



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

HAYMÉE NASCIMENTO DE ALENCAR

**TAXAS DE HERBIVORIA DURANTE A SUCESSÃO SECUNDÁRIA NA
CAATINGA**

Recife

2019

HAYMÉE NASCIMENTO DE ALENCAR

**TAXAS DE HERBIVORIA DURANTE A SUCESSÃO SECUNDÁRIA NA
CAATINGA**

Recife

2019

HAYMÉE NASCIMENTO DE ALENCAR

TAXAS DE HERBIVORIA DURANTE A SUCESSÃO SECUNDÁRIA NA CAATINGA

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de mestre em biologia vegetal.

Área de Concentração: Ecologia e Conservação

Linha de pesquisa: Ecologia de Populações e Comunidades

Orientadora: Dr. Inara Roberta Leal

Recife

2019

Catálogo na fonte
Elaine C Barroso (CRB4/1728)

Alencar, Haymée Nascimento de

Taxas de herbivoria durante a sucessão secundária na Caatinga /
Haymée Nascimento de Alencar- 2019.

63 folhas: fig., tab.

Orientadora: Inara Roberta Leal

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco.
Centro de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia
Vegetal. Recife, 2019.

Inclui referências e anexo

1. Florestas tropicais sazonalmente secas 2. Comunidades de
herbívoros 3. Perturbações antrópicas I. Leal, Inara Roberta (orient.) II.
Título

634.90981

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2019-369

HAYMÉE NASCIMENTO DE ALENCAR

**TAXAS DE HERBIVORIA DURANTE A SUCESSÃO SECUNDÁRIA NA
CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de mestre em biologia vegetal.

Aprovada em: 27/02/2019.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dra. Inara Roberta Leal (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Marcelo Tabarelli (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Dra. Fernanda Maria Pereira de Oliveira (Examinador Externo)
Universidade Federal de Pernambuco

Dedico a Deus, o Autor da vida, que com seu amor incondicional nos criou e nos deu entendimento e sabedoria para questionar e propor alternativas para nos ajudar a alcançar um mundo mais sustentável.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho só foi possível ser realizado graças à colaboração de pessoas e Instituições, para quem expresso os mais sinceros agradecimentos:

- Aos meus familiares, em especial a minha mãe Clênia Alencar (♥), por todo seu amor, e envolvimento nesta jornada de minha vida, sempre me motivando a alcançar meus sonhos e por nunca desistir de mim. Minha mãe número um. A minha adorável irmã Hívia, por seu cuidado e auxílio em minha vida, me estimulando e me desafiando a fazer o melhor em tudo em que eu me envolva. Ao meu irmão Hirlem, por sempre me acompanhar nas aventuras dos meus sonhos, acreditando em mim. A minha vó (Dalila) que me acompanha, mesmo de longe, em todas as fases da minha vida (♥).

- À minha orientadora, a professora Inara Roberta Leal, pela paciência, incentivo e auxílio nas atividades, principalmente para finalizar a dissertação. Sem ela, tenho certeza que não teria conseguido. Ela pode ser considerada uma maestrina de uma grande orquestra, que não necessariamente precisa saber tocar todos os instrumentos, deter todo conhecimento, mas ter a capacidade intelectual de perceber quando sua aluna (EU) "desafina". Tenho observado que poucos profissionais da educação possuem essa qualidade, a minha orientadora encontra-se entre os poucos. Tem extraído de seus orientandos acordes afinados (♥).

- Aos professores que compõem o corpo docente das Pós-Graduação em Biologia Vegetal, os quais foram inapelavelmente corresponsáveis pelo meu crescimento profissional e intelectual, em especial aos professores: Ariadna Lopes, Marcos Alves e Marcelo Tabarelli.

- Ao CNPq, pela concessão da bolsa de mestrado, durante toda a fase de desenvolvimento desta pesquisa.

- Aos membros da minha banca Fernanda Maria Pereira de Oliveira e Marcelo Tabarelli, pela disponibilidade e interesse em colaborar na construção da minha dissertação.

- As minhas amigas de graduação, “As fofinhas” (♥), que me presentearam com sua amizade e cuidado, me apoiando e me motivando a seguir em frente e a alcançar os meus objetivos: Emely Dias, Evelise Locatelli, Thais Souza, Thamires Lima, Rubenilza Souza.

- À minha amiga mais velha Eliane (kkk), que antes mesmo de entrar na graduação me inspirava com diversas histórias de plantas e animais. Ela me ensinou que o amor ao próximo também serve para outros bichos. Você também faz parte dessa conquista (♥). Obrigada!

- As mãos e aos pés que me ajudaram nas fotografias, coleta, triagem e análises de dados, suportando o frio, calor, fome, sede, torneiras quebradas. Esse espaço não é uma simples obrigação ou formalidade, mas é uma pequena parcela do meu profundo agradecimento a todos vocês que estão comigo até aqui: Ana (LEVA), Alice (LEVA), Arthur (LEVA), Carol, Clarissa (banana), David (a senegalia nunca mais foi a mesma), Duda por permitir ser sua amiga, Fernanda (o caminho para as análises), Ivanice (passou frio, mas tá viva), Inaris (tem a habilidade de transformar uma tempestade em arco-íris), Janete (Ranete), Jônatas Jon-Jon (não conheço mais fofo, mais paciente, mais humilde, e mais doce (♥), JU (Jubileu) a amiga que fiz no curso de campo da Caatincá (XECCA), Katis (a mão nas análises), Lays (little) a pessoa mais bem orientada nos campos, Marcelo (tabocas), Nandis (trupica, mas não cai), Patrícia (aqui são meros nomes carinhosos: Patrick, lombriga, idiota, Johnson, otária, leiga, ridicula) a pessoa que tomou posse do meu quarto, Pedris (responsável e dedicado), Renatis (muita conversa besta e complexa nos campos, além de muita comida), Ricardo (LEVA). Por vocês, tenho um apreço imenso (♥).

- Aos Laboratórios de Interação Planta Animal (♥) e de Ecologia Aplicada, por toda a assistência e contribuição logística para o pleno desenvolvimento da pesquisa.

- E, finalmente, agradeço ao autor e consumidor da minha fé, Jesus Cristo, por ser minha torre forte, meu alicerce, socorro bem presente nas horas das tribulações, meu melhor amigo e conselheiro. Sola Christus (♥).

RESUMO

As mudanças no uso dos solos reduziram a cobertura dos ecossistemas naturais em todo o globo, tornando a perda e a fragmentação de habitats as principais ameaças à persistência da biodiversidade e das interações ecológicas. Contudo, a porcentagem de áreas degradadas que foram abandonadas e estão em processo de regeneração natural tem aumentado consideravelmente nas últimas décadas, tornando cada vez maior o interesse em se estudar o processo de regeneração natural da vegetação e das suas interações com animais. O objetivo geral deste estudo foi verificar as taxas de herbivoria e os mecanismos explicativos ao longo de um gradiente sucessional em vegetação de Caatinga. O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE, em 10 parcelas de 20 m × 50 m em áreas com diferentes idades de abandono após a agricultura de corte e queima (i.e. cronossequência) e mais cinco parcelas de mesmo tamanho em áreas que não sofreram corte da vegetação nos últimos 150 anos (controle). Em cada uma das parcelas foram selecionados 20 indivíduos de espécies lenhosas, nos quais três folhas expandidas foram monitoradas por danos de insetos herbívoros ao longo de 9 meses. Utilizamos a biomassa de capa parcela como *proxy* da regeneração da vegetação e avanço da sucessão. Como mecanismos explicativos da taxa de herbivoria incluímos também nos nossos modelos precipitação, e atributos foliares relacionados à herbivoria (área foliar, área foliar específica, espessura foliar e conteúdo de matéria seca) de cada um dos 20 indivíduos. As taxas de herbivoria variaram de 0% no início da sucessão a 21,39% nas parcelas de estágios mais avançados e a biomassa não afetou a taxa de herbivoria ao longo do gradiente sucessional. Quanto aos mecanismos explicativos, verificamos que a taxa de herbivoria foi maior em áreas com menor precipitação, mas os atributos foliares dos indivíduos não afetaram a taxa de herbivoria. Nossos resultados indicam que a sucessão secundária não afeta as taxas de herbivoria, nem os atributos foliares da vegetação. Por outro lado, e contrário às nossas expectativas, redução na precipitação afeta positivamente os danos que insetos herbívoros causam a vegetação. É possível que as plantas das áreas com menor precipitação se tornem mais estressadas hidricamente e, assim, preferidas pelos insetos herbívoros como proposto pela hipótese do estresse.

Palavras-chave: Comunidades de herbívoros. Dano foliar. Florestas tropicais sazonalmente secas. Perturbações antrópicas. Sucessão ecológica.

ABSTRACT

Changes in land use decline natural ecosystem cover worldwide, electing habitat loss and fragmentation the main threat to biodiversity persistence. However, a high proportion of degraded areas has been abandoned and are under natural regeneration process increasing the interest in study the process of natural vegetation regeneration and its interactions with animals. The general objective of this study was to verify the rates of herbivory and its explicative mechanisms along a sucessional gradient in Caatinga vegetation. The study was carried out at the Catimbau National Park, Buíque, PE, in 10 plots of 20 m × 50 m established in areas with different ages of abandonment after slash and burn agriculture (i.e. chronosequence) and five plots with the same size in areas that were not used as agriculture field in the last 150 years (control). In each plot we selected 20 individuals in which three leaves were monitored for herbivore insect damage along 9 months. As explicative mechanisms of herbivory rate we included vegetal biomass (as a proxy for the succession), precipitation, and leaf attributes related to herbivory (leaf area, specific leaf area, leaf thickness, and dry matter content) of the 20 individuals. The herbivory rate varied from a 0% in the beginning of the succession to 21,39% in the most advanced sucessional stages, and biomass did not affect herbivory rate along the sucessional gradient. In relation to explicative mechanisms, we verified that herbivory rate was higher in areas with lower precipitation, but it was not influenced by foliar attributes. Our results indicate that secondary succession did not influence insect herbivory rate, and foliar attributes neither. However, and contrary to our expectations, reduced rainfall positively affects the damage caused by insect herbivores. It is possible that plants in areas with reduced precipitation are water stressed and thus are preferred by insect herbivores as proposed by the stress hypothesis.

Keywords: Anthropogenic disturbance. Ecological succession. Foliar damage. Herbivory communities. Seasonally dry tropical forests.

LISTA DE FIGURAS

Artigo

- Figura 1 – Parcelas estabelecidas ao longo do gradiente de sucessão secundária e parcelas controle estabelecidas no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE, Nordeste do Brasil..... 53
- Figura 2 – Taxa de herbivoria dos indivíduos lenhosos amostrados nas parcelas estabelecidas ao longo do gradiente de sucessão secundária e parcelas controle estabelecidas no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE, nordeste do Brasil com relação à biomassa (a), precipitação (b), área foliar (c), área foliar específica (d), espessura foliar (e) e conteúdo de matéria seca foliar (f)..... 54

LISTA DE TABELAS

Artigo

Tabela 1 –	Dados de idade, biomassa e precipitação média anual no gradiente de sucessão secundária no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE, nordeste do Brasil.....	46
Tabela 2 –	Espécies de plantas lenhosas presentes no gradiente de sucessão secundária no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE, nordeste do Brasil	47
Tabela 3 –	Ocorrência das guildas de insetos herbívoros no gradiente de sucessão secundária no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE, nordeste do Brasil.....	51

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	14
2.1	PERTURBAÇÕES NATURAIS E ANTRÓPICAS	14
2.2	SUCESSÃO SECUNDÁRIA.....	16
2.3	HERBIVORIA	19
3	REDUÇÃO NA PRECIPITAÇÃO AUMENTA AS TAXAS DE HERBIVORIA EM UM GRADIENTE SUCESSIONAL NA CAATINGA	24
4	CONCLUSÕES.....	55
	REFERÊNCIAS.....	56
	ANEXO - NORMAS DA REVISTA PARA PUBLICAÇÃO.....	63

1 INTRODUÇÃO

Apesar das florestas secas estarem entre os ecossistemas tropicais mais ameaçados pela transformação de florestas em campos de agricultura e pastagens para animais domésticos, muitas áreas foram abandonadas depois de alguns anos de uso e encontram-se atualmente em processo de regeneração. Entender como organismos, interações e processos ecológicos são recuperados durante esse processo de regeneração ou de sucessão ecológica é um tópico de muito interesse nos tempos atuais. Sendo assim, o objetivo deste estudo foi avaliar como variam as taxas de herbivoria ao longo de um gradiente sucessional em uma área de Caatinga. Mais precisamente, avaliamos os efeitos do aumento da biomassa vegetal decorrente da sucessão secundária sobre as taxas de herbivoria de insetos, bem como os mecanismos explicativos para as taxas de herbivoria, tais como condições abióticas (e.g precipitação) das parcelas e atributos foliares das plantas presentes nas parcelas. Esta dissertação é dividida em três partes, uma fundamentação teórica sobre o tema da pesquisa, em seguida é apresentado o artigo científico a ser submetido para o periódico *Biotropica*, e, por fim, são apresentadas as considerações finais.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 PERTURBAÇÕES NATURAIS E ANTRÓPICAS

Todos os ecossistemas evoluíram e funcionam na presença de um ou mais regimes de perturbação natural, que tem impacto sobre a natureza de seus organismos, populações, comunidades e nos seus padrões de funcionamento (WHITE; PICKETT, 1985; DREW; 2010; PULSFORD; LINDENMAYER; DRISCOLL, 2014; BATTISTI; POETA; FANELLI, 2016). Dessa forma, estudos que avaliam como as perturbações moldam os ecossistemas e sua biota sempre foram de interesse da comunidade científica (HOBBS; HUENNEKE, 1992) por exercer forte papel na seleção natural dos organismos ao modificar o ambiente em que vivem (KREBS, 2009).

As perturbações de maneira geral são definidas segundo Picket e White (1985), como qualquer evento relativamente discreto no tempo e espaço que transforma as estruturas das populações, comunidades e ecossistemas, interferindo na disponibilidade de recursos e modificando as condições físicas do ambiente. Essas perturbações podem ser de origem natural, sendo causadas por eventos como: terremotos, tsunamis, inundações, fogos, geadas, tempestades de ventos, herbivoria, morte de uma árvore devido à doença ou à idade avançada (HOBBS; HUENNEKE, 1992; CHAZDON et al., 2003; PULSFORD; LINDENMAYER; DRISCOLL, 2014; CHATURVEDI et al., 2017). Mas além das perturbações naturais, cada vez mais os ecossistemas enfrentam a perturbações de origem antrópica. Tal perturbação se dá por meio de atividades humanas que ao longo do tempo impõe nos ecossistemas alterações nos regimes de perturbações naturais, podendo interromper ou catalisar os impactos dos mesmos (HOBBS; HUENNEKE, 1992; BATTISTI; POETA; FANELLI, 2016; CHATURVEDI et al., 2017).

Embora tais perturbações se assemelhem em sua gênese, pois ambas envolvem a remoção de biomassa, existem algumas diferenças entre esses dois regimes. Enquanto as perturbações naturais possuem eventos de distúrbios menos frequentes (WHITE; PICKETT, 1985), as perturbações antrópicas, por sua vez, causam diferentes impactos nas estruturas e funções do ecossistema em decorrência da maior intensidade e

frequência de suas atividades, tendo consequências mais negativas nos organismos, uma vez que os mesmos não conseguem desenvolver respostas eco-comportamentais e adaptações adequadas, podendo prejudicar a sobrevivência a médio e longo prazo das populações, e alterando comunidades e ecossistemas (BATTISTI; POETA; FANELLI, 2016).

Para entender a extensão das perturbações antrópicas sobre os sistemas ecológicos, em relação à intensidade e frequência, estas podem ser classificadas em: perturbações agudas e crônicas (BATTISTI; POETA; FANELLI, 2016). As perturbações agudas estão representadas por mudanças no uso do solo como o corte raso da vegetação para estabelecimentos de culturas agrícolas (SINGH, 1998; LAURANCE et al., 2001) contribuindo para o desmatamento, causando perda e fragmentação de habitat e diminuindo a fertilidade do solo (PERES; BARLOW; LAURANCE, 2006; WRIGHT, 2010; LAURANCE; SAYER; CASSMAN, 2014). Estas perturbações representam uma forte ameaça para sustentação da biodiversidade por gerar efeitos mais intensos e em cascata nos serviços ecossistêmicos em múltiplas escalas espaciais (TSCHARNTKE et al., 2012). Por sua vez, as perturbações crônicas se dão pela remoção em longo prazo dos recursos naturais para a subsistência como a coleta de lenha e de produtos florestais não madeireiros, a caça e a criação de animais domésticos de forma extensiva (SINGH; BARBIER, 1996; MARTORELL; PETERS, 2005). Dessa forma, as perturbações crônicas têm intensidade menor (i.e. envolvem a remoção de menores porções de biomassa), mas ocorrem com maior frequência e por mais tempo que as agudas (RITO et al., 2017a). Isso faz com que seus impactos sejam visualmente mais sutis e por isso menos investigados pela ciência que as perturbações agudas (SINGH, 1998; URETA; MARTORELL, 2009).

As perturbações agudas, por serem mais facilmente detectadas nos ecossistemas, sendo possível distinguir entre o que é perturbado e não perturbado, foram bastante estudadas nas últimas quatro décadas e seus efeitos foram descritos em detalhes de populações a ecossistemas (LAURANCE, 1999, 2000, 2010; LAURANCE et al., 2002) Os efeitos das perturbações crônicas vêm sendo estudados mais recentemente, mas os estudos têm demonstrado que essa forma de impacto ambiental pode ser tão destrutivo quanto outras formas de perturbação de ação rápida, porque seus efeitos podem ser cumulativos (SINGH, 1998; MARTORELL; PETERS, 2005; URETA; MARTORELL,

2009). Sendo assim, as perturbações agudas e crônicas são igualmente responsáveis pela substituição de espécies mais especialistas e sensíveis à perturbação por espécies mais generalistas e adaptadas à perturbação, causando homogeneização das comunidades e podendo levar à perda de funções e serviços ecossistêmicos (LAURANCE et al., 2001; LOBO et al., 2011; RIBEIRO et al., 2015; RIBEIRO-NETO et al., 2016; RITO et al., 2017a). Mesmo tendo sido documentado que perturbações agudas e crônicas são igualmente deletérias à biodiversidade, ainda sabemos pouco sobre quais e como os componentes da biodiversidade (e.g. diversidade de espécies, interações ecológicas, funções e serviços ecossistêmicos) são afetados e as cascatas biológicas envolvidas (mas veja OLIVEIRA; SANTOS; TABARELLI, 2008; TABARELLI, 2010; LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2014; LEAL; ANDERSEN; LEAL, 2015; SPECHT et al., 2015; RIBEIRO-NETO et al., 2016). Entender melhor como esses componentes da diversidade biológica são afetados por perturbações nos permite planejar mais acuradamente a recuperação de áreas degradadas, mitigar alguns efeitos negativos, bem como prever o futuro dos ecossistemas que enfrentam tais perturbações (BATTISTI; POETA; FANELLI, 2016).

2.2 SUCESSÃO SECUNDÁRIA

A sucessão pode ser definida como mudanças direcionais na composição de espécies após a criação de um novo ambiente (i.e. sucessão primária) ou durante a regeneração ou recuperação de uma área após uma perturbação (i.e. sucessão secundária) (HORN, 1974). Essa substituição de espécies segue mudanças nas condições físicas (e.g. temperatura, umidade, fertilidade do solo) que possibilitam a progressão de estágios sucessionais da vegetação, incluindo um enriquecimento gradual de espécies, mudanças nas estratégias de vida das espécies e um aumento em complexidade estrutural e funcional da comunidade com o tempo (LEBRIJA-TREJOS et al., 2010b; CHAZDON, 2012). A velocidade e a eficiência dessas mudanças durante a sucessão dependem de vários fatores, como por exemplo, do tipo de perturbação, incluindo intensidade, área de abrangência e frequência de ocorrência, da proximidade da área afetada com florestas maduras (e.g. fonte de propágulos e fluxo de fauna dispersora), do banco de sementes local e do histórico de uso das áreas abandonadas

(e.g. uso mais intenso e frequente das áreas resulta em uma sucessão mais lenta) (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001; CHAZDON, 2008; DENT; JOSEPH WRIGHT, 2009; QUESADA et al., 2009).

Como as perturbações antrópicas são cada vez mais frequentes em todo o Globo, o interesse dos ecólogos em compreender como se dá a sucessão secundária só tem crescido, desde o início do século XX, com os modelos de Clements (1916) e de Gleason (1926) de comunidades abertas e fechadas, até o presente (DERROIRE et al. 2016, ARROYO-RODRIGUEZ et al. 2017). Muitos modelos de sucessão foram propostos ao longo desse tempo, alguns envolvendo substituições direcionais ao longo do tempo (e.g. CLEMENTS 1916, EGLER 1954 com o modelo de revezamento florístico, CONNELL & SLAYTER 1977 com o modelo de facilitação) até aqueles mais complexos, que não envolvem substituições direcionais (e.g. EGLER 1954 com o modelo de composição florística inicial, CONNELL & SLAYTER 1977 com o modelo de inibição, LAWTON 1987 com o modelo de colonização ao acaso). No primeiro caso, os filtros ambientais são mais importantes e as espécies colonizadoras melhoram as condições severas do início da sucessão permitindo que espécies tardias se estabeleçam. Nos outros modelos, ou a competição tem um papel mais relevante, e uma vez que uma espécie boa competidora se estabeleça, ela não permite que outras espécies entrem no sistema (e.g. modelo de inibição) ou a limitação na dispersão, de forma que apenas espécies que estejam presentes no banco de sementes ou de plântulas ocorram na área (e.g. modelo de composição florística inicial) (NOBLER; SLATYER, 1981).

Uma maneira bastante usual de estudar a sucessão secundária é a abordagem de cronosequência, que substitui o tempo pelo espaço, utilizando uma série de áreas que possuem tempo de abandono distinto, mas que são semelhantes quanto às condições ambientais e ao histórico de uso da terra (WILDI, 2002; WALKER et al., 2010; CHAZDON, 2012). A substituição de tempo pelo espaço permite estudar uma vasta gama de estágios sucessionais em várias áreas, favorecendo uma amostragem maior e mais viável do que os estudos de longo prazo, que geralmente são restritos a uma só área e requerem quantidade muito significativa de recursos humanos e financeiros (QUESADA et al., 2009; LEBRIJA-TREJOS et al., 2010; CHAZDON, 2012). Os estudos de longo prazo também são limitantes por não permitirem a manutenção de parcelas permanentes em regiões tropicais, por requerer recurso humano e financeiro que em muitos casos não estão disponíveis (QUESADA et al., 2009), além disso, nas

florestas tropicais, há grande heterogeneidade ambiental e diversidade beta que limita o número de parcelas permanentes impossibilitando prever padrões de mudança sucessional mesmo dentro ou em outras regiões (BALVANERA et al., 2002), sendo menos vantajoso em relação à cronossequência, que possibilita várias amostragens, permitindo repetições de cada etapa, representando bem a heterogeneidade das comunidades vegetais e também pode ser uma boa ferramenta para a compreensão da dinâmica da vegetação em curto prazo ou até mesmo ao longo do tempo se for possível ter parcelas de cronossequência permanentes (QUESADA et al., 2009).

Embora a cronossequência seja bastante útil e mais viável para entender como se dá a regeneração da vegetação, alguns cuidados devem ser tomados para evitar suposições irrealistas quanto as semelhanças nas condições ambientais e histórico de uso da terra (LEBRIJA-TREJOS et al., 2008; MORA et al., 2014). Assim, sugere-se que seja realizado uma avaliação prévia da área de estudo (CHAZDON et al., 2007). Além disso, é importante saber que existe algumas limitações nesta abordagem como a dificuldade em identificar áreas que tiveram os mesmos usos antes e depois do abandono (CHAZDON et al., 2003; DERROIRE et al., 2016), bem como o fato da mesma disponibilizar pouca informação direta sobre processos sucessionais ou a dinâmica da vegetação quando não apresenta parcelas permanentes (CHAZDON, 2012). Assim, o uso de cronossequências tem sido o método mais comum para estudar a sucessão, levando em conta suas premissas e limitações, para entender as causas e mecanismos que influenciam o processo de regeneração da vegetação (LEBRIJA-TREJOS et al., 2008, 2010a, 2011).

Diante disto, o estudo da sucessão secundária permite avaliar se e como as florestas secundárias são capazes de recuperar funções e serviços ecossistêmicos (GUARIGUATA; OSTERTAG, 2001). Embora a regeneração natural da vegetação não seja capaz de substituir florestas primárias, as mesmas podem oferecer habitats adequados a várias espécies florestais (CHAZDON et al., 2009), despertando interesse cada vez maior em se estudar o processo de regeneração natural da vegetação, das suas interações com animais e das funções e serviços ecossistêmicos (MORA et al., 2014; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015). Isto possibilita compreender o potencial de conservação das áreas degradadas em processo de regeneração, além de identificar áreas onde são necessárias intervenções de restauração (CHAZDON, 2008a; ARROYO-RODRÍGUEZ et al., 2015).

2.3 HERBIVORIA

A herbivoria é uma interação que envolve plantas e animais que se alimentam de qualquer parte do vegetal, implicando muitas vezes em danos deletérios às plantas (COLEY; BARONE, 1996; STOTZ; KROYMANN; MITCHELL-OLDS, 1999). A herbivoria é uma interação tão importante que pode moldar desde traços da história de vida dos organismos até funções do ecossistema. Primeiramente, herbívoros são capazes de reduzir a sobrevivência e a aptidão das plantas ao consumir tecidos vegetais (CRAWLEY, 1983; MARQUIS, 1984), limitando, dessa forma, o tamanho da população de plantas (isto é, a regulação do consumidor). Em uma extensa meta-análise, Bigger e Marvier (1998) constataram que os herbívoros exercem um forte impacto negativo na biomassa das plantas das quais se alimentam, o qual pode ser tão elevado ou até mesmo maior do que a competição existente dentro da comunidade vegetal. Como consequência, a herbivoria pode interferir na organização das comunidades de plantas e seus padrões de riqueza de espécies (VAIL et al., 1990), bem como influenciar a supressão de espécies e a trajetória sucessional de comunidades (BROWN, 1990; ZAMORA; HODAR; GOMEZ, 1999). Como as plantas são responsáveis por controlar o fluxo de energia dos ecossistemas por meio dos níveis tróficos, os herbívoros podem interferir as propriedades ecossistêmicas tais como produtividade primária, resiliência (CRAWLEY, 1983; HUNTLY, 1991).

Entre os grupos de herbívoros existentes, os insetos são os mais diversos e abundantes em ecossistemas terrestres (SEASTEDT; CROSSLEY, 1984), constituindo cerca de 80% das espécies animais descritos e, aproximadamente, um terço de todas as espécies conhecidas pela ciência (THOMAZINI; THOMAZINI, 2000). De maneira geral, a herbivoria é uma interação mais frequente em florestas tropicais, diferindo quantitativa e qualitativamente em relação às zonas temperadas, evidenciando um padrão em que há mais herbívoros e plantas hospedeiras em florestas tropicais que em florestas temperadas (COLEY; BARONE, 1996; PRICE, 2002). As estimativas são de que os insetos consumam cerca de 10% da produção primária terrestre de florestas tropicais conservadas (MARQUIS, 1984). No entanto, em florestas alteradas por atividades antrópicas, alguns insetos herbívoros podem se tornar verdadeiras pragas. Por exemplo, uma colônia de formiga cortadeira pode consumir até 15% da produção de

folhas nas suas áreas de forrageamento de bordas e pequenos fragmentos na Floresta Atlântica (URBAS et al., 2007), 17% em áreas de Cerrado (COSTA et al., 2008) e 30% em áreas de Caatinga (SIQUEIRA et al., 2018).

De fato, paisagens perturbadas por atividades antrópicas, sobretudo bordas e pequenos fragmentos florestais, apresentam condições adequadas para a proliferação de grupos de herbívoros generalistas (ver revisão em WIRTH et al., 2008). Os processos responsáveis por este padrão envolvem condições microclimáticas mais favoráveis para o desenvolvimento de formas jovens dos herbívoros nessas florestas fragmentadas, sobretudo em florestas temperadas (CAPPUCCINO, 1997; LEVESQUE; FORTIN; MAUFFETTE, 2002). Porém, também existe relaxamento nos controles populacionais dos herbívoros, como maior disponibilidade de plantas pioneiras palatáveis para os herbívoros (i.e. menor controle ascendente) (URBAS et al., 2007; SIQUEIRA et al., 2018) e/ou populações reduzidas de inimigos naturais de herbívoros como parasitas, parasitoides, patógenos e predadores (i.e. menor controle descendente) (KRUESS; TSCHARNTKE, 1994; TERBORGH et al., 2001). E, novamente, o exemplo típico de herbívoro que se beneficia de perturbações antrópicas são as formigas cortadeiras (LEAL; WIRTH; TABARELLI, 2014b) que geram dano bastante elevado à vegetação (URBAS et al., 2007; CORREA et al., 2010; MEYER et al., 2011a), sendo claro seu papel como engenheiros de ecossistemas, interferindo na estrutura florestal, no microclima, nas condições edáficas e na regeneração vegetal (CORRÊA et al., 2010; MEYER et al., 2011a, 2011b, 2013).

Em relação à dinâmica de herbívoros durante o processo de sucessão secundária, é sabido que os insetos, principalmente, ao remover a biomassa das plantas podem influenciar o curso e a taxa de sucessão florestal (BROWN; GANGE, 1992). Ao longo da sucessão em florestas tropicais úmidas é esperado que os herbívoros, em especial os insetos generalistas, sejam os mais abundantes e removam mais biomassa das plantas nos estágios iniciais de sucessão (RICHARDS; COLEY, 2007). Isso ocorreria porque as áreas em estágios iniciais de sucessão são dominadas por comunidades de plantas pioneiras, menos defendidas e mais palatáveis para herbívoros (COLEY, 1980, 1985). Essa vegetação pioneira é mais produtiva e o aumento nas taxas de produção de folhas (i.e. leaf-turnover) geram uma fonte persistente de folhas jovens e macias, as quais são preferidas pelos herbívoros (BASSET, 1992; RICHARDS; COLEY, 2007). Por outro

lado, é esperado um número crescente de grupos de herbívoros mais especializados nos estágios intermediários e finais da sucessão, devido à maior diversidade de plantas (i.e. mais recursos diferentes) e maior complexidade do habitat (i.e. mais sítios para nidificação e reprodução), porém esses herbívoros teriam populações menores e taxas de herbivoria mais reduzidas (BROWN, 1985).

Porém, em florestas tropicais secas, a resposta dos insetos herbívoros às mudanças abióticas e bióticas que ocorrem ao longo da sucessão podem não ser as mesmas de florestas úmidas. Lohbeck et al. (2013), comparando a economia foliar de plantas ao longo da sucessão secundária de florestas tropicais úmidas e secas, propuseram que em florestas úmidas os atributos foliares variariam de folhas aquisitivas (i.e. com lâminas grandes, área foliar específica alta, frequentemente compostas, com vida curta e altas taxas de assimilação) no início da sucessão para folhas com atributos conservativos (i.e. lâminas pequenas, grossas, duras, com alto conteúdo de matéria seca e com vida longa) no final da sucessão (ver também WRIGHT et al. 2004). Por outro lado, durante a sucessão em florestas secas, os atributos foliares variam de forma oposta, de conservativos no início da sucessão para aquisitivos no final (LOHBECK et al. 2013). Isso ocorreria porque as condições abióticas mudam de secas e quentes no início da sucessão para mais úmidas e frescas no final da sucessão (LEBRIJA-TREJOS et al. 2011); ou seja, os estágios iniciais de sucessão experimentariam condições mais estressantes e os finais, condições mais amenas (CHAZDON, 2008b, 2012; LEBRIJA-TREJOS et al., 2011). Lohbeck et al. (2013) observaram que na sucessão de florestas secas atributos conservativos relacionados à tolerância à seca diminuíram ao longo da sucessão, especialmente a densidade de madeira, mas também verificaram redução na área foliar e área foliar específica, o que contrariou sua expectativa inicial porque estes atributos são associados a condições mais favoráveis. Em florestas úmidas, as folhas variaram de atributos aquisitivos para conservativos, mostrando como a disponibilidade de luz é o principal fator conduzindo a sucessão nessas florestas. Apesar de inconclusivo, o estudo de Lohbeck et al. (2013) traz insights sobre como poderia ser a resposta dos herbívoros à sucessão em florestas secas. Como as plantas variariam seus atributos foliares de conservativos para aquisitivos, seria razoável esperar que os herbívoros fossem mais especializados e apresentassem menores taxas de herbivoria no início da sucessão, enquanto no final da sucessão houvessem mais herbívoros generalistas com maiores taxas de herbivoria.

Apesar da ideia de Lohbeck et al. (2013) ser bastante razoável, e já ter passado cinco anos desde sua publicação, apenas dois estudos que tratam da herbivoria ao longo de sucessão em florestas secas (NEVES et al., 2014; FONSECA et al., 2018) foram realizados. No estudo realizado por Neves et al. (2014), os autores viram um aumento da porcentagem de dano nos estágios intermediários e finais de sucessão. Este achado é questionável diante do uso de pseudoréplicas e análise do dano foliar de forma instantânea e apenas no fim da estação chuvosa, não avaliando a taxa de herbivoria ao longo do tempo. Em relação ao estudo conduzido por Fonseca et al. (2018), os mesmos avançaram na compreensão da herbivoria ao longo da sucessão ao adotar a ideia de mudança nos atributos foliares conservativos para aquisitivos. Apesar da contribuição ser relevante para o entendimento da herbivoria ao longo da sucessão, este trabalho também analisou o dano foliar de forma instantânea e apenas no fim da estação chuvosa, impossibilitando apontar uma tendência clara quanto ao comportamento da herbivoria e a mudança dos atributos conservativos para aquisitivos ao longo da sucessão secundária. De fato, conduzir estudos com observações instantâneas pode não representar o real padrão sucessional da herbivoria pois folhas que são completamente atacadas pelos herbívoros não são incluídas na amostragem subestimando a herbivoria real (DIRZO; DOMINGUEZ, 1995; COLEY; P. D AND BARONE et al., 1996). Sendo assim, é importante monitorar a herbivoria ao longo do tempo para compreender como os mesmos afetam as relações da comunidade vegetal ao longo da sucessão (BROWN et al., 1985 e FONSECA et al., 2018).

MANUSCRITO A SER ENVIADO AO JORNAL *BIOTROPICA*

3 REDUÇÃO NA PRECIPITAÇÃO AUMENTA AS TAXAS DE HERBIVORIA EM UM GRADIENTE SUCESSIONAL NA CAATINGA

Haymée Nascimento de Alencar¹; Inara R. Leal²

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Professor Moraes Rego, s/n, Cidade Universitária, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil

²Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Professor Moraes Rego, s/n, Cidade Universitária, CEP: 50670-901, Recife, PE, Brasil

*Autor para correspondência: ireal@ufpe.br

RESUMO

A porcentagem de áreas degradadas que tem sido abandonada e estão em processo de regeneração natural tem aumentado consideravelmente nas últimas décadas, tornando cada vez maior o interesse em se estudar o processo de regeneração natural da vegetação e das suas interações com animais. O objetivo geral deste estudo foi verificar as taxas de herbivoria e seus mecanismos explicativos ao longo de um gradiente sucessional em vegetação de Caatinga. O estudo foi realizado em 14 parcelas de 20m×50m em áreas com diferentes idades de abandono após a agricultura de corte e queima. Em cada uma das parcelas foram selecionados 20 indivíduos de espécies lenhosas, nos quais três folhas expandidas foram monitoradas por danos de insetos herbívoros ao longo de 9 meses. Utilizamos a biomassa de capa parcela como *proxy* do avanço da sucessão e incluímos nos modelos precipitação e atributos foliares relacionados à herbivoria como mecanismos explicativos. As taxas de herbivoria variaram de 0% no início da sucessão a 21,39% nas parcelas de estágios mais avançados e não foi afetada pela biomassa. Quanto aos mecanismos explicativos, verificamos que a taxa de herbivoria foi maior em áreas com menor precipitação, mas os atributos foliares dos indivíduos não afetaram a taxa de herbivoria. Ao contrário às nossas expectativas, nossos resultados indicam que redução na precipitação afeta positivamente os danos que insetos herbívoros causam à vegetação. É possível que as plantas das áreas com menor precipitação se tornem mais estressadas hidricamente e, assim, preferidas pelos insetos herbívoros como proposto pela hipótese do estresse.

Palavras-chave: Comunidades de herbívoros; dano foliar; Florestas Tropicais Sazonalmente Secas; perturbações antrópicas; sucessão ecológica.

INTRODUÇÃO

AS MUDANÇAS NO USO DOS SOLOS REDUZIRAM A COBERTURA DOS ECOSISTEMAS NATURAIS EM TODO O GLOBO e o processo de perda e fragmentação de habitats resultante é considerado a principal ameaça à persistência da biodiversidade e das interações ecológicas (Drew 2010, Primack & Rodrigues 2011). Contudo, a porcentagem de áreas degradadas que foram abandonadas e estão em processo de sucessão secundária tem aumentado consideravelmente, tornando cada vez maior o interesse em se estudar o processo de regeneração natural da vegetação, suas interações com animais e a recuperação das funções e serviços ecossistêmicos (Mora *et al.* 2014, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2015). Esse entendimento é importante também em termos práticos, para propor estratégias de restauração de áreas degradadas, recuperando gradativamente a biodiversidade e aumentando a cobertura florestal e a conectividade dos remanescentes (Young 2000).

Estudos sobre sucessão secundária em florestas tropicais indicam que existe um aumento progressivo na riqueza de espécies, na área basal e biomassa da comunidade de plantas com o tempo (Chazdon 2014). Além disso, há uma substituição de espécies de plantas pioneiras por espécies tolerantes à sombra à medida que a sucessão avança (Dent *et al.* 2013). Os valores de riqueza e estrutura da comunidade similares às áreas de floresta primária podem atingidos com 20 a 30 anos de sucessão, mas a composição de espécies e a biomassa das florestas secundária se assemelhariam a florestas intactas apenas depois de 100 a 150 anos (Finegan 1996, Guariguata & Ostertag 2001, Chazdon *et al.* 2003, Norden *et al.* 2009). A maioria destas informações foi obtida para florestas tropicais úmidas, e o entendimento de como se dá a sucessão em florestas tropicais secas ainda é escasso (vem em Chazdon 2008). Alguns autores postularam que as florestas secas são mais eficientes quanto à capacidade de retornar a estrutura da comunidade anterior à perturbação (i.e. são mais resiliente), quando comparadas às florestas úmidas, principalmente devido à menor complexidade estrutural da comunidade (e.g. Murphy & Lugo 1986, Segura *et al.* 2003). Entretanto, estudos recentes mostram que o crescimento e as características de desenvolvimento das espécies das florestas secas são mais lentos que das espécies das florestas úmidas, o que, em conjunto com os variados e complexos sistemas sexuais encontrados em florestas secas, tornariam sua sucessão igual ou mais lenta que nas florestas úmidas (Lebrija-

Trejos *et al.* 2008, 2011, Stoner & Sánchez-Azofeifa 2009, Lebrija-Trejos, Meave, *et al.* 2010, Lebrija-Trejos, Perez-Garcia, *et al.* 2010, Mora *et al.* 2014).

Também se questiona se o padrão clássico de sucessão descrito para as florestas úmidas é aplicável para florestas secas (Lohbeck *et al.* 2013). As florestas secas são mais abertas e têm menor estatura e, assim, a luz não é um recurso limitante (Lebrija-Trejos *et al.* 2008, Chazdon 2012a). Além disso, ao longo da sucessão em florestas secas, as condições mudam de ambientes secos e quentes para ambientes relativamente úmidos e menos estressantes (Lebrija-Trejos *et al.* 2011). Esses fatores, segundo Lohbeck *et al.* (2013) e Buzzard *et al.* (2015), fazem com que nas florestas secas o processo de sucessão se inicie com espécies de estratégia conservativa em relação ao uso dos recursos (e.g. maior densidade da madeira, folhas pequenas, grossas e compostas) para espécies tardias com estratégia aquisitiva (e.g. menor densidade da madeira, folhas grandes, finas e simples), diferindo das florestas úmidas, onde o processo sucessão inicia com plantas de estratégia aquisitiva que ao longo da sucessão vão sendo substituídas por espécies de estratégia conservativa.

A Caatinga é a maior e mais diversa mancha de floresta seca dos neotrópicos, cobrindo 912.529 km² do nordeste brasileiros (Silva *et al.* 2017a). Contudo, é também um dos ecossistemas brasileiros mais ameaçados por perda e degradação de habitats, com cerca de 63% da sua área original perdida ou severamente degradada por atividades antrópicas (Silva & Barbosa 2017). Extensas áreas de Caatinga foram transformadas em campos agrícolas e áreas de pastagens causando perda de habitat (Silva & Barbosa 2017). Além disso, os habitats remanescentes experimentam perturbações antrópicas crônicas (*sensu* Singh 1998) como a coleta de lenha e de produtos florestais não madeireiros, a caça e a criação de animais domésticos de forma extensiva (Ribeiro *et al.* 2015). Estas perturbações antrópicas vêm comprometendo a regeneração e a manutenção da dinâmica desse ecossistema (Ribeiro *et al.* 2015), incluindo as interações ecológicas (Leal *et al.* 2014, Leal *et al.* 2015). Embora já existam alguns padrões descritos para as mudanças observadas na flora durante a sucessão secundária (Barros 2018, Souza *et al.* 2019), ainda não sabemos como interações ecológicas como a herbivoria são afetadas pelo avanço da sucessão na Caatinga.

A herbivoria tem um impacto negativo significativo no crescimento, sobrevivência e reprodução das plantas (Crawley 1983, Marquis 1984). Nas florestas

úmidas as taxas de herbivoria podem chegar a 10% da produtividade primária (Marquis 1984), moldando as características de história de vida das plantas, como a evolução de defesas químicas, físicas, fenológicas e biológicas, e influenciando funções do ecossistema, como produtividade primária, taxa de decomposição e ciclagem de nutrientes (Crawley 1983, Marquis 1984, Huntly 1991, Coley; P. D and Barone *et al.* 1996). Em florestas secas existem bem menos estudos sobre herbivoria que em florestas úmidas, por ser difícil controlar fatores abióticos e inferências das múltiplas forças que atuam de cima para baixo e de baixo para cima e afetam direta e indiretamente os herbívoros (Fonseca *et al.* 2018). No contexto da regeneração de áreas perturbadas, a herbivoria também tem um papel relevante, uma vez que pode acelerar ou retardar a sucessão ecológica (Brown 1985) ou até manter comunidades em estágios iniciais de sucessão (Corrêa *et al.* 2010, Leal *et al.* 2014a). Apesar desta importância, estudos que investigam a herbivoria em áreas de Caatinga ainda são escassos (mas veja, Dantas de Paula *et al.* 2011, Coelho *et al.* 2012, Dourado *et al.* 2016). Entretanto, poucos estudos avaliaram como se dá a herbivoria durante a sucessão secundária na Caatinga (mas veja Neves *et al.* 2014, Fonseca *et al.* 2018), que é um tema de extrema relevância para o entendimento do papel das interações planta-animal na estruturação das comunidades vegetais ao longo de gradientes sucessionais (Brown 1990).

Nesse estudo, avaliamos como variam as taxas de herbivoria ao longo de um gradiente sucessional em uma área de Caatinga. Mais precisamente, avaliamos os efeitos do aumento da biomassa vegetal decorrente da sucessão secundária sobre as taxas de herbivoria de insetos, bem como os possíveis mecanismos explicativos para os padrões encontrados, tais como condições abióticas (e.g. precipitação) e atributos foliares das plantas relacionados a herbivoria (e.g. área foliar, área foliar específica, espessura foliar e conteúdo de matéria seca). Nossa hipótese geral é que as taxas de herbivoria aumentam ao longo do gradiente sucessional porque as condições abióticas ficam mais amenas (e.g. precipitação maior) e as plantas apresentam atributos foliares mais aquisitivos (e.g. folhas mais finas e grandes) favorecendo a herbivoria.

METODOLOGIA

Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau (607 km², Figura.1), localizado no município de Buíque, Pernambuco, nordeste do Brasil (8°24'00" e 8°36'35" S; 37°0'30" e 37°1'40" W). O clima da região é semiárido, com precipitação média anual variando de 480 mm a 1100 mm e temperatura média anual de 23°C (Sociedade Nordestina de Ecologia 2002). Os solos predominantes são areias quartzosas (70% do Parque), mas planossolos e litossolos também estão presentes (15% cada um, Sociedade Nordestina de Ecologia 2002). A vegetação do Parque é bastante diversificada, devido à interação do clima com solo, relevo, altitude e história biogeográfica (Sociedade Nordestina de Ecologia 2002) variando de floresta seca de baixa estatura (6 m) a vegetação arbustiva (Sociedade Nordestina de Ecologia 2002, Rito et al. 2017). As famílias dominantes de plantas lenhosas são Fabaceae, Euphorbiaceae e Boraginaceae; entre as herbáceas, dominam Cactaceae, Bromeliaceae, Malvaceae, Asteraceae e Fabaceae (Rito *et al.* 2017).

O Parque foi estabelecido em 2002 (Sociedade Nordestina de Ecologia 2002), mas seus habitantes não foram indenizados e continuam utilizando recursos naturais da área para sua subsistência (Rito *et al.* 2017). Atividades como extração de lenha e de produtos florestais não madeireiros, criação extensiva de animais domésticos (caprinos e bovinos), e caça continuam sendo realizadas dentro do Parque (Rito *et al.* 2017). Isso resultou em um extenso mosaico de diferentes uso do solo, incluindo áreas que foram utilizadas na agricultura de corte e queima e em seguida abandonadas. Dessa forma, o Catimbau representa uma excelente oportunidade para examinar como se dá o processo de sucessão secundária na Caatinga.

Desenho amostral

Este trabalho adotou a metodologia de cronossequência(ver Lebrija-Trejos *et al.* 2008, 2011, Lebrija-Trejos *et al.* 2010, Mora *et al.* 2014) que consiste na escolha de áreas que sofreram o mesmo tipo de perturbação, mas que têm diferentes idades desde o abandono da atividade agrícola/pastoril. Para tal, foram utilizadas as 10 parcelas de 50 m × 20 m (Figura 1) que foram estabelecidas pelo Programa de Pesquisa Ecológica de Longa Duração (PELD, <https://www.peldcatimbau.org>) em áreas que foram utilizadas para agricultura de corte e queima, com uso de 2-3 anos para plantação de feijão e milho, e que estão abandonadas em regeneração de 8 a 54 anos (Tabela 1).

Adicionalmente, quatro parcelas de mesmo tamanho, mas sem histórico de corte e queima (Figura 1) foram utilizadas como áreas controle (Barros 2018). A biomassa de cada parcela foi estimada previamente (ver Souza *et al.* 2019) e está positivamente relacionada ($r=0,77$, $p<0,001$) com a idade de abandono das áreas (incluindo as controle, com idade de 150 anos, ver (Souza *et al.* 2019). Dessa forma, utilizamos a variável biomassa como *proxy* da sucessão (Chazdon 2012a) já que é uma medida mais precisa do tempo real que a floresta está regenerando (Lohbeck *et al.* 2015). As parcelas estão estabelecidas em áreas com diferentes níveis de precipitação, variando de 755 a 940 mm anuais (Barros 2018), e portanto, incluímos também essa variável nos nossos modelos. A precipitação média anual foi obtida para cada parcela usando o banco de dados WorldClim, que contém dados de clima espacial de 1950 a 2000 (Rito *et al.* 2017). A resolução espacial foi de 1 km e a precipitação média anual foi extraída usando o ArcGIS (Rito *et al.* 2017). Para todas as parcelas foi considerada a média de precipitação anual e a biomassa (Tabela1).

Taxas de herbivoria

Para a análise da taxa de herbivoria foi utilizado o método não destrutivo que envolve a marcação e monitoramento de folhas para verificar se houve dano causado por herbívoro e a evolução deste dano ao longo do tempo (Coley 1983). Para tal, foram estabelecidos quatro transectos de 50 m em cada parcela. Em cada um desses transectos, a cada 5 m, amostramos três folhas expandidas (situadas no terceiro nó) de um indivíduo lenhoso (total de 20 indivíduos amostrados por parcela, 280 em todo o estudo) na altura de 1,0 m a 1,5 m (total de 60 folhas por parcela, 840 em todo o estudo). Essas folhas foram fotografadas em um fundo azul e uma escala com área conhecida (2,5 cm × 2,5 cm) mensalmente de janeiro a setembro de 2018 até sua queda (total de 8.316 fotografias).

Posteriormente, as imagens tomadas em campo foram inseridas no programa ASSESS 2.0 (Image Analysis Software for Plant Disease Quantification), para verificar se e quando ocorre o dano e a evolução do tamanho do dano ao longo de toda vida útil da folha monitorada, assim foi possível calcular a taxa de herbivoria em aspectos quantitativos. As imagens também possibilitaram identificar que tipo de guilda de herbívoro provocou o dano na planta. Para calcular a taxa de herbivoria, utilizamos os

valores do tamanho do dano ao final do monitoramento da folha e dividimos este valor pelo tamanho total da folha e multiplicamos por 100. Utilizamos os valores médios das três folhas monitoradas de cada indivíduo. As folhas que apresentaram choque mecânico ou que foram submetidas à danos que não fossem provenientes de herbívoros não entraram nas análises.

Atributos foliares

Os atributos foliares foram medidos para os mesmos 20 indivíduos de cada uma das 14 parcelas em que as taxas de herbivoria foram observadas. Contudo, para os atributos, utilizamos cinco folhas por indivíduo. Quatro atributos foliares foram selecionados: área foliar, área foliar específica (SLA), espessura foliar e conteúdo de massa seca foliar (LDMC). Nós adotamos esses atributos porque eles são bons indicadores das respostas das espécies as condições ambientais como disponibilidade de água, nutrientes (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013), defesa anti-herbivoria (Pérez-harguindeguy *et al.* 2003, Caldwell *et al.* 2016) e também por que esses atributos quando mensurados, permitem identificar qual a estratégia adotada pela planta ao longo do continuum de economia foliar (e.g. conservativa ou aquisitiva) (Wright *et al.* 2004, Barros *et al.* 2017). A área foliar está relacionada com o custo de produção foliar (e.g. folhas maiores normalmente são mais nutritivas e menos defesas físicas e/ou químicas em relação que folhas menores que são menos nutritivas e normalmente possuem mais defesas físicas e/ou químicas) (Pérez-harguindeguy *et al.* 2003), resistência a estresses, nutricionais e dano foliar (Niinemets *et al.* 2007, Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). A área foliar específica dá informações sobre a longevidade foliar, taxa fotossintética, taxa de crescimento (Wright *et al.* 2004, Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013), qualidade nutricional da folha, dano foliar e força para perfurar uma folha (e.g. quanto menos o SLA maior será a força para perfurar a folha) (Pérez-harguindeguy *et al.* 2003, Caldwell *et al.* 2016). A espessura foliar, informa sobre a capacidade de resistir ao estresse hídrico (Ogburn & Edwards 2012), proteção física e longevidade (Wright *et al.* 2004, Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). O conteúdo de matéria seca foliar, informa sobre a ambientes perturbados e resistência física (e.g. herbívoros, vento, granizo) (Westoby & Wright 2006, Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Os atributos foliares foram medidos seguindo protocolos padronizados por (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

Análise estatística

Para a taxa de herbivoria e traços foliares (i.e. área foliar, área foliar específica, espessura foliar e conteúdo de massa seca foliar) de cada parcela, utilizamos os valores médios das folhas medidas de cada um dos 20 indivíduos monitorados ao longo do ano separadamente. Consideramos a taxa de herbivoria como variável dependente, e a biomassa (como *proxy* da sucessão), a precipitação, os traços foliares como nossas variáveis independentes e a parcela como fator aleatório. A colinearidade das variáveis independentes, foi verificada com o fator de inflação de variação (VIF) usando o pacote Car. Todos os valores de VIF foram menores que 3, indicando ausência de colinearidade entre as variáveis independentes. Nós então testamos os efeitos da biomassa, precipitação, área foliar, área foliar específica, espessura e conteúdo de matéria seca foliar sobre a taxa de herbivoria utilizando modelos lineares generalizados mistos (GLMMs). Essas análises foram realizadas utilizando a plataforma livre R, versão 3.4.1 (R Core Team 2017).

RESULTADOS

Nos encontramos 82 espécies de plantas entre os 280 indivíduos monitorados nas 14 parcelas (i.e. 20 indivíduos por parcela), pertencentes a 19 famílias (Tabela 2). As famílias mais ricas em espécie foram Fabaceae (17 espécies), Euphorbiaceae (sete) e Mirtaceae (três) (Tabela 2). Os gêneros mais ricos foram *Senna* (cinco espécies), *Cnidocolus* (três) (Tabela 2). As espécies mais abundantes foram *Croton heliotropiifolius* Kunth, (Euphorbiaceae) (n=30), *Neocalyptocalyx longifolium* (Mart.) Cornejo & Iltis (Caparaceae) (n=24) e *Guapira graciliflora* (Mart. ex J.A.Schmidt) Lundell (Nyctaginaceae) (n=19) (Tabela 2). Dentro das 81 espécies encontradas, apenas duas espécies eram perenifólias: *Neocalyptocalyx longifolium* (Mart.) Cornejo & Iltis (Capparaceae), *Erythroxyllum revolutum* Mart. (Erythroxyllaceae) (Tabela 2).

Em relação aos herbívoros, verificamos que os grupos generalistas como mastigadores e raspadores foram os mais abundantes, pois seus danos foram observados em grande quantidade em todas as parcelas (Tabela 3). Os ortópteros foram o grupo de herbívoros mastigadores mais comumente observados nas parcelas, tais como gafanhotos (Acrididae), grilos (Gryllidae) e bichos-pau (Proscopiidae). Os herbívoros

com hábitos mais especializados como minadores e galhadores ocorreram apenas nas parcelas mais tardias (Tabela 3).

A taxa de herbivoria média considerando todas as parcelas foi de $2,33\% \pm 4,26\%$ (média \pm desvio-padrão), variando de 0% a 21,39%. Não encontramos variação da taxa de herbivoria de acordo com a biomassa das parcelas ($F=0,02$ $DF=1$, $p=0,87$; Figura 2a). Considerando os mecanismos explicativos, observamos que a taxa de herbivoria diminuiu significativamente à medida que a precipitação aumentou ($F=4,75$ $DF=1$, $p=0,05$; Figura 2b). Por outro lado, nenhum dos traços foliares investigados afetou a taxa de herbivoria como segue: área foliar ($\chi^2 = 0,46$ $DF = 1$, $p = 0,49$; Figura 2c), área foliar específica (SLA) ($\chi^2 = 0,16$ $DF = 1$, $p = 0,68$; Figura 2d), espessura foliar ($\chi^2 = 2,01$ $DF = 1$, $p = 0,15$; Figura 2e) e conteúdo de matéria seca foliar (LDMC) ($\chi^2 = 0,12$ $DF = 1$, $p = 0,72$; Figura 2f).

DISCUSSÃO

Nesse estudo avaliamos as taxas de herbivoria de plantas lenhosas em um gradiente sucessional em vegetação de Caatinga. Nossa hipótese de que as taxas de herbivoria aumentam ao longo do gradiente sucessional em decorrência do aumento da precipitação e mudança dos atributos foliares de conservativos para aquisitivos favorecendo a herbivoria não foi corroborada. Contudo, verificamos que a precipitação explicou a taxa de herbivoria, mas na direção contrária da nossa expectativa, aumentando em área mais secas. É possível que as plantas nas áreas mais secas estejam estressadas hidricamente favorecendo os herbívoros como proposto pela hipótese do estresse (White 1984).

Esses achados são contrários aos resultados encontrados por Fonseca *et al* (2018), que observaram uma tendência de maior porcentagem de herbivoria foliar nos estágios mais avançados da sucessão secundária em Caatinga. Silva *et al.* (2012) e Neves *et al.* (2014), também trabalhando em áreas de Caatinga, identificaram maiores danos de herbivoria na fase intermediária e tardia do que na fase inicial. No entanto Silva *et al.* (2012) observaram maior riqueza e abundância de herbívoros em estágios sucessionais iniciais, contrariando os resultados de Neves *et al* (2014), que constataram aumento na riqueza e abundância dos insetos nos estágios mais avançados de sucessão.

De fato, a falta de consistência em relação aos padrões de herbivoria ao longo da sucessão de FS pode ser um reflexo das diferenças na composição da comunidade de herbívoros. Por outro lado, a herbivoria pode ser menor em condições microclimáticas mais favoráveis (Alencar *et al.* 2018), devido a maior complexidade do habitat, que está associado à quantidade/qualidade de recursos e diversidade de inimigos naturais que regulam a densidade de insetos herbívoros (Finke and Denno 2002, Langelotto & Denno 2004, Sousa-Souto *et al.* 2014). Diferente dos estudos já citados, o estudo feito por Lohbeck *et al.* (2014) em florestas úmidas, não observou mudanças nas taxas de herbivoria com o avanço da sucessão. Quanto à herbivoria maior em áreas mais secas, esse mesmo padrão foi reportado por Jactel *et al.* (2012). Em relação a Caatinga Santos-Neto (2016), verificou um aumento de herbívoros broqueadores pertencentes a família Curculionidae com a diminuição da precipitação, e (Siqueira *et al.* 2018), verificou um aumento das taxas de herbivoria por colônia de formigas cortadeiras em áreas mais perturbadas e mais secas.

Nossos achados sugerem que as taxas de herbivoria são maiores em áreas mais secas, indicando uma preferência dos herbívoros em se alimentar de plantas mais murchas ou estressadas hidricamente. Esse resultado está de acordo com a hipótese do estresse da planta proposta por White (1984) em que plantas em condições estressantes (déficit hídrico, déficit nutricional, temperatura inapropriada, poluentes e radiação) seriam mais vulneráveis a herbivoria porque têm seu metabolismo alterado (Lawlor 2002) em decorrência da degradação de proteínas, acúmulo de aminoácidos (prolina especialmente), carboidratos não-estruturais e também porque a enzima prolina é um recurso limitante para o crescimento dos herbívoros (Marquis 2012). Assim, é razoável pensar que em ambientes mais secos, as plantas são mais estressadas e por isso são mais palatáveis, tornando-as mais suscetíveis à herbivoria (White 1969). Diversos estudos realizados principalmente em florestas úmidas puderam observar em seus resultados que guildas de insetos herbívoros apresentaram maior preferência por plantas mais estressadas, estando em conformidade com a teoria do estresse da planta (Inbar *et al.* 2001, Tariq *et al.* 2012, Bauerfeind & Fischer 2013). Por exemplo, já foi observado que diferentes espécies de formigas cortadeiras preferem consistentemente plantas estressadas hidricamente de diversas espécies, tanto em estudos de laboratório (Meyer *et al.* 2006) como em estudos de campo (Domingos *et al.* 2012). Para florestas secas, a hipótese de estresse também foi corroborada para grupos específicos de insetos como

os broqueadores (Santos-Neto 2016) e formigas cortadeiras (Siqueira *et al.* 2018). Ainda em florestas secas, parece que existem poucos estudos além do presente que abordaram a sucessão secundária e tiveram seus resultados corroborado com o a hipótese de estresse da planta. Portanto, nossos resultados preenchem lacunas teóricas importantes, pois confirmam as predições de White (1984) para variadas guildas de herbívoros, sendo um dos poucos que viram este padrão em florestas seca ao longo da sucessão secundária.

A falta de efeito dos atributos foliares sobre as taxas de herbivoria ocorreu provavelmente porque estes não responderam consistentemente ao gradiente de sucessão estudado. Além disso, também não vimos variação dos atributos foliares das plantas seguindo o continuum conservativo-aquisitivo proposto por Lohbeck *et al.* (2013). De fato, parece que até o momento, nenhum estudo que se propôs testar o continuum conservativo-aquisitivo ao longo da sucessão em florestas secas obteve sucesso (e.g. Barros 2018; Fonseca *et al.* 2018). Assim, é razoável pensar que não há uma variação previsível nas estratégias de uso dos recursos das plantas da Caatinga ao longo do processo de sucessão ecológica. Nossos achados são consistentes com os de Barros (2018) que não identificou quaisquer mudanças direcionais nos atributos ao longo do processo de regeneração na Caatinga. A autora sugeriu que o padrão de sucessão secundária na Caatinga se assemelha ao modelo de composição florística inicial proposto por (Egler 1954). Parece que a composição de espécies de áreas com diferentes estágios sucessionais depende de fontes de regenerantes presentes na área, sobretudo de rebrotas (Figueiroa *et al.* 2006, Sampaio *et al.* 2010). Vale lembrar que a regeneração de indivíduos por rebrota elimina os filtros impostos às sementes e plântulas, como a escassez de água e nutrientes nas camadas superficiais do solo e pressão dos inimigos naturais como herbívoros (Stoner & Sánchez-Azofeifa 2009) 2009). Em outras palavras, a rebrota parece ser um escape de fatores considerados organizadores das assembleias de plantas na Caatinga e em outras florestas (Sousa *et al.* 2012, Costa *et al.* 2014, Barros *et al.* 2017, Sfair *et al.* 2018)

Se de fato áreas mais secas da Caatinga são preferidas por diversos grupos de herbívoros, como nossos resultados e outros estudos prévios desenvolvidos na Caatinga (e.g. Santos-Neto 2016, Siqueira *et al.* 2018) apontam, a regeneração de áreas degradadas da Caatinga deve ser bem dificultada já que estes herbívoros parecem seguir mesma trajetória durante a sucessão da vegetação, se opondo as observações de (Neves *et al.*

2010a, Neves *et al.* 2010b) que viram respostas de diferentes guildas alimentares de insetos mudando durante a sucessão. De fato, as taxas de herbivoria observadas neste estudo mais os achados de Santos-Neto (2016) e Siqueira *et al.* (2018), indicam que áreas perturbadas de Caatinga podem não apenas ter sua regeneração/sucessão freada, mas até tornarem-se mais degradadas pela pressão dos herbívoros. Isso porque valores altos de herbivoria aumentam a penetração de luz e a temperatura e reduzem a umidade do ar e do solo (Corrêa *et al.* 2010, Meyer *et al.* 2011a, 2011b), aumentando a dessecação da área e dificultando ainda mais a regeneração da vegetação (Sampaio 1995, Leal *et al.* 2014b).

Em síntese, os resultados desse estudo indicam que o avanço da sucessão não afeta a taxa de herbivoria, mas sim a redução na precipitação, indicando que os insetos herbívoros da Caatinga preferem utilizar plantas mais estressadas hidricamente. Já foi observado que formigas cortadeiras, os herbívoros mais vorazes da região Neotropical, aumentam suas taxas de herbivoria durante a estação seca e em áreas mais perturbadas, que são também mais abertas e desseçadas (Siqueira *et al.* 2018). Esses resultados em conjunto com os padrões já descritos em vários estudos para comunidades de plantas (Rito *et al.* 2017), comunidades de formigas (Arnan *et al.* 2018), bem como para interações entre plantas e formigas como dispersão de sementes (Oliveira *et al.* 2019) e proteção anti-herbivoria de plantas com nectários extraflorais (Câmara *et al.* 2018), podem indicar que áreas degradadas de Caatinga tenham dificuldade em regenerar e de enfrentar mudanças climáticas futuras, as quais apontam para maior temperatura e menor precipitação, diminuindo sua resiliência e a provisão de funções e serviços ecossistêmicos (Tabarelli *et al.* 2017, Rito *et al.* 2017, Câmara *et al.* 2018, Siqueira *et al.* 2018, Oliveira *et al.* 2019).

AGRADECIMENTOS

Somos gratos a A.C.S. Santos; C.L.S. Oliveira; C.M. Knoechelmann, C; F.R. Oliveira; H.N. Alencar; I.R. Leal; J. Andrade; J.L.G. Silva; K. Bombi-Haedo; L.K.S. Lins; M. Tabarelli; P.M.S. Melo; P.E. Santos Neto; R.S Vanderlei; R.S.G. Silva; S.A. Lima pela assistência no campo. Este projeto foi apoiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, processos PELD 403770 / 2012-2 e

Edital Universal 470480 / 2013-0), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, processo PVE 88881.030482 / 2013-01) e Fundação de Amparo à Pesquisa, Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE, processos APQ 0738-2.05/12 e PRONEX 0138-2.05/14). H.N. Alencar também agradece ao CNPq pelas bolsas de estudo e I.R. Leal para bolsas de produtividade (processo 305611 / 2014-3).

LITERATURA CITADA

- ALENCAR, H. N., J. S. SANTOS, and B. A. SANTOS. 2018. Herbivoria e sua relação com as condições microclimáticas e de uso do solo em uma floresta tropical úmida. *Gaia Scientia*. 12: 42–55.
- ARNAN, X. ET AL. 2018. A framework for deriving measures of chronic anthropogenic disturbance: Surrogate , direct , single and multi-metric indices in Brazilian Caatinga. *Ecol. Indic.* 94: 274–282. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.001>.
- ARROYO-RODRÍGUEZ, V., F. P. L. MELO, M. MARTÍNEZ-RAMOS, F. BONGERS, R. L. CHAZDON, J. A. MEAVE, N. NORDEN, B. A. SANTOS, I. R. LEAL, and M. TABARELLI. 2015. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biol Ver.* 1: 326-340.
- BARROS, M., M. V. CIANCIARUSO, and M. TABARELLI. 2018. Regeneração Natural da Caatinga após a Agricultura:mudanças nas diversidades taxônomica, funcional e filogenética nas assembleias de plantas.
- BARROS, M. F., B. X. PINHO, T. LEÃO, M. TABARELLI, D. P. B. VEGETAL, and D. DE BOTÂNICA. 2017. Soil attributes structure plant assemblages across an Atlantic forest mosaic. *Journal of Plant Ecology*. 1: 613-622.
- BAUERFEIND, S. S., and K. FISCHER. 2013. Testing the plant stress hypothesis : stressed plants offer better food to an insect herbivore. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 149:148–158.
- BROWN, V. K. 1985. Insect herbivores and plant succession. *Oikos*. 44: 17–22.

- BROWN, V. K. 1990. Insect Herbivores , Herbivory and Plant Succession. In: Gilbert F. (eds) Ciclos de Vida dos Insetos. Springer, Londres.
- BUZZARD, V., C. M. HULSHOF, T. BIRT, C. VIOLLE, and B. J. ENQUIST. 2015. Regrowing a tropical dry forest : functional plant trait composition and community assembly during succession. *Functional Ecology*. 30:1006–1013.
- CALDWELL, E., J. READ, and G. D. SANSON. 2016. Which leaf mechanical traits correlate with insect herbivory among feeding guilds. *Ann Bot.* 2: 349-61.
- CÂMARA, T., I. R. LEAL, N. BLÜTHGEN, F. M. P. OLIVEIRA, R. T. DE QUEIROZ, and X. ARNAN. 2018. Effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on the specialization of ant-plant mutualistic networks in the Caatinga, a Brazilian dry forest. *J Anim Ecol.* 4: 1022-1033.
- CHAZDON, R. 2012a. Regeneração de florestas tropicais Tropical forest regeneration. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi Ciências Nat.* 7: 195–218.
- CHAZDON, R. L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. *Trop. For. community*. Em : WP Carson & SA Schnitzer (eds.). *Ecologia da comunidade das florestas tropicais*. Wiley-Blackwell, Oxford. 384–409.
- CHAZDON, R. L. 2012b. Regeneração de florestas tropicais. *Bol. do Mus. Para. Emílio Goeldi. Ciências Nat.* 7: 195–218.
- CHAZDON, R. L. 2014. *Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation*.
- CHAZDON, R. L., S. CAREAGA, C. WEBB, and O. VARGAS. 2003. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecol. Monogr.* 73: 331–348.
- COELHO, M., M. BELMIRO, J. SANTOS, and G. FERNANDES. 2012. Herbivory among habitats on the Neotropical tree *Cnidocolus quercifolius* Pohl. in a seasonally deciduous forest. *Brazilian J. Biol.* 72: 453–457.
- COLEY; P. D AND BARONE, J. A., A. REVIEW, A. REVIEWS, T. J. ARCHIVE, and T. ARCHIVE. 1996. Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. 27: 305–335.
- COLEY, P. D. 1983. Herbivory and Defensive Characteristics of Tree Species in a Lowland Tropical Forest. *Ecol. Monogr.* 53: 209. Available at:

<http://www.esajournals.org/doi/abs/10.2307/1942495>.

- CORRÊA, M. M., P. S. D. SILVA, R. WIRTH, M. TABARELLI, and I. R. LEAL. 2010. How leaf-cutting ants impact forests: Drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia* 162: 103–115.
- CORRÊA, M. M., P. S. D. SILVA, R. WIRTH, M. TABARELLI, and I. ROBERTA. 2010. How leaf-cutting ants impact forests : drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia*. 1: 103-15.
- COSTA, T. L., E. V. S. B. SAMPAIO, M. F. SALES, L. J. O. ACCIOLY, T. ALTHOFF, F. G. C. PAREYN, E. . R. G. . ALBUQUERQUE, and R. S. C. M. 2014. Root and shoot biomasses in the tropical dry forest of semi-arid Northeast Brazil. *Plant Soil*. 378: 113–123.
- CRAWLEY, M. J. 1983. Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions. *Studies in Ecology*. 10: 615–617.
- DANTAS DE PAULA, M., M. D. DE OLIVEIRA, C. I. R. DOS SANTOS, and J. S. ALMEIDA-CORTEZ. 2011. Herbivory Rate on Woody Species of the Caatinga and NDVI as Indicators of Plant Stress. *Rev. Bras. Geogr. Física* 4: 909–921.
- DENT, D. H., S. J. DEWALT, and J. S. DENSLOW. 2013. Secondary forests of central Panama increase in similarity to old-growth forest over time in shade tolerance but not species composition. *J. Veg. Sci.* 24: 530–542.
- DOMINGOS, J., R. NETO, B. X. PINHO, S. T. MEYER, and I. R. LEAL. 2012. Drought stress drives intraspecific choice of food plants by *Atta* leaf-cutting ants. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 144:209–215.
- DOURADO, A. C. P., R. J. DE SÁ-NETO, S. A. GUALBERTO, and M. M. CORRÊA. 2016. Herbivoria e características foliares em seis espécies de plantas da Caatinga do nordeste brasileiro. *R. bras. Bioci.* 3: 145–151.
- DREW, D. 2010. *Processos interativos homem-meio ambiente* 7th ed.
- ECOLOGIA, S. DE. 2002. Projeto Técnico para a Criação do Parque Nacional do Catimbau/PE. Subprojeto “Proposta para Criação do Parq. Nac. do Catimbau/PE.
- EGLER, F. E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development with 2 figs. 4: 412.

<https://doi.org/10.1007/BF00275587>.

- FIGUEIROA, J. M. DE, F. G. C. PAREYN, E. D. L. ARAU, J. M. DE FIGUEIRO, D. F. CUTLER, C. EUGENIO, A. BARACAT, and P. GASSON. 2006. Effects of cutting regimes in the dry and wet season on survival and sprouting of woody species from the semi-arid caatinga of northeast Brazil. *229*: 294–303.
- FINEGAN, B. 1996. Pattern and process In neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology & Evolution*. 3: 793–796.
- FINKE, D L. AND DENNO, R. F. 2002. INTRAGUILD PREDATION DIMINISHED IN COMPLEX-STRUCTURED VEGETATION: IMPLICATIONS FOR PREY SUPPRESSION. *83*: 643–652.
- FONSECA, M. B., J. O. SILVA, L. A. D. FALCÃO, M. G. V DUPIN, G. A. MELO, and M. M. ESPÍRITO-SANTO. 2018. Leaf damage and functional traits along a successional gradient in Brazilian tropical dry forests. *Plant Ecol*. 219: 403.
- GUARIGUATA, M. R., and R. OSTERTAG. 2001. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *For. Ecol. Manage*. 148: 185–206.
- HUNTLY, N. 1991. Herbivores and the Dynamics of Communities and Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst*. 22: 477–503.
- INBAR, M., H. AND DOOSTDAR, and R. MAYER. 2001. Suitability of Stressed and Vigorous Plants to Various Insect Herbivores. *Oikos*. 2: 228–235.
- JACTEL, H., J. PETIT, M.-L. DESPREZ- LOUSTAU, S. DELZON, D. P I OU, and J. BATTISTI, A AND KORICHEVA. 2012. Drought effects on damage by forest insects and pathogens : a meta-analysis. *Global Change Biology*. 18: 267–276.
- LANGELLOTTO, G. A., and R. F. DENNO. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats : a meta-analytical synthesis. *Oecologia* 1: 1–10.
- LAWLOR, D. . 2002. Limitation to Photosynthesis in Water-stressed Leaves : Stomata vs . Metabolism and the Role of ATP. *Ann Bot*. 7: 871-885.
- LEAL, I. R., R. WIRTH, and M. TABARELLI. 2014a. The Multiple Impacts of Leaf-Cutting Ants and Their Novel Ecological Role in Human-Modified Neotropical Forests.

BIOTROPICA 5: 516–528.

- LEAL, L. C., A. N. ANDERSEN, and I. R. LEAL. 2014b. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. *Oecologia* 174: 173–181.
- LEAL, L. C., A. N. ANDERSEN, and I. R. LEAL. 2015c. Disturbance Winners or Losers? Plants Bearing Extrafloral Nectaries in Brazilian Caatinga. *Biotropica* 47: 468–474.
- LEBRIJA-TREJOS, E., F. BONGERS, E. A. PEREZ-GARCIA, and J. A. MEAVE. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* 40: 422–431.
- LEBRIJA-TREJOS, E., J. A. MEAVE, L. POORTER, E. A. PEREZ-GARCIA, and F. BONGERS. 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 12: 267–275.
- LEBRIJA-TREJOS, E., E. A. PEREZ-GARCIA, J. A. MEAVE, F. BONGERS, and L. POORTER. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91: 386–398.
- LEBRIJA-TREJOS, E., E. A. PÉREZ-GARCÍA, J. A. MEAVE, L. POORTER, and F. BONGERS. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 27: 477–489.
- LOHBECK, M. P., L. POORTER, E. LEBRIJA-TREJOS, M. MARTINEZ-RAMOS, J. A. MEAVE, H. PAZ, E. A. PEREZ-GARCA, E. ROMERO-PEREZ, A. TAURO, and F. BONGERS. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *America (NY). Ecology.* 6: 2013–2019.
- LOHBECK, M., L. POORTER, M. MARTÍNEZ-RAMOS, and F. BONGERS. 2015. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology* 5: 1242–1252.
- LOHBECK, M., L. POORTER, M. MARTÍNEZ-RAMOS, J. RODRIGUEZ-VELÁZQUEZ, M. VAN BREUGEL, and F. BONGERS. 2014. Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Funct. Ecol.* 28: 1052–1058.

- MARQUIS, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* (80-). 226: 537–539. Available at: http://apps.webofknowledge.com/full_record.do?product=UA&search_mode=GeneralSearch&qid=4&SID=X2Cwpy5laDJJImcfIWH&page=1&doc=1.
- MARQUIS, R. J. 2012. Uma abordagem geral das defesas das plantas contra ação dos herbívoros. In: K. Del-Claro & H.M. Torezan-Silingardi (eds.). *Ecologia das Interações Planta-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva*. Technical Books, Rio de Janeiro. 55-66.
- MEYER, S. T., I. R. LEAL, M. TABARELLI, and R. WIRTH. 2011a. Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: Nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. *Ecol. Entomol.* 36: 14–24.
- MEYER, S. T., I. R. LEAL, M. TABARELLI, and R. WIRTH. 2011b. Performance and fate of tree seedlings on and around nests of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*: Ecological filters in a fragmented forest. *Austral Ecology*. 36: 779–790.
- MEYER, S. T., F. ROCES, and R. WIRTH. 2006. Selecting the drought stressed: effects of plant stress on intraspecific and within-plant herbivory patterns of the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Functional Ecology*. 20: 973 –981.
- MORA, F., M. MARTÍNEZ-RAMOS, G. IBARRA-MANRÍQUEZ, A. PÉREZ-JIMÉNEZ, J. TRILLERAS, and P. BALVANERA. 2014. Testing Chronosequences through Dynamic Approaches: Time and Site Effects on Tropical Dry Forest Succession. *Biotropica* 47: 38–48.
- MURPHY, P. G., and A. E. LUGO. 1986. Ecology of tropical dry forests. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 67–88.
- NEVES, F. D. S., V. HUGO, F. OLIVEIRA, M. M. ESPÍRITO-SANTO, F. Z. VAZ-DE-MELLO, and J. LOUZADA. 2010. Successional and Seasonal Changes in a Community of Dung Beetles (Coleoptera : Scarabaeinae) in a Brazilian Tropical Dry Forest. *Natureza & Conservação*. 8: 160–164.
- NEVES, F. S., L. S. ARAÚJO, M. M. ESPÍRITO-SANTO, M. FAGUNDES, G. W. FERNANDES, G. A. SANCHEZ-AZOFEIFA, and M. QUESADA. 2010. Canopy herbivory and insect herbivore diversity in a dry forest-savanna transition in Brazil. *Biotropica* 42: 112–118.

- NEVES, F. S., J. O. SILVA, G. W. FERNANDES, B. HORIZONTE, M. CLAROS, M. GERAIS, and U. DE BRAS. 2014. Insect Herbivores and Leaf Damage along Successional and Vertical Gradients in a Tropical Dry Forest. *Biotropica*. 46: 14–24.
- NIINEMETS, Ü., A. PORTSMUTH, D. TENA, TOBIAS;MARI;, S. MATESANZ, and F. VALLADARES. 2007. Do we Underestimate the Importance of Leaf Size in Plant Economics? Disproportional Scaling of Support Costs Within the Spectrum of Leaf Physiognomy. *Ann Bot.* 2: 283-303.
- NORDEN, N., R. L. CHAZDON, A. CHAO, Y. JIANG, and B. VÍLCHEZ-ALVARADO. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecol. Lett.* 12: 385–394.
- OGBURN, R. M., and E. J. EDWARDS. 2012. Quantifying succulence: a rapid , physiologically meaningful metric of plant water storage. *Plant, Cell and Environment*. 35: 1533–1542.
- OLIVEIRA, F. M. ., A. N. ANDERSEN, X. ARNAN, J. D. RIBEIRO-NETO, G. B., G. B. ARCOVERDE, and I. R. LEAL. 2019. Effects of increasing aridity and chronic anthropogenic disturbance on seed dispersal by ants in Brazilian Caatinga. *Journal of Animal Ecology*.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. ET AL. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. 3: 167–234.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., S. DÍAZ, F. VENDRAMINI, J. H. C. CORNELISSEN, D. E. GURVICH, and M. CABIDO. 2003. Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology*. 28: 642–65.
- PRIMACK, R. B. ., and E. RODRIGUES. 2011. *Biologia da Conservação*. 327.
- RIBEIRO, E. M. S., V. ARROYO-RODRIGUEZ, B. A. SANTOS, M. TABARELLI, and I. R. LEAL. 2015. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *J. Appl. Ecol.* 52: 611–620.
- RITO, K. F., V. ARROYO-RODRÍGUEZ, R. T. QUEIROZ, I. R. LEAL, and M. TABARELLI. 2017. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *J. Ecol.* 105: 828–838.
- SAMPAIO, E. & G., and K. PETER & BARACAT, A & CUTLER, DAVID & PAREYN, FRANS &

- COSTA LIMA. 2010. Tree biomass estimation in regenerating areas of tropical dry vegetation in northeast Brazil. *Forest Ecology and Management* 259: 1135–1140.
- SAMPAIO, E. V. S. B. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. In S. Bullock, H. Mooney, & E. Medina (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests*. pp. 35–63.
- SANTOS-NETO, P. 2016. Efeito de perturbações antrópicas e níveis de precipitação nas interações entre plantas e insetos herbívoros na caatinga.
- SEGURA, G., P. BALVANERA, E. DURÁN, and A. PÉREZ. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecol.* 169: 259–271.
- SFAIR, J. C., F. DE BELLO, and T. Q. DE FRANC. 2018. Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environ. Res. Lett.* 13: 025005.
- SILVA, J. M. C., and L. C. F. BARBOSA. 2017. *Impact of Human Activities on the Caatinga*. Springer (Ed.).
- SILVA, J. M. C., I. R. LEAL, and M. TABARELLI. 2017. *Caatinga: The largest Tropical Dry Forest Region in South America*.
- SILVA, J. O., U. ESTADUAL, D. M. CLAROS, U. ESTADUAL, and D. M. CLAROS. 2012. Herbivory on *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest Herbivory on *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest. *Arthropod-Plant Interactions.* 6:45–57.
- SINGH, S. P. 1998. Chronic disturbance , a principal cause of environmental. 25: 1–2.
- SIQUEIRA, F. F. S., J. RIBEIRO-NETO, M. TABARELLI, A. N. ANDERSEN, R. WIRTH, and I. R. LEAL. 2018. Human disturbance promotes herbivory by leaf-cutting ants in the Caatinga dry forest. 0: 1–10.
- SOUSA-SOUTO, L., E. D. S. SANTOS, P. M. F. G. FIGUEIREDO, A. J. SANTOS, and F. S. NEVES. 2014. Is there a bottom-up cascade on the assemblages of trees , arboreal insects and spiders in a semiarid Caatinga?. *Arthropod-Plant Interactions.* 8: 581–591.
- SOUSA, F. P., T. O. FERREIRA, E. S. MENDONC, R. E. ROMERO, and J. G. B. OLIVEIRA.

2012. Carbon and nitrogen in degraded Brazilian semi-arid soils undergoing desertification. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 148: 11–21.
- SOUZA, D. G., J. C. SFAIR, D. SOUZA, ALEXANDRE PAULA, M. FABÍOLA, K. F. RITO, and M. TABARELLI. 2019. Forest Ecology and Management Multiple drivers of aboveground biomass in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. *For. Ecol. Manage.* 435: 57–65. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.042>.
- STONER, K. E., and G. A. SÁNCHEZ-AZOFEIFA. 2009. Ecology and regeneration of tropical dry forests in the Americas: Implications for management. *For. Ecol. Manage.* 258: 903–906.
- TABARELLI, M., LEAL. I.R., SCARANO. F.R., and SILVA. J.M.C. 2017. The Future of the Caatinga. In: Silva J.M.C., Leal I.R., Tabarelli M. (eds) *Caatinga*. Springer, Cham
- TARIQ, M., D. J. WRIGHT, J. T. ROSSITER, and J. T. STALEY. 2012. Aphids in a changing world: testing the plant stress, plant vigour and pulsed stress hypotheses. *Agricultural and forest entomology*. 2: 177–185.
- WESTOBY, M., and I. J. WRIGHT. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*. 5:261–268.
- WHITE, T. C. R. 1969. An index to measure weather-induced stress of trees associated with outbreaks of psyllids in Australia. *Ecology* 50: 905–909.
- WHITE, T. C. R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*. 1: 90–105.
- WRIGHT, I. J., P. B. REICH, M. WESTOBY, D. D. ACKERLY, Z. BARUCH, F. BONGERS, J. CAVENDER-BARES, T. CHAPIN, J. H. C. CORNELISSEN, M. DIEMER, J. FLEXAS, E. GARNIER, P. K. GROOM, and J. GULIAS. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*. 12: 821–827.
- YOUNG, T. P. 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biol. Conserv.* 92: 73–83.

Tabela 1. Dados de idade, biomassa e precipitação média anual no gradiente de sucessão secundária no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE, nordeste do Brasil.

Parcela	Idade (anos)	Biomassa (t ha ⁻¹)	Precipitação anual (mm)
R1	8	5.41	869
R2	11	5.92	851
R3	14	9.84	786
R4	21	8.72	866
R5	27	14.06	900
R6	39	33.81	890
R7	41	38.55	940
R8	44	18.96	755
R9	49	16.44	897
R10	54	18.56	762
C1	150	63.61	940
C2	150	75.10	843
C3	150	48.68	903
C4	150	20.42	787

Tabela 2. Espécies de plantas lenhosas presentes no gradiente de sucessão secundária no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE, nordeste do Brasil.

Família/ Espécie	Parcelas															Total Geral
	C1	C2	C3	C4	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10		
Annonaceae																
<i>Annona leptopetala</i> (R.E.Fr.)		1	2	1								5				9
Apocynaceae																
<i>Allamanda blanchetii</i> A.DC.													1			1
<i>Aspidosperma pyriforme</i> Mart.				1												1
Asteraceae																
<i>Gochnatia oligocephala</i> (Gardner) Cabrera										4						4
Bignoniaceae																
Morfo 28														1		1
Morfo 39			2													2
Burseraceae																
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B.Gillett											1					1
Capareceae																
<i>Neocalyptocalyx longifolium</i> (Mart.) Cornejo & Iltis		5	4	2			4	3		1	1		4			24
Celastraceae																
<i>Maytenus rigida</i> Mart.								1					1			2
Erythroxylaceae																
<i>Erythroxylum revolutum</i> Mart.		1		2	1		1	2					1	1		9
Euphobiaceae																
<i>Cnidoscolus bahianus</i> (Ule) Pax & K.Hoffm.	1										1					2
<i>Cnidoscolus pubescens</i> Pohl	1						2									3
<i>Cnidoscolus</i> sp.												1				1
<i>Croton argyrophyloides</i> Muell. Arg.										5			1			6
<i>Croton heliotropiifolius</i> Kunth	6		2			5	2			5	3		6	1		30

Mirtaceae

Morfo 3		2	1	1	2	1	7
Morfo 8	2	2				1	5
Morfo 36		1					1

Nyctaginaceae

<i>Guapira graciliflora</i> (Mart. ex J.A.Schmidt) Lundell	2		7	3	2	4	1	19
--	---	--	---	---	---	---	---	----

Passifloraceae

<i>Turnera cearensis</i> Urb.			3					3
-------------------------------	--	--	---	--	--	--	--	---

Salicaceae

<i>Casearia sylvestris</i> Sv.	3					1		4
--------------------------------	---	--	--	--	--	---	--	---

Sapindaceae

<i>Allophylus quercifolius</i> (Mart.) Radlk.		1				1		2
---	--	---	--	--	--	---	--	---

Solanaceae

<i>Solanum</i> sp.						1		1
--------------------	--	--	--	--	--	---	--	---

Verbenaceae

<i>Lippia grata</i> Schauers	1							1
------------------------------	---	--	--	--	--	--	--	---

Morfo 1		2	1					3
Morfo 4		1						1
Morfo 7			1					1
Morfo 9			2					2
Morfo 11				1				1
Morfo 16					2			2
Morfo 14				1				1
Morfo 15				1				1
Morfo 13				3				3
Morfo 18						1		1
Morfo 20							1	1
Morfo 21							1	1

Morfo 22		1				1		2
Morfo 23						1		1
Morfo 24						1		1
Morfo 25		1					1	2
Morfo 6				1				1
Morfo 12					1			1
Morfo 17						1		1
Morfo 26							1	1
Morfo 27		1					2	3
Morfo 30	1							1
Morfo 31	1							1
Morfo 32	1							1
Morfo 33		1						1
Morfo 34		1						1
Morfo 35		1						1
Morfo 37		1						1
Morfo 38			1					1
Morfo 40			1					1
Morfo 42			1					1
Morfo 43				1				1
Morfo 44					1			1
								280

Tabela 3. Ocorrência das guildas de insetos herbívoros no gradiente de sucessão secundária no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE, nordeste do Brasil.

Guildas de Herbívoros		Parcelas													
		C1	C2	C3	C4	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10
Generalistas	Mastigador	x	x	x	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	Raspador	x	x	x	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Especialistas	Sugador											x			
	Minador	x	x	x						x		x		x	x
	Galhador		x	x									x	x	

LEGENDA DAS FIGURAS

Figura 1. Parcelas estabelecidas ao longo do gradiente de sucessão secundária e parcelas controle estabelecidas no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE, nordeste do Brasil.

Figura 2. Taxa de herbivoria dos indivíduos lenhosos amostrados nas parcelas estabelecidas ao longo do gradiente de sucessão secundária e parcelas controle estabelecidas no Parque Nacional do Catimbau, Buíque, PE, nordeste do Brasil com relação à biomassa (a), precipitação (b), área foliar (c), área foliar específica (d), espessura foliar (e) e conteúdo de matéria seca foliar (f).

Figura 1.

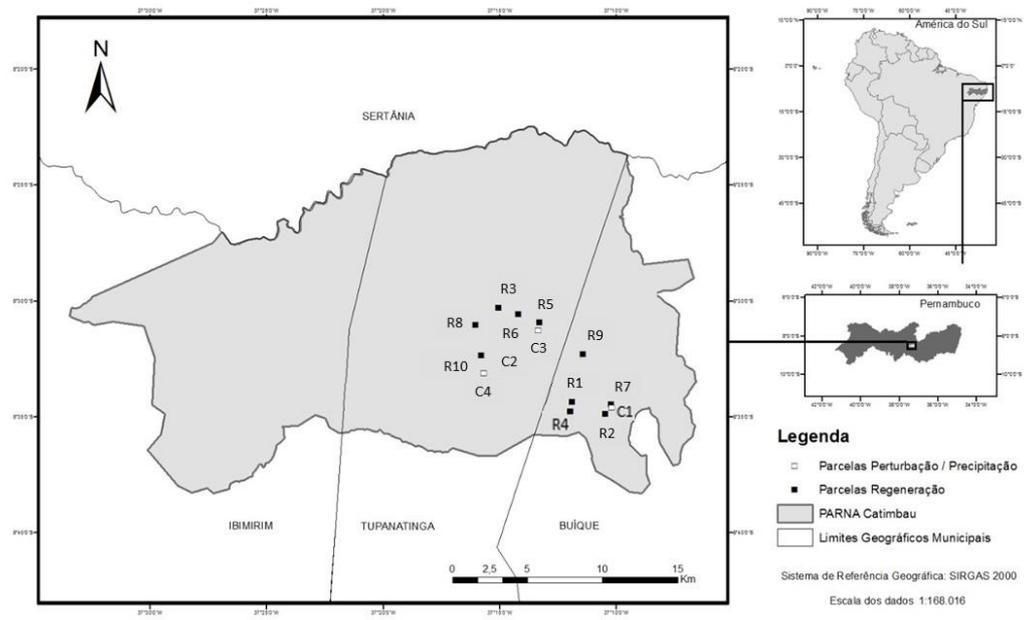
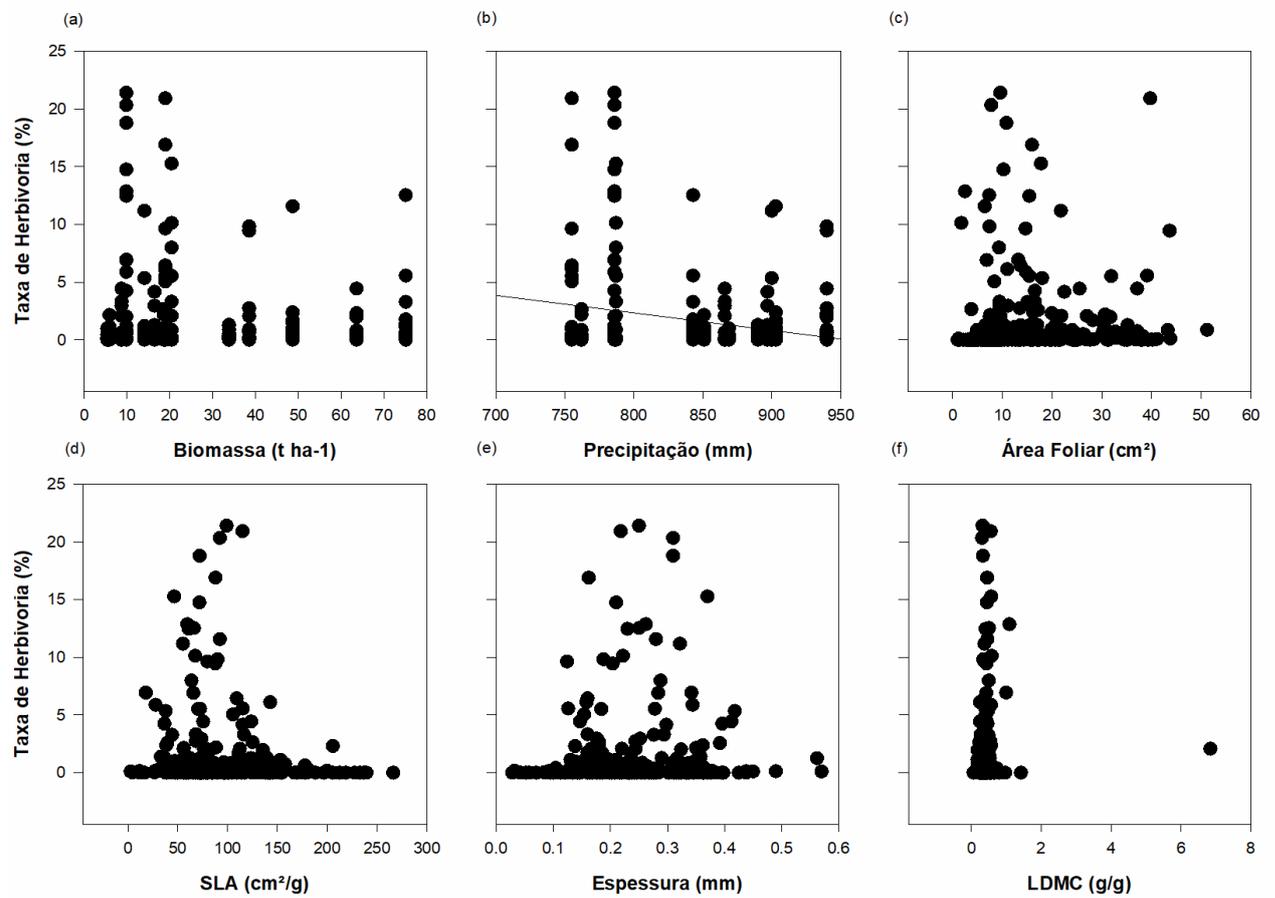


Figura 2.



4 CONCLUSÕES

Os resultados desse estudo indicam que as taxas de herbivoria de insetos não aumentam com o incremento da biomassa vegetal em resposta à sucessão secundária da floresta, nem com os atributos foliares das espécies de plantas presentes nas áreas. Contudo, a precipitação altera a taxa de herbivoria, com valores mais altos tendo sido observados em áreas mais secas. Resultados similares por outros estudos com interações planta-herbívoro (SANTOS-NETO 2016; SIQUEIRA et al., 2018). Esse padrão de efeito mais forte da precipitação que do grau de perturbação da área já foi descritos em vários estudos para comunidades de plantas (RITO et al., 2017), comunidades de formigas (ARNAN et al., 2018), bem como para interações entre plantas e formigas como dispersão de sementes (OLIVEIRA et al., 2019) e proteção anti-herbivoria de plantas com nectários extraflorais (CÂMARA et al., 2018). Esses resultados também podem indicar que áreas perturbadas de Caatinga tenham a regeneração interrompida e sejam menos resilientes para enfrentar mudanças climáticas previstas para a região (i.e. aumento de temperatura e redução de precipitação) ameaçando a provisão futura de serviços ecossistêmicos (RITO et al., 2017; TABARELLI et al. 2017; CÂMARA et al., 2018; SIQUEIRA et al 2018; OLIVEIRA et al., 2019).

REFERÊNCIAS

- ARROYO-RODRÍGUEZ, V. et al. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 2015.
- BALVANERA, P. et al. Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, v. 13, n. 2, p. 145–158, 2002. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02034.x>>.
- BARROS, M.; CIANCIARUSO, M. V.; TABARRELI, M. Regeneração Natural da Caatinga após a Agricultura: mudanças nas diversidades taxonômica, funcional e filogenética nas assembleias de plantas, 2018. .
- BARROS, M. F. et al. Soil attributes structure plant assemblages across an Atlantic forest mosaic. 2017.
- BASSET, Y. Influence of leaf traits on the spatial-distribution of arboreal arthropods within an over-story rain-forest tree. n. March 2008, 1992.
- BATTISTI, C.; POETA, G.; FANELLI, G. An Introduction to Disturbance Ecology. [s.l: s.n.]
- BATTISTI, C.; POETA, G.; FANELLI, G. An Introduction to Disturbance Ecology: A Road Map for Wildlife Management and Conservation. An Introduction to Disturbance Ecology, p. 105–109, 2016b.
- BIGGER, D.; MARVIER, M. A. How different would a world without herbivory be?: A search for generality in ecology. *Integrative Biology*, v. 1, p. 60–67, 1998. Disponível em: <[http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/\(SICI\)1520-6602\(1998\)1:2%3C60::AID-INBI4%3E3.0.CO;2-Z/abstract%5Cnhttp://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/\(SICI\)1520-6602\(1998\)1:2%3C60::AID-INBI4%3E3.0.CO;2-Z/full](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/(SICI)1520-6602(1998)1:2%3C60::AID-INBI4%3E3.0.CO;2-Z/abstract%5Cnhttp://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/(SICI)1520-6602(1998)1:2%3C60::AID-INBI4%3E3.0.CO;2-Z/full)>.
- BROWN, V. K. Insect herbivores and plant succession. *Oikos*, v. 44, n. 1, p. 17–22, 1985.
- BROWN, V. K. *Insect Herbivores , Herbivory and Plant Succession*. 1990.
- BROWN, V. K.; GANGE, A. C. Secondary plant succession : how is it modified by insect herbivory ? p. 3–13, 1992.
- CAPPUCCINO, M. N. The birch tube-maker *Acrobasis betulella* in a fragmented habitat : the importance of patch isolation and edges. p. 69–76, 1997.
- CHATURVEDI, R. K. et al. Accepted Article. p. 0–3, 2017.
- CHAZDON, R. L. et al. Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs*, v. 73, n. 3, p. 331–348, 2003.
- CHAZDON, R. L. et al. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 362, n. 1478, p. 273–289, 2007. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17255036%5Cnhttp://rstb.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rstb.2006.1990>>.
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. In: Carson, W.

- P.& Schnitzer, S. A. (eds). Tropical forest community ecology. [s.l: s.n.]
- CHAZDON, R. L. Chance and determinism in tropical forest succession. *Tropical forest community ecology*, p. 384–409, 2008b.
- CHAZDON, R. L. et al. The potential for species conservation in tropical secondary forests. *Conservation Biology*, v. 23, n. 6, p. 1406–1417, 2009.
- CHAZDON, R. L. Regeneração de florestas tropicais. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, v. 7, n. 3, p. 195–218, 2012.
- CHAZDON, R. L. *Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation*, 2014. .
- COELHO, M. et al. Herbivory among habitats on the Neotropical tree *Cnidocolobus quercifolius* Pohl. in a seasonally deciduous forest. *Brazilian Journal of Biology*, v. 72, n. 3, p. 453–457, 2012.
- COLEY, P. D AND BARONE, J. A. et al. Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. v. 27, n. 1996, p. 305–335, 1996.
- COLEY, P. D. coley1980.pdf, 1980. .
- COLEY, P. D. Herbivory and Defensive Characteristics of Tree Species in a Lowland Tropical Forest. *Ecological Monographs*, v. 53, n. 2, p. 209, 1983. Disponível em: <<http://www.esajournals.org/doi/abs/10.2307/1942495>>.
- COLEY, P. D. Resource availability and plant antiherbivore defense. v. 230, n. 7, p. 895, 1985.
- CORREA, M. M. et al. How leaf-cutting ants impact forests: Drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia*, v. 162, n. 1, p. 103–115, 2010.
- CORRÊA, M. M. et al. How leaf-cutting ants impact forests : drastic nest effects on light environment and plant assemblages. p. 103–115, 2010.
- COSTA, A. N. et al. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. *Journal of Vegetation Science*, v. 19, n. 6, p. 849–U14, 2008.
- CRAWLEY, M. J. *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. *Studies in Ecology*. v. 10, p. 615–617, 1983.
- DANTAS DE PAULA, M. et al. Herbivory Rate on Woody Species of the Caatinga and NDVI as Indicators of Plant Stress. *Revista Brasileira de Geografia Física*, v. 4, n. 5, p. 909–921, 2011.
- DENT, D. H.; DEWALT, S. J.; DENSLOW, J. S. Secondary forests of central Panama increase in similarity to old-growth forest over time in shade tolerance but not species composition. *Journal of Vegetation Science*, v. 24, n. 3, p. 530–542, 2013.
- DENT, D. H.; JOSEPH WRIGHT, S. The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. *Biological Conservation*, v. 142, n. 12, p. 2833–2843, 2009. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2009.05.035>>.
- DERROIRE, G. et al. Accepted Article and composition during secondary succession Accepted Article. 2016.
- DIRZO, R.; DOMINGUEZ, C. *Plant – Herbivore Interactions in Mesoamerican Tropical Dry Forests*. 1995.

- DOURADO, A. C. P. et al. Herbivoria e características foliares em seis espécies de plantas da Caatinga do nordeste brasileiro. p. 145–151, 2016.
- DREW, D. Processos interativos homem-meio ambiente. 7. ed. [s.l: s.n.]
- FINEGAN, B. Pattern and process In neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. n. 3, p. 793–796, 1996.
- FONSECA, M. B. et al. Leaf damage and functional traits along a successional gradient in Brazilian tropical dry forests. 2018.
- GUARIGUATA, M. R.; OSTERTAG, R. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, v. 148, n. 1–3, p. 185–206, 2001.
- HOBBS, R. J.; HUENNEKE, L. F. Disturbance , Diversity , and Invasion : Implications for Conservation. v. 6, n. 3, p. 324–337, 1992.
- HORN, H. S. The Ecology of Secondary Succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 5, n. 1, p. 25–37, 1974.
- HUNTLY, N. Herbivores and the Dynamics of Communities and Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 22, p. 477–503, 1991.
- KRUESS, A.; TSCHARNTKE, T. Habitat Fragmentation , Species Loss , and Biological-control. v. 264, n. June, p. 1581–1584, 1994.
- LAURANCE, W. F. Introduction and synthesis. v. 91, p. 101–107, 1999.
- LAURANCE, W. F. Rainforest fragmentation kills big trees. v. 404, n. April, p. 2000, 2000.
- LAURANCE, W. F. et al. Rain Forest Fragmentation and the Structure. *Ecology*, v. 82, n. 1, p. 105–116, 2001.
- LAURANCE, W. F. et al. Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments : a 22-Year Investigation. v. 16, n. 3, p. 605–618, 2002.
- LAURANCE, W. F. Habitat destruction : death by a thousand cuts. p. 73–87, 2010.
- LAURANCE, W. F.; SAYER, J.; CASSMAN, K. G. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology & Evolution*, p. 1–10, 2014.
- LEAL, I. R.; WIRTH, R.; TABARELLI, M. The Multiple Impacts of Leaf-Cutting Ants and Their Novel Ecological Role in Human-Modified Neotropical Forests. v. 0, n. 0, p. 1–13, 2014a.
- LEAL, L. C.; ANDERSEN, A. N.; LEAL, I. R. Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. *Oecologia*, v. 174, n. 1, p. 173–181, 2014b.
- LEAL, L. C.; ANDERSEN, A. N.; LEAL, I. R. Disturbance Winners or Losers? Plants Bearing Extrafloral Nectaries in Brazilian Caatinga. *Biotropica*, v. 47, n. 4, p. 468–474, 2015.
- LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, v. 40, n. 4, p. 422–431, 2008.
- 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, 2010a.

LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, v. 91, n. 2, p. 386–398, 2010b.

LEBRIJA-TREJOS, E. et al. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, v. 27, n. 05, p. 477–489, 2011.

LEVESQUE, K. R.; FORTIN, M.; MAUFFETTE, Y. Temperature and food quality effects on growth, consumption and post-ingestive utilization efficiencies of the forest tent caterpillar *Malacosoma disstria* (Lepidoptera: Lasiocampidae). p. 127–136, 2002.

LOBO, D. et al. Forest fragmentation drives Atlantic forest. p. 287–296, 2011.

LOHBECK, M. et al. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. *Ecology*, v. 96, n. 5, p. 1242–1252, 2015.

LOHBECK, M. P. et al. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *America*, v. 92, n. 11, p. 2013–2019, 2013.

MARQUIS, R. J. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*, v. 226, n. 4674, p. 537–539, 1984. Disponível em: <http://apps.webofknowledge.com/full_record.do?product=UA&search_mode=GeneralSearch&qid=4&SID=X2Cwpy5laDJjImcfIWH&page=1&doc=1>.

MARTORELL, C.; PETERS, E. M. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. v. 124, p. 199–207, 2005.

MEYER, S. T. et al. Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: Nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. *Ecological Entomology*, v. 36, n. 1, p. 14–24, 2011a.

MEYER, S. T. et al. Performance and fate of tree seedlings on and around nests of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*: Ecological filters in a fragmented forest. *Austral Ecology*, v. 36, n. 7, p. 779–790, 2011b.

MEYER, S. T. et al. Leaf-cutting ants as ecosystem engineers: Topsoil and litter perturbations around *Atta cephalotes* nests reduce nutrient availability. *Ecological Entomology*, v. 38, n. 5, p. 497–504, 2013.

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, 2014.

MURPHY, P. G.; LUGO, A. E. Ecology of tropical dry forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 17, n. 1986, p. 67–88, 1986.

NEVES, F. S. et al. Insect Herbivores and Leaf Damage along Successional and Vertical Gradients in a Tropical Dry Forest. v. 46, n. 1, p. 14–24, 2014.

NIINEMETS, Ü. et al. Do we Underestimate the Importance of Leaf Size in Plant Economics? Disproportional Scaling of Support Costs Within the Spectrum of Leaf Physiognomy. p. 283–303, 2007.

NOBLER, I.; SLATYER, R. Concepts and models of succession in vascular plant communities subject to recurrent fire, 1981. .

NORDEN, N. et al. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*, v. 12, n. 5, p. 385–394, 2009.

- OGBURN, R. M.; EDWARDS, E. J. Quantifying succulence : a rapid , physiologically meaningful metric of plant water storage. p. 1533–1542, 2012.
- OLIVEIRA, M. A.; SANTOS, A. M. M.; TABARELLI, M. Forest Ecology and Management Profound impoverishment of the large-tree stand in a hyper-fragmented landscape of the Atlantic forest. v. 256, p. 1910–1917, 2008.
- PERES, C. A.; BARLOW, J.; LAURANCE, W. F. Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests. n. xx, 2006.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. p. 167–234, 2013.
- PRICE, P. W. Resource-driven terrestrial interaction webs. p. 241–247, 2002.
- PRIMACK, R. B. ; RODRIGUES, E. *Biologia da Conservação*, 2011. .
- PULSFORD, S. A.; LINDENMAYER, D. B.; DRISCOLL, D. A. A succession of theories : purging redundancy from disturbance theory. 2014.
- 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.
- RIBEIRO-NETO, J. D. et al. Chronic anthropogenic disturbance causes homogenization of plant and ant communities in the Brazilian Caatinga. *Biodiversity and Conservation*, v. 25, n. 5, p. 943–956, 2016.
- RIBEIRO, E. M. S. et al. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology*, v. 52, n. 3, p. 611–620, 2015.
- RICHARDS, L. A.; COLEY, P. D. Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: A comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos*, v. 116, n. 1, p. 31–40, 2007.
- RITO, K. F. et al. Precipitation mediates disturbance effects Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. 2017a.
- RITO, K. F. et al. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology*, v. 105, n. 3, p. 828–838, 2017b.
- SEASTEDT, T. R.; CROSSLEY, J. D. A. Influence of on Arthropods Ecosystems. v. 34, n. 3, p. 157–161, 1984.
- SEGURA, G. et al. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology*, v. 169, n. 2, p. 259–271, 2003.
- SILVA, J. M. . et al. *Impact of Human Activities on the Caatinga*, 2017. .
- SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. *Caatinga: The largest Tropical Dry Forest Region in South America*. [s.l: s.n.]
- SINGH, S. P. Chronic disturbance , a principal cause of environmental. v. 25, n. 1, p. 1–2, 1998.
- SINGH, S. P.; BARBIER, E. B. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation*, v. 24, n. 7, p. 1–2, 1996.

- SIQUEIRA, F. F. S. et al. Human disturbance promotes herbivory by leaf-cutting ants in the Caatinga dry forest. v. 0, n. 0, p. 1–10, 2018.
- SOUZA, D. G. et al. Multiple drivers of aboveground biomass in a human-modified landscape of the Caatinga dry forest. *Forest Ecology and Management*, v. 435, p. 57–65, 2019.
- SPECHT, J. M. et al. Burning biodiversity: Fuelwood harvesting causes forest degradation in human-dominated tropical landscapes. *Global Ecology and Conservation*, v. 3, p. 200–209, 2015.
- STONER, K. E.; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A. Ecology and regeneration of tropical dry forests in the Americas: Implications for management. *Forest Ecology and Management*, v. 258, n. 6, p. 903–906, 2009.
- STOTZ, H. U.; KROYMANN, J.; MITCHELL-OLDS, T. Plant-insect interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, v. 2, n. 4, p. 268–272, 1999.
- TABARELLI, M. Tropical Biodiversity in Human-Modified Landscapes: What is our. v. 42, n. 5, p. 553–554, 2010.
- TERBORGH, J. et al. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science (New York, N.Y.)*, v. 294, n. 5548, p. 1923–1926, 2001.
- THOMAZINI, M. J.; THOMAZINI, A. P. B. W. A fragmentação florestal e a diversidade de insetos nas florestas tropicais úmidas. *Embrapa Acre*, v. 1, n. 1, p. 1–21, 2000.
- TSCHARNTKE, T. et al. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. 2012.
- URBAS, P. et al. Cutting more from cut forests: Drastic edge effects on colony density and herbivory pressure of leaf-cutting ants in Brazil. *Biotropica*, v. 39, n. 4, p. 489–495, 2007.
- URETA, C.; MARTORELL, C. Identifying the impacts of chronic anthropogenic disturbance on two threatened cacti to provide guidelines for population-dynamics restoration. *Biological Conservation*, v. 142, n. 10, p. 1992–2001, 2009.
- VAIL, S. L. et al. Recent climatic change in the world's drylands. *Synthesis*, v. 24, n. 4, p. 77–83, 1990.
- WALKER, L. R. et al. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. p. 725–736, 2010.
- WESTOBY, M.; WRIGHT, I. J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. v. 21, n. 5, 2006.
- WHITE, P. S.; PICKETT, S. T. A. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. [s.l.] ACADEMIC PRESS, INC., 1985.
- WILDI, O. Modelling succession from pasture to forest in time and space. v. 3, n. 2, p. 181–189, 2002.
- WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. v. 12, p. 821–827, 2004.
- WRIGHT, S. J. The future of tropical forests. v. 1195, p. 1–27, 2010.
- YOUNG, T. P. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation*, v. 92, n. 1, p. 73–83, 2000.

ZAMORA, R.; HODAR, J. A.; GOMEZ, J. M. Plant – Herbivore Interaction : Beyond a Binary Vision. [s.l: s.n.]

ANEXO - NORMAS DA REVISTA PARA PUBLICAÇÃO

Biotropica Manuscript Template

General Instructions on using this template: Using this template and following the guidelines below will help you in assembling your manuscript to meet *Biotropica's* format and will help us in processing your paper.

When you are ready to submit, please delete the text on this introductory page.

Submit the entire manuscript, including figures and tables, as a single Microsoft Word document (*.doc or *.docx), or equivalent for Linux. **Do NOT submit papers as pdf files.**

You can submit your paper via: <http://mc.manuscriptcentral.com/bit>. Contact the *Biotropica* Office at office@biotropica.org if you have any questions or need assistance.

MANUSCRIPT FORMAT

1. Use 8.5" x 11" page size (letter size) with a 1" margin on all sides. Align left and do not justify the right margin. Number all pages starting with the title page and include continuous line numbers.
2. Double space throughout the manuscript, including tables, figures and title legends, abstract, and literature cited
3. Use Times New Roman 12-point font throughout except in figures, for which Arial is preferred.
4. Use the abbreviations provided in Section D (below) throughout the text.
5. Assemble manuscripts in this order:
 - a. **Title page**
 - b. **Abstract (s)**
 - c. **Key words**
 - d. **Text**
 - e. **Acknowledgments**
 - f. **Data availability statement**
 - g. **Literature cited**
 - h. **Tables**
 - i. **Figure legends**
 - j. **Figures**
 - k. **Supplementary Information**

Link para as normas completa do periódico:

https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/17447429/homepage/forauthors.htm#Preparing_your_manuscript