. Florestas estacionais decíduais brasileiras: distribuição e estado de conservação. **MG-Biota**, v. 1, p. 5-13, 2008.

FALCÃO, H. M. et al. Phenotypic plasticity and ecophysiological strategies in a tropical dry forest chronosequence: A study case with *Poincianella pyramidalis*. **Forest Ecology and Management**, v. 340, p. 62-69, 2015.

FILIP, V. et al. Within-and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. **Biotropica**, v. 27, p. 78–86, 1995.

FINE, P. V. A. et al. The growth–defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. **Ecology**, v. 87, n. sp7, p. S150-S162, 2006.

FINKE, D. L.; DENNO, R. F. Intraguild predation diminished in complexstructured vegetation: implications for prey suppression. **Ecology**, v. 83, p. 643–652, 2002.

FIRN, J. et al. Leaf nutrients, not specific leaf area, are consistent indicators of elevated nutrient inputs. **Nature ecology & Evolution**, v. 3, n. 3, p. 400-406, 2019a.

FIRN, J. et al. Leaf trait variability between and within subalpine grassland species differs depending on site conditions and herbivory. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 286, n. 1907, p. 20190429, 2019b.

FOLEY, J. A. et al. Our share of the planetary pie. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 31, p. 12585-12586, 2007.

FONSECA, M. B. et al. Leaf damage and functional traits along a successional gradient in Brazilian tropical dry forests. **Plant Ecology**, v. 219, p. 403-415, 2018.

FORISTER, M. L. et al. The global distribution of diet breadth in insect herbivores. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 2, p. 442-447, 2015.

FORKNER, R. E.; MARQUIS, R. J.; LILL, J. T. Feeny revisited: condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. **Ecological Entomology**, v. 29, n. 2, p. 174-187, 2004.

FORNONI, J. Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory. **Functional Ecology**, v. 25, n. 2, p. 399-407, 2011.

FUKAMI, T; WARDLE, D. A. Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 272, p. 2105–2115, 2005.

FUNK, J. L. et al. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. **Biological Reviews**, v. 92, p. 1156–1173, 2017.

FÜRSTENBERG-HÄGG, J.; ZAGROBELNY, M.; BAK, S. Plant defense against insect herbivores. **International journal of molecular sciences**, v. 14, n. 5, p. 10242-10297, 2013.

GARIBALDI, L. A.; KITZBERGER, T.; CHANETON, E. J. Environmental and genetic control of insect abundance and herbivory along a forest elevational gradient. **Oecologia**, v. 167, n. 1, p. 117-129, 2011.

GARNIER, E. et al. Consistency of species ordenação based on functional leaf traits. **New Phytologist**, v. 152, p. 69-83, 2001a.

GARNIER, E. et al. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. **Functional Ecology**, v. 15, p. 688-695, 2001b.

GITAY, H.; NOBLE, I. R.; CONNELL, J. H. Deriving functional types for rain-forest trees. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, n. 5, p. 641-650, 1999.

GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey botanical club**, v. 53, p. 7-26, 1926.

GLENDINNING, J. I. How do herbivorous insects cope with noxious secondary plant compounds in their diet? **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 104, p. 15-25, 2002.

GONZÁLEZ-ESQUIVEL, J. G. et al. Functional attributes of two Croton species in different successional stages of tropical dry forest: effects on herbivory and fluctuating asymmetry patterns. **Tropical Ecology**, v. 60, p. 1-14, 2019.

GRIME, J. P. et al. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. **Oikos**, v. 79, p. 259-281, 1997.

GRUNER, D. S.; POLHEMUS, D. A. Arthropod assemblages across a long chronosequence in the Hawaiian islands. In: BASSET, Y.; NOVOTNY, V.; MILLER, S.; KITCHING, R. (Org.). **Arthropods of tropical forests: Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy**. Cambridge: Cambridge University Press, 2003, p. 135-145.

GUARIGUATA, R. M.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. **Forest Ecology and Management**, v. 148, p. 185-206, 2001.

HAKES, A. S.; CRONIN, J. T. Successional changes in plant resistance and tolerance to herbivory. **Ecology**, v. 93, n. 5, p. 1059-1070, 2012.

HAN, W et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across terrestrial plant species in China. **New Phytologist**, v. 168, n. 2, p. 377-385, 2005.

HANLEY, M. E. et al. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. Perspectives in Plant Ecology, **Evolution and Systematics**, v. 8, n. 4, p. 157-178, 2007.

HERNÁN, G. et al. Herbivory and resource availability shift plant defense and herbivore feeding choice in a seagrass system. **Oecologia**, v. 189, n. 3, p. 719-732, 2019.

HINMAN, E. D.; FRIDLEY, J. D.; PARRY, D. Plant defense against generalist herbivores in the forest understory: a phylogenetic comparison of native and invasive species. **Biological Invasions**, v. 21, n. 4, p. 1269-1281, 2019.

HODGSON, J. G. et al. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? **Annals of Botany**, v. 108, p. 1337–1345, 2011.

HUANG, D. et al. Morphological plasticity, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Athyrium pachyphlebium* at different shade levels. **Photosynthetica**, v. 49, n. 4, p. 611-618, 2011.

HULSHOF, C. M. et al. Plant functional trait variation in tropical dry forests: a review and synthesis. In: Sánchez-Azofeifa, A. et al. (Org.). **Tropical dry forests in the Americas: ecology, conservation, and management**. Boca Raton: CRC, 2013, 2014, p. 129–140.

JANZEN, D. H. Sweep samples of tropical foliage insects: description of study sites, with data on species abundances and size distributions. **Ecology**, v. 54, p. 659-686, 1973.

KARBAN, R.; AGRAWAL, A. A. Herbivore offense. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 641– 664, 2002.

KATABUCHI, M. et al. Soil resource availability shapes community trait structure in a species-rich dipterocarp forest. **Journal of Ecology**, v. 100, p. 643–651, 2012.

KEMPEL A. et al. Tradeoffs associated with constitutive and induced plant resistance against herbivory. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v. 108, p. 5685–5689, 2011.

KITAJIMA, K.; POORTER, L. Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. In: Carson, W. P.; SCHNITZER, S. A. (Org.). **Tropical forest community ecology**. Nova Jersey: Blackwell Science, 2008, p. 160-181.

KITAJIMA, K.; LLORENS A. M.; STEFANESCU, C. How cellulose based leaf toughness and lamina density contribute to long leaf lifespans of shade-tolerant species. **New Phytologist**, v. 195, p. 640–652, 2012.

KOZLOV, M.V. et al. Abrupt changes in invertebrate herbivory on woody plants at the forest–tundra ecotone. **Polar Biology**, v. 38, n. 7, p. 967-974, 2015.

KURSAR, T. A.; COLEY, P. D. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 31, p. 929–949, 2003.

- LARA, F. M. **Princípios de resistência de plantas a insetos**. São Paulo: Ícone, 1991, 207 p.
- LAVOREL, S; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional ecology**, v. 16, n. 5, p. 545-556, 2002.
- LEAL, C. R. O. et al. Vegetation structure determines insect herbivore diversity in seasonally dry tropical forests. **Journal of Insect Conservation**, v. 20, n. 6, p. 979-988, 2016.
- LEAL, I. R. et al. Mudando o curso da conservação da biodiversidade da Caatinga do Nordeste do Brasil. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 39-146, 2005.
- LEAL, I. R. et al. Interações planta-animal na Caatinga: visão geral e perspectivas futuras. **Ciência e Cultura**, v. 70, n. 4, p. 35-40, 2018.
- LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 12, n. 4, p. 267-275, 2010.
- LEWINSOHN, T. M.; NOVOTNY, V.; BASSET, Y. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, p. 597-620, 2005.
- LILL, J. T.; MARQUIS, R. J. The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies. **Oecologia**, v. 126, n. 3, p. 418-428, 2001.
- LINHART, Y. B. Disease, parasitism and herbivory: multidimensional challenges in plant evolution. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 6, n. 12, p. 392-396, 1991.
- LOHBECK, M. et al. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. **Ecology**, v. 94, p. 1211–1216, 2013.
- LÓPEZ-CARRETERO, A. et al. Temporal variation in structural properties of tropical plant-herbivore networks: The role of climatic factors. **Acta Oecologica**, v. 92, p. 59-66, 2018.
- LORANGER, J. et al. Predicting invertebrate herbivory from plant traits: evidence from 51 grassland species in experimental monocultures. **Ecology**, v. 93, n. 12, p. 2674-2682, 2012.
- LOUAULT, F. et al. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. **Journal of Vegetation Science**, v. 16, p. 151-160, 2005.
- LUCENA, R. F. P. et al. Local uses of native plants in an area of Caatinga vegetation (Pernambuco, NE Brazil). **Ethnobotany Research and Applications**, v. 6, p. 03-14, 2008.

MAKOTO, K.; WILSON, S. D. When and where does dispersal limitation matter in primary succession?, **Journal of Ecology**, v. 107, n. 2, p. 559-565, 2019.

MANETTI, L. M.; DELAPORTE, R. H.; LAVERDE, J. Metabólitos secundários da família Bromeliaceae. **Química Nova**, v. 32, n. 7, p. 1885-1897, 2009.

MARON, J. L.; AGRAWAL, A. A.; SCHEMSKE, D. W. Plant-herbivore coevolution and plant speciation. **Ecology**, v. 100, n. 7, p. e02704, 2019.

MARQUIS R. J. A bite is a bite is a bite? Constraints on response to folivory in *Piper arieianum* (Piperaceae). **Ecology**, v. 73, n. 1, p. 143-152, 1992.

MCGILL, B. J. et al. Rebuilding community ecology from functional traits. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 4, p. 178-185, 2006.

MEINERS, S. J. et al. Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. **Functional Ecology**, v. 29, n. 2, p. 154-164, 2015.

MELO, M. O; SILVA-FILHO, M. C. Plant-insect interaction: an evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 14, n. 2, p. 71-81, 2002.

MELONI, F.; LOPES, N. P.; VARANDA, E. M. The relationship between leaf nitrogen, nitrogen metabolites and herbivory in two species of Nyctaginaceae from the Brazilian Cerrado. **Environmental and experimental botany**, v. 75, p. 268-276, 2012.

MÉNDEZ-ALONZO, R. et al. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. **Ecology**, v. 93, n. 11, p. 2397-2406, 2012.

METCALFE, D. B. et al. Herbivory makes major contributions to ecosystem carbon and nutrient cycling in tropical forests. **Ecology letters**, v. 17, n. 3, p. 324-332, 2014.

MILES, L. et al. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. **Journal of Biogeography**, v. 33, n. 3, p. 491-505, 2006.

MIRANDA, R. D. Q. et al. Dry forest deforestation dynamics in Brazil's Pontal Basin. **Revista Caatinga**, v. 31, n. 2, p. 385-395, 2018.

MONTEIRO, J. M. et al. Taninos: uma abordagem da química à ecologia. **Química Nova**, v. 28, n. 5, p. 892, 2005.

MORA, F. et al. Testing chronosequences through dynamic approaches: time and site effects on tropical dry forest succession. **Biotropica**, v. 47, n. 1, p. 38-48, 2015.

MORALES-CASTILLA, I. et al. Inferring biotic interactions from proxies. **Trends in ecology & evolution**, v. 30, n. 6, p. 347-356, 2015.

MOREIRA, P. A. et al. Herbivoria foliar em *Tabebuia ochracea* (Cham.) Standl (Bignoniaceae) em dois estágios sucessionais de uma floresta estacional decidual. **Lundiana**, v. 11, n. 1-2, p. 69-71, 2013.

MOREIRA, X. et al. Latitudinal variation in plant chemical defences drives latitudinal patterns of leaf herbivory. **Ecography**, v. 41, n. 7, p. 1124-1134, 2018.

MUIRURI, E. W. et al. Forest diversity effects on insect herbivores: do leaf traits matter?. **New Phytologist**, v. 221, n. 4, p. 2250-2260, 2019.

MURRAY-TORTAROLO, G. et al. The dry season intensity as a key driver of NPP trends. **Geophysical Research Letters**, v. 43, n. 6, p. 2632-2639, 2016.

NASCIMENTO, A. R. T.; FAGG, J. M. F.; FAGG, C. W. Canopy openness and LAI estimates in two season ally deciduous forests on limestone outcrops in Central Brazil using hemispherical photographs. **Revista Árvore**, v. 31, n.1, p. 167–176, 2007.

NEVES, F. S. et al. Insect herbivores and leaf damage along successional and vertical gradients in a tropical dry forest. **Biotropica**, v. 46, n. 1, p. 14-24, 2014.

NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, v. 82, n. 2, p. 453-469, 2001.

NIINEMETS, Ü.; KEENAN, T. F.; HALLIK, L. A worldwide analysis of within-canopy variations in leaf structural, chemical and physiological traits across plant functional types. **New Phytologist**, v. 205, n. 3, p. 973-993, 2015.

NOVOTNY, V. et al. Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. **Nature**, v. 448, n. 7154, p. 692, 2007.

OIKONOMAKIS, N; GANATSAS, P. Land cover changes and forest succession trends in a site of Natura 2000 network (Elatia forest), in northern Greece. **Forest Ecology and Management**, v. 285, p. 153–163, 2012.

PEETERS, P. J; SANSON, G.; READ, J. Leaf biomechanical properties and the densities of herbivorous insect guilds. **Functional Ecology**, v. 21, n. 2, p. 246-255, 2007.

PENNINGTON, R. T. et al. An Overview of the Plant Diversity, Biogeography and Conervation of Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forest. In: PENNINGTON, R. T et al. (Org.). **Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity**,

Biogeography and Conervation. Florida: Systematics Association; Taylor & Francis Group, 2006, p. 1-29.

PEREIRA, J. M. F.; BAKKE, O. A. 2010. Produção de forragem de espécies herbáceas da Caatinga. In: GARIGLIO, M.A. et al. (Org). **Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da caatinga**. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro, 2019, p. 145-159.

PETCHEY, O. L. et al. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. **Journal of Animal Ecology**, v. 76, n. 5, p. 977-985, 2007.

PEZZINI, F. F. et al. Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. **Plant Biosystems**, v. 148, n. 5, p. 965-974, 2014.

PICKETT, S. T. A.; COLLINS, S. L.; ARMESTO, J. J. A. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. **Vegetatio**, v. 69, p. 109– 114, 1987.

PILLAR, V. D. On the identification of optimal plant functional types. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, n. 5, p. 631-640, 1999.

PILLAR, V.; SOSINSKI, E. 2003. An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. **Journal of Vegetation Science**, v. 14, n. 3, p. 323-332, 2003.

PILLAR, V. Tipos funcionais e percepção de padrões em comunidades e ecossistemas. In: COELHO, A.; LOYOLA, R.; SOUZA, M. (Org.). **Ecologia teórica: desafios para o aperfeiçoamento da ecologia no Brasil**. Belo Horizonte: O Lutador, 2004, p. 73-90.

PINHEIRO M. M.; SANDRONI, M.; LUMMERZHEIM M. O. A defesa das plantas contra as doenças. **Ciência Hoje**, v. 147, p. 26-41, 1999.

POORTER, L. et al. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. **Plant biology**, v. 6, n. 06, p. 746-754, 2004. POORTER, L. et al. Biomass resilience of neotropical secondary forests. **Nature**, v. 530, n. 7589, p. 211, 2016.

POORTER, L.; BONGERS, F. Leaf traits are good predictors of plant performance across rain forest species. **Ecology**, v. 87, n. 7, p. 1733-1743, 2006.

PORTILLO-QUINTERO, C. A.; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. **Biological conservation**, v. 143, n. 1, p. 144-155, 2010.

PRACH, K.; WALKER, L. R. Differences between primary and secondary plant succession among biomes of the world. **Journal of Ecology**, v. 107, n. 2, p. 510-516, 2019.

PRADO, D. As Caatingas da América do Sul. In: LEAL, I. R; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Org.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária da Universidade Federal de Pernambuco, 2003, p. 3-73.

PRICE, W. S.; TSUCHIYA, F.; ARATA, Y. Time dependence of aggregation in crystallizing lysozyme solutions probed using NMR self-diffusion measurements. **Biophysical journal**, v. 80, n. 3, p. 1585-1590, 2001.

QUESADA, M. et al. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. **Forest Ecology and Management**, v. 258, n. 6, p. 1014-1024, 2009.

QUIJANO-MEDINA, T. et al. Compensation to simulated insect leaf herbivory in wild cotton (*Gossypium hirsutum*): responses to multiple levels of damage and associated traits. **Plant Biology**, n. 21, p. 805–812, 2019.

RAMULA, S. et al. Overcompensation: a 30-year perspective. **Ecology**, v. 100, n. 5, p. e02667, 2019.

RASMANN, S. et al. Trade-off between constitutive and inducible resistance against herbivores is only partially explained by gene expression and glucosinolate production. **Journal of experimental botany**, v. 66, n. 9, p. 2527-2534, 2015.

REICH, P. B. et al. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. **Ecology**, v. 80, n. 6, p. 1955-1969, 1999.

REICH, P. B. et al. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. S3, p. S143-S164, 2003.

REICH, P. B. et al. Leaf phosphorus influences the photosynthesis–nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. **Oecologia**, v. 160, n. 2, p. 207-212, 2009.

RIBEIRO, S. P.; FERNANDES, G. W. Interações entre insetos e plantas no cerrado: teoria e hipóteses de trabalho. **Oecologia Brasiliensis**, v. 8, n. 1, p. 12, 2000.

RIBEIRO, V. A. et al. Fluctuating asymmetry of and herbivory on *Poincianella pyramidalis* (Tul.) LP Queiroz (Fabaceae) in pasture and secondary tropical dry forest. **Acta Botanica Brasilica**, v. 27, n. 1, p. 21-25, 2013.

RICHARDS, L. A. et al. Phytochemical diversity drives plant–insect community diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 35, p. 10973-10978, 2015.

RICKLEFS, R. E.; MARQUIS, R. J. Species richness and niche space for temperate and tropical folivores. **Oecologia**, v. 168, p. 213–220, 2012.

ROSSATTO, D. R.; KOLB, R. M. Structural and functional leaf traits of two *Gochnatia* species from distinct growth forms in a sclerophyll forest site in Southeastern Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 26, n. 4, p. 849-856, 2012.

ROZENDAAL, D. M. et al. Biodiversity recovery of neotropical secondary forests. **Science advances**, v. 5, n. 3, p. eaau3114, 2019.

SAMPAIO, E. V. S. B. Overview of the Brazilian caatinga. In: Bullock, S. H; Mooney, H. A; Medina, E. (Org.). **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995, p. 34-63.

SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A. et al. Research priorities for neotropical dry forests. **Biotropica: The Journal of Biology and Conservation**, v. 37, n. 4, p. 477-485, 2005.

SANCHEZ-AZOFEIFA, G. A. et al. **Tropical dry forests in the Americas: ecology, conservation, and management**. Boca Raton: CRC Press, 2013, 556 p.

SANTOS, C. B. et al. Leaf-fracture properties correlated with nutritional traits in nine Australian seagrass species: implications for susceptibility to herbivory. **Marine Ecology Progress Series**, v. 458, p. 89-102, 2012.

SANTOS, J. C. et al. Caatinga: the scientific negligence experienced by a dry tropical forest. **Tropical Conservation Science**, v. 4, n. 3, p. 276-286, 2011.

SANTOS, M. G. et al. 2014. Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes?. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, v. 26, n. 1, p. 83-99, 2014.

SCHERBER, C. et al. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. **Nature**, v. 468, n. 7323, p. 553, 2010.

SCHÖB, C. et al. Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 3, p. 753-762, 2013.

SCHULDT, A. et al. Functional and phylogenetic diversity of woody plants drive herbivory in a highly diverse forest. **New Phytologist**, v. 202, n. 3, p. 864-873, 2014.

SCHUMAN, M. C.; BALDWIN, I. T. The layers of plant responses to insect herbivores. **Annual review of entomology**, v. 61, p. 373-394, 2016.

SEMENOVA, G.; MAAREL, E. Plant functional types—a strategic perspective. **Journal of Vegetation Science**, v. 11, n. 6, p. 917-922, 2000.

SHIPLEY, B. et al. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. **Ecology**, v. 87, n. 3, p. 535-541, 2006.

SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M. **Diversidade e adversidade**. Recife: Universidade Federal de Pernambuco, 1999, p. 7-11.

SILVA, J. M. C.; OREN, D. C. Geographic variation and conservation of the Moustached Woodcreeper (*Xiphocolaptes falcirostris*), an endemic and threatened species of northeastern Brazil. **Bird Conservation International**, v. 7, n. 3, p. 263-274, 1997.

SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. **Caatinga. The largest tropical dry forest region in South America**. Cahm: Springer International Publishing, 2017, 481 p.

SILVA, J. O.; ESPÍRITO-SANTO, M. M.; MELO, G. A. Herbivory on *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 6, n. 1, p. 45-57, 2012.

SILVA, J. O.; ESPÍRITO-SANTO, M. M.; MORAIS, H. C. Leaf traits and herbivory on deciduous and evergreen trees in a tropical dry forest. **Basic and Applied Ecology**, v. 16, n. 3, p. 210-219, 2015.

SKARPE, C. Plant functional types and climatic in a southern African savanna. **Journal of Vegetation Science**, v. 7, p. 397-404, 1996.

SOLEIMANZADEH, H. et al. Effect of potassium levels on antioxidant enzymes and malondialdehyde content under drought stress in sunflower (*Helianthus annuus* L.) **American Journal of Agricultural and Biological Sciences**, v. 5, n. 1, p. 56-61, 2010.

SOLER, R. et al. Root herbivores influence the behaviour of an aboveground parasitoid through changes in plant-volatile signals. **Oikos**, v. 116, n. 3, p. 367-376, 2007.

SOUSA-SOUTO, L. et al. Is there a bottom-up cascade on the assemblages of trees, arboreal insects and spiders in a semiarid Caatinga?. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 8, n. 6, p. 581-591, 2014.

STILING, P.; MOON, D. C. Quality or quantity: the direct and indirect effects of host plants on herbivores and their natural enemies. *Oecologia*, v. 142, n. 3, p. 413-420, 2005.

SUNDERLAND, T. et al. Global dry forests: a prologue. *International Forestry Review*, v. 17, n. 2, p. 1-9, 2015.

SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, v. 75, n. 1-2, p. 81-86, 1988.

TABARELLI, M. et al. Caatinga: legado, trajetória e desafios rumo à sustentabilidade. **Ciência e Cultura**, v. 70, n. 4, p. 25-29, 2018.

TANSLEY, A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. **Ecology**, v. 16, n. 3, p. 284-307, 1935.

TERBORGH, J. W. Toward a trophic theory of species diversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 37, p. 11415-11422, 2015.

TILMAN, D. 2001. Functional Diversity. **Encyclopedia of Biodiversity**, v. 3, n. 1, p. 109–120.

TOMLINSON, K. W. et al. Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid savannas on three continents. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 2, p. 430-440, 2013.

TROVÃO, B. M et al. Variações sazonais de aspectos fisiológicos de espécies da Caatinga. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 11, n. 3, p. 307-311, 2007.

TYLIANAKIS, J. M.; MORRIS, R. J. Ecological networks across environmental gradients. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 48, p. 25-48, 2017.

VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GÓMEZ, J. M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. **New Phytologist**, v. 176, p. 749-763, 2007.

VAN DER PUTTEN, W. H. et al. Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges. **Journal of Ecology**, v. 101, n. 2, p. 265-276, 2013.

VAN VELZEN, E.; ETIENNE, R. S. The importance of ecological costs for the evolution of plant defense against herbivory. **Journal of theoretical biology**, v. 372, p. 89-99, 2015.

VENDRAMINI, F. et al. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in flora with succulent species. **New Phytologist**, v. 154, n. 1, p. 147-157, 2002.

VET, L. E. M. From chemical to population ecology: Infochemical use in an evolutionary context. **Journal of Chemical Ecology**, v. 25, n. 1, p. 31-49, 1999.

VILE, D.; SHIPLEY, B.; GARNIER, E. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. **Ecology**, v. 87, n. 2, p. 504-517, 2006.

VIOLLE, C. et al. Let the concept of trait be functional!. **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.

WALKER, L. R. et al. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. **Journal of Ecology**, v. 98, n. 4, p. 725-736, 2010.

WESTOBY, M. et al. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. **Annual review of ecology and systematics**, v. 33, n. 1, p. 125-159, 2002.

WESTOBY, M.; WRIGHT, I. Land-plant ecology on the basis of functional traits. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 21, p. 261–268, 2006.

WOOD, K. A. et al. Herbivore regulation of plant abundance in aquatic ecosystems. **Biological Reviews**, v. 92, n. 2, p. 1128-1141, 2017.

WRIGHT, I. J.; CANNON, K. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. **Functional Ecology**, v. 15, n. 3, p. 351-359, 2001.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821, 2004.

WÜRTZ, P.; ANNILA, A. Ecological succession as an energy dispersal process. **BioSystems**, v. 100, p. 70–78, 2010.

ZHU, S. D., et al. Plant hydraulics and photosynthesis of woody species from different successional stages of subtropical forests. **Plant, Cell & Environment**, v. 36, n. 4, p. 879-891, 2013.

ZÜST, T.; AGRAWAL, A. A. Trade-offs between plant growth and defense against insect herbivory: an emerging mechanistic synthesis. **Annual review of plant biology**, v. 68, p. 513-534, 2017.

ANEXO A- NORMAS DO PERIÓDICO 1: JOURNAL OF ARID ENVIRONMENTS

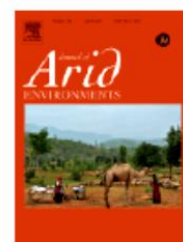


JOURNAL OF ARID ENVIRONMENTS

AUTHOR INFORMATION PACK

TABLE OF CONTENTS

• Description	p.1
• Impact Factor	p.1
• Abstracting and Indexing	p.1
• Editorial Board	p.2
• Guide for Authors	p.3



ISSN: 0140-1963

DESCRIPTION

The *Journal of Arid Environments* is an international journal publishing original scientific and technical research articles on physical, biological and cultural aspects of **arid**, **semi-arid**, and **desert environments**. As a forum of multi-disciplinary and interdisciplinary dialogue it addresses research on all aspects of arid environments and their past, present and future use.

Research Areas include: **Paleoclimate** and **Paleoenvironments** **Climate** and **Climate Change** **Hydrological processes** and systems **Geomorphological processes** and systems **Soils** (physical and biological aspects) **Ecology** (Plant and Animal Sciences) **Anthropology** and **human ecology** (archaeology, sociology, ethnobotany, human adaptations, etc. Agriculture Land use grazing, mining, tourism, etc) **Land use** (agronomy, grazing, mining, tourism, etc) **Conservation** (theory, policy, sustainability, economics, heritage) **Land degradation** (desertification) and rehabilitation **Environmental monitoring** and management

Benefits to authors

We also provide many author benefits, such as free PDFs, a liberal copyright policy, special discounts on Elsevier publications and much more. Please click here for more information on our [author services](#).

Please see our [Guide for Authors](#) for information on article submission. If you require any further information or help, please visit our [Support Center](#)

IMPACT FACTOR

2018: 1.825 © Clarivate Analytics Journal Citation Reports 2019

ABSTRACTING AND INDEXING

Scopus
Science Citation Index Expanded
Science Citation Index

Disponível completo em:

<https://www.elsevier.com/journals/journal-of-arid-environments/0140-1963/guide-for-authors>

ANEXO B- NORMAS DO PERIÓDICO 2: *BASIC AND APPLIED ECOLOGY***BASIC AND APPLIED ECOLOGY**

Journal of the Ecological Society of Germany, Austria and Switzerland (Gesellschaft für Ökologie)

AUTHOR INFORMATION PACK**TABLE OF CONTENTS**

• Description	p.1
• Audience	p.1
• Impact Factor	p.1
• Abstracting and Indexing	p.2
• Editorial Board	p.2
• Guide for Authors	p.3



ISSN: 1439-1791

DESCRIPTION

Basic and Applied Ecology provides a forum in which ecological advances and ideas can be rapidly communicated to a wide audience. *Basic and Applied Ecology* publishes Reviews, Perspectives and Original Contributions from all areas of ecology, complemented by Invited Views, Comments and Special Issues. Ecologists from all countries are invited to publish ecological research of general ecological and international interest on its pages, as there is no bias with regard to taxon or geographical area.

Papers in *Basic and Applied Ecology* include topical research in areas such as biodiversity and associated functions and services, response to global change across latitudes as well as multitrophic interactions. New project designs and methods are also welcome. The main research areas covered by *Basic and Applied Ecology* are Conservation Ecology, Applied Ecology, Community and Population Ecology, Landscape and Ecosystem Ecology, and Functional Ecology, but contributions from other fields will also be considered. *Basic and Applied Ecology* actively solicits papers that strive to integrate the various disciplines and issues within the broad field of ecology.

Basic and Applied Ecology published its first volumes in 2000 and is the official journal of the "Gesellschaft für Ökologie", the Ecological Society of Germany, Austria, and Switzerland. For members of the "Gesellschaft für Ökologie" free access to the online version of *Basic and Applied Ecology* (BAAE) is included in their membership fee (75 Euro per year). Please contact Dr. Stefan Hotes (E-mail: info@gfoe.org) to become a member.

AUDIENCE

Ecologists, botanists, zoologists, agroecologists, forest ecologists, tropical ecologists, soil ecologists, aquatic ecologists, geoecologists, landscape ecologists

IMPACT FACTOR

2018: 2.474 © Clarivate Analytics Journal Citation Reports 2019

Disponível completo em:

https://www.elsevier.com/wps/find/journaldescription.cws_home/701754?generatepdf=tr