

RUTH DE ANDRADE BAÍA

**COMO A PRESSÃO DE PREDÇÃO MODULA A HERBIVORIA EM FLORESTAS
TROPICAIS ÚMIDAS?**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Lucas Navarro Paolucci

Coorientadoras: Tatiana G. Cornelissen
Vanessa Soares Ribeiro

**VIÇOSA – MINAS GERAIS
2022**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

B152c
2022

Baía, Ruth de Andrade, 1997-

Como a pressão de predação modula a herbivoria em florestas tropicais úmidas? / Ruth de Andrade Baía. – Viçosa, MG, 2022.

1 dissertação eletrônica (21 f.): il. (algumas color.).

Orientador: Lucas Navarro Paolucci.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Geral, 2022.

Referências bibliográficas: f. 18-21.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2023.022>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Insetos predadores - Ecologia. 2. Insetos predadores - Controle. 3. Florestas tropicais. 4. Herbívoros. I. Paolucci, Lucas Navarro, 1984-. II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Geral. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. III. Título.

CDD 22. ed. 595.7

Bibliotecário(a) responsável: Bruna Silva CRB-6/2552


RUTH DE ANDRADE BAÍA

**COMO A PRESSÃO DE PREDÇÃO MODULA A HERBIVORIA EM FLORESTAS
TROPICAIS ÚMIDAS?**


Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 28 de novembro de 2022.

Assentimento:

Documento assinado digitalmente
 RUTH DE ANDRADE BAIA
Data: 24/01/2023 12:06:08-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

Ruth de Andrade Baía
Autora

Documento assinado digitalmente
 LUCAS NAVARRO PAOLUCCI
Data: 24/01/2023 15:27:40-0300
Verifique em <https://verificador.iti.br>

Lucas Navarro Paolucci
Orientador

AGRADECIMENTOS

A Deus, por me permitir viver um sonho.

Aos meus pais, Wania e Rui, por todas as formas de apoio e incentivo.

Ao meu amigo José Lucas, pois foi ele quem me enviou o edital, me incentivou a participar da seleção e me ajudou em todas as etapas do processo seletivo.

Ao meu tio e padrinho Jacks Andrade, por toda ajuda, incentivo e conversas ao longo desses dois anos de mestrado.

A todos os meus amigos, em especial ao Samuel Mazzini, que me deu abrigo em Viçosa, apoio e até me ajudou com alguns campos.

Ao meu namorado Welleson Santana, que sempre esteve me ajudando, me apoiando, me ouvindo e dividindo as minhas aflições e conquistas.

Ao meu orientador Lucas Paolucci, as minhas coorientadoras Vanessa Ribeiro e Tatiana Cornelissen e a toda equipe Ecotrop, obrigada por fornecer apoio e suporte necessário para a execução deste trabalho. Obrigada, pessoal, por toda acolhida, ajuda e orientações. Sem vocês eu não teria conseguido.

Aos especialistas Frederico Salles e Júlio Chaul, pela grande ajuda na identificação dos artrópodes.

À Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, pela oportunidade de realizar a pós-graduação.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

RESUMO

BAIA, Ruth de Andrade, M.Sc., Univerdidade Federal de Viçosa, novembro de 2022. **Como a pressão de predação modula a herbivoria em florestas tropicais úmidas?** Orientador: Lucas Navarro Paolucci. Coorientadoras: Tatiana Garabini Cornelissen e Vanessa Soares Ribeiro.

Os ataques de herbívoros podem estar diretamente ligados ao estágio de desenvolvimento das plantas. Diferentes fatores como controle topo-base, defesas químicas, físicas e biológicas afetam padrões de herbivoria em função do estágio de desenvolvimento das plantas. Sabe-se que na espécie *Siparuna guianensis*, na Floresta Atlântica, e na espécie *Betula pubescens*, na Finlândia, houve maior herbivoria em plantas jovens do que em árvores adultas, devido a uma maior pressão de predação sobre herbívoros nas adultas; contudo, ainda não se sabe se esse padrão se mantém para a comunidade vegetal. O objetivo deste trabalho foi o de investigar se a herbivoria é maior em plantas jovens do que em árvores adultas de uma comunidade vegetal de Floresta Atlântica. Testamos as seguintes hipóteses explicativas: (i) há maior defesa física nas árvores adultas do que em plantas jovens e (ii) ocorre uma maior pressão de predação sobre herbívoros por inimigos naturais nas árvores adultas do que em plantas jovens. Para isso, calculamos a incidência de herbivoria em plantas jovens e adultas. Também calculamos a área foliar específica (SLA) para medir os níveis de defesa física das plantas. Utilizamos também lagartas feitas com massinha de modelar para comparar a pressão de predação entre plantas jovens e adultas. Por fim, utilizamos um guarda-chuva entomológico e fitas adesivas (*yellow trap*) para identificar se há uma maior quantidade de inimigos naturais em árvores adultas. A intensidade de herbivoria e o SLA foram maiores em plantas jovens. Houve uma maior pressão de predação sobre herbívoros por artrópodes nas árvores adultas, apesar de termos encontrado uma maior abundância de inimigos naturais em plantas jovens. Concluimos que o controle topo-base é um dos fatores determinantes de uma maior herbivoria em plantas jovens.

Palavras-chave: Controle topo-base. Floresta Tropical. Herbivoria. Inimigos naturais.

ABSTRACT

BAIA, Ruth de Andrade, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, November 2022.
How does predation pressure modulate herbivory in humid tropical forests?
Advisor: Lucas Navarro Paolucci. Co-advisors: Tatiana Garabini Cornelissen and Vanessa Soares Ribeiro.

Herbivore attacks can be directly linked to the stage of plant development. Different factors such as top-bottom control, chemical, physical and biological defenses affect herbivory patterns as a function of plant development stage. It is known that in the species *Siparuna guianensis*, in the Atlantic Forest, and in the species *Betula pubescens*, in Finland, there was greater herbivory in young plants than in adult trees, due to a greater predation pressure on herbivores in the adults; however, it is still unknown whether this pattern is maintained for the plant community. The objective of this work was to investigate whether herbivory is greater in young plants than in adult trees in a plant community in the Atlantic Forest. We tested the following explanatory hypotheses: (i) there is greater physical defense in adult trees than in young plants and (ii) there is greater predation pressure on herbivores by natural enemies in adult trees than in young plants. For this, we calculated the incidence of herbivory in young and adult plants. We also calculated the specific leaf area (SLA) to measure the physical defense levels of the plants. We also used modeling clay caterpillars to compare the predation pressure between young and adult plants. Finally, we used an entomological umbrella and yellow trap tapes to identify if there is a greater amount of natural enemies in adult plants. The herbivory intensity and the SLA were higher in young plants. There was a greater predation pressure on herbivores by arthropods in mature trees, although we found a greater abundance of natural enemies in young plants. We conclude that top-bottom control is one of the determining factors for greater herbivory in young plants.

Keywords: Top-bottom control. Tropical Forest. Herbivory. Natural enemies.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	7
MÉTODOS.....	9
Área de estudo.....	9
Desenho experimental.....	9
Quantificação da herbivoria.....	10
Defesa física - área foliar específica (SLA).....	10
Experimento de predação (controle topo-base) e coleta de artrópodes.....	10
Análises estatísticas.....	11
RESULTADOS.....	12
DISCUSSÃO.....	15
REFERÊNCIAS.....	18

INTRODUÇÃO

Plantas e insetos constituem grupos ecológicos-chave, já que ambos são extremamente abundantes, possuem alta riqueza de espécies e biomassa (Schoonhoven et al., 2005). Interações inseto-planta envolvem mais da metade de todas as espécies terrestres (Zangerl et al., 2002), e viabilizam processos ecossistêmicos fundamentais pelos quais a energia flui através de teias tróficas (Schmitz, 2008). As plantas são a fonte primária de compostos energéticos para organismos heterotróficos, e a sua exposição à extrema diversidade e abundância de artrópodes é uma das principais forças moduladoras da evolução das plantas (Schoonhoven et al., 2005). Já os artrópodes herbívoros desempenham um papel decisivo no funcionamento dos ecossistemas porque, como espécies de nível trófico médio, são influenciados por forças topo-base e base-topo (Böhm, 2011). Em florestas tropicais, eles podem remover de 10 a 30% da área foliar total por ano (Lowman, 1985).

A herbivoria influencia fortemente na quantidade e qualidade da matéria orgânica transferida para o solo, modula a ciclagem de nutrientes, a fertilidade do solo e o sequestro de carbono (Metcalf et al., 2014). A herbivoria também modula a composição de comunidades vegetais (Kulikowski et al., 2021), exercendo forte pressão seletiva sobre as plantas e possibilitando a coexistência de espécies vegetais nas comunidades, uma vez que interfere nas dinâmicas populacionais (Dourado, 2014). A herbivoria por insetos é a principal causa de mortalidade de plântulas em florestas tropicais (Clark & Clark, 1985; Eichhorn et al., 2010), sendo um importante fator que estrutura estas comunidades (Kulikowski et al., 2021). O impacto causado pela herbivoria no crescimento vegetal depende da intensidade e frequência do ataque, do tecido consumido pelo herbívoro e da fase de desenvolvimento em que o vegetal se encontra (Crawley, 1977).

A fase de desenvolvimento do vegetal afeta padrões de herbivoria por insetos devido às mudanças em características nutricionais, mecânicas, físicas e químicas. As plantas geralmente variam na qualidade e quantidade de compostos utilizados como defesa contra herbivoria (Madeira et al., 1998). As formas de resistência de uma planta, na maioria das vezes, são de defesas químicas, físicas e biológicas, além de possuírem também o mecanismo de tolerância e as estratégias de escape (Schoonhoven et al., 2005; Lucas et al., 2000; Strauss & Agrawal, 1999; Madeira et

al., 1998). As características físicas e fisiológicas estão ligadas ao estágio de desenvolvimento do vegetal, que modulam a herbivoria (Boege, 2005) e atuam, como exemplo, conferindo resistência e dureza (Lucas et al., 2000) e alocando compostos utilizados na defesa (Madeira et al. 1998, Fürstenberg-Hägg et al., 2013), respectivamente. Além dessas características, pode haver também mecanismos indiretos que atuam sobre os herbívoros, como o controle topo-base (Boege e Marquis, 2005).

A sobrevivência e o desempenho dos insetos herbívoros na natureza são influenciados por vários fatores, abióticos e bióticos, incluindo a ação de inimigos naturais, como os parasitoides, importantes agentes reguladores das populações desses insetos (Hawkins et al. 1997, Vidal e Muphy 2018). O controle topo-base das densidades de insetos herbívoros por inimigos naturais é tido como um serviço ecológico importante (Sekercioglu, 2006), porém o efeito líquido desse controle sobre a herbivoria de plantas em florestas tropicais úmidas ainda permanece incerto.

Plantas jovens sofreram maior herbivoria do que árvores adultas, devido a uma maior pressão de predação sobre insetos herbívoros, nas espécies *Siparuna guianensis*, na Floresta Atlântica, e *Betula pubescens*, em florestas temperadas da Finlândia (Zvereva et al., 2020). Na espécie finlandesa a maior pressão de predação em árvores adultas foi causada por aves, enquanto que na espécie brasileira foi devido à maior predação por artrópodes. Essa maior predação por artrópodes nos trópicos pode estar correlacionada com o fato de que cerca de metade de todas as espécies de formigas, que são as principais predadoras de insetos nos trópicos (Zvereva et al. 2019), estão pelo menos parcialmente associadas ao dossel (Floren et al., 2014). Entretanto, não se sabe se este padrão e mecanismo explicativo se mantêm para a comunidade vegetal de florestas tropicais, ou se está ligado a fatores intrínsecos de uma espécie.

Considerando a presença extensiva de herbívoros e os danos significativos causados sobre a comunidade vegetal, entender os padrões e mecanismos causadores da herbivoria contribui com o conhecimento teórico em interações ecológicas. Destacamos também que entender esses padrões é essencial na otimização de estratégias que facilitem a regeneração natural de florestas degradadas. Este trabalho tem como objetivo investigar se há maior herbivoria em plantas jovens do que em árvores adultas em uma comunidade vegetal de Floresta

Atlântica. Testamos o possível mecanismo explicativo de que há mais defesa física nas árvores adultas do que em plantas jovens. Além disso, testamos também a hipótese de que ocorre uma maior pressão de predação sobre herbívoros por inimigos naturais nas árvores adultas do que em plantas jovens.

MÉTODOS

Área de estudo

Este estudo foi conduzido na Estação de Pesquisas, Treinamento e Educação Ambiental (EPTEA) Mata do Paraíso (Figura 1), uma reserva de Floresta Atlântica de aproximadamente 300 ha, localizada em Viçosa (20°48 S, 42°51 O), Minas Gerais, Brasil. Trata-se de um fragmento de Floresta Estacional Semidecidual Submontana secundária (Veloso et al., 1991), com temperatura média anual de 21,8 °C, e precipitação pluviométrica média anual de 1.314,2 mm (Castro et al., 1983).

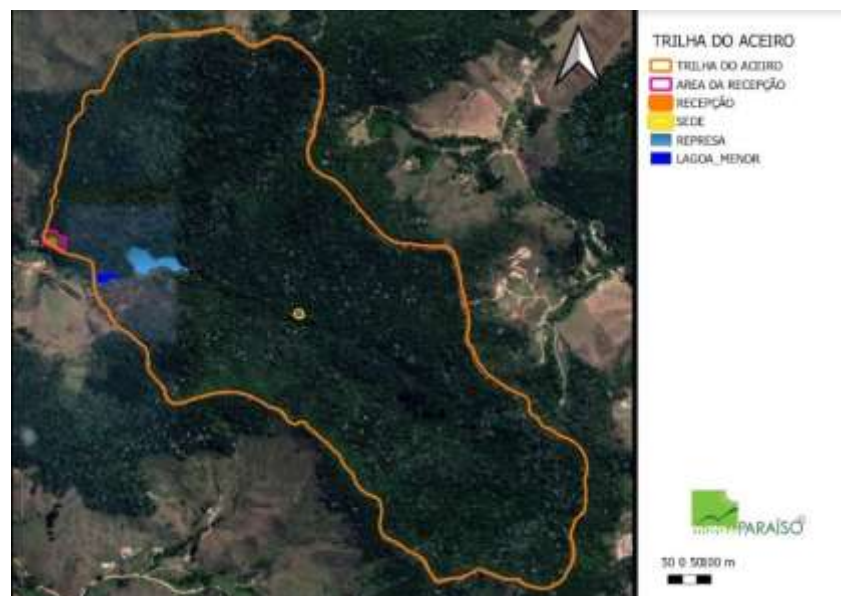


Figura 1: A poligonal em laranja é a Trilha do Aceiro que delimita a área da Mata do Paraíso, localizada na região de Viçosa, Minas Gerais, Brasil. Imagem feita por Clara Corrêa.

Desenho experimental

Analisando visualmente o tamanho, altura e traços foliares diferentes, nós selecionamos 50 árvores adultas e 50 plantas jovens sem nectários extraflorais no interior do fragmento. Os indivíduos adultos e jovens foram selecionados de forma arbitrária, nas margens da trilha e em pares. Cada par foi estabelecido a pelo menos

10 metros de distância uns dos outros, e as árvores adultas e jovens de cada par estavam a no máximo dois metros umas das outras. As árvores adultas tinham diâmetro à altura do peito (DAP) de no mínimo de 10 centímetros, e altura mínima de 2 metros. Os indivíduos jovens tinham entre 30 e 50 cm de altura.

Quantificação da herbivoria

Para testar se a herbivoria foi maior em plantas jovens do que nas árvores adultas, nós coletamos em cada árvore adulta, galhos da parte baixa da copa (~1,5 m) com total aproximado de 50 folhas, segundo o protocolo de Mendes et al. (2021). Todas as folhas dos indivíduos jovens foram coletadas - aproximadamente 10 folhas por planta. As folhas de cada indivíduo jovem e de cada planta adulta foram contadas em campo e em laboratório, respectivamente, e secas no tempo durante 14 dias com uma prensa de papelão. Logo após a secagem, cada folha foi examinada visualmente e quantificada quanto à presença de sinais causados por herbívoros.

Defesa física - área foliar específica (SLA)

Para verificar potenciais efeitos de mudanças ontogenéticas na palatabilidade da planta, medimos a área foliar específica (*Specific Leaf Area, SLA*) nas mesmas 50 plantas jovens e 50 árvores adultas (Zvereva et al., 2020). Foi utilizada uma folha já madura de cada planta, e não danificada por herbívoros. Após a secagem, cada folha foi cortada em 2 discos de 10 milímetros de diâmetro, que foram pesados em uma balança de precisão. A área foliar específica foi calculada como a média da área dos dois discos dividido pela média do seu peso.

Experimento de predação (controle topo-base) e coleta de artrópodes

Para testar se a herbivoria foi maior em plantas jovens da comunidade vegetal devido à menor pressão de predação sobre insetos herbívoros, nós colocamos em cada árvore um modelo artificial de herbívoros (lagartas) feitas com massa de modelar plastilina *Corfix®*, não tóxica, na cor verde,. As lagartas artificiais tinham entre 25-30 mm de comprimento e 4-5 mm de diâmetro, e foram construídas sobre um fio de 0,3 a 0,5 mm de diâmetro. Nos indivíduos jovens o modelo de lagarta foi afixado em um galho externo (localizados ~45 cm de altura). Nos indivíduos adultos, o modelo de lagarta foi afixado em um galho externo (localizados ~1,70 m de altura). Os modelos

foram vistoriados em nove oportunidades, em intervalos que variaram entre três e sete dias, totalizando três meses (entre novembro e janeiro de 2021). Em cada vistoria os modelos foram classificados como atacado ou não atacado, e o grupo do predador responsável foi identificado conforme Low et al. (2014). Após a análise dos ataques, a massinha foi remodelada ou substituída caso o dano fosse extenso.

Nós medimos a abundância de inimigos naturais para testar a hipótese de que uma possível menor pressão de predação sobre insetos herbívoros em plantas jovens do que em adultas é devida à menor ocorrência de artrópodes predadores nestas. Este experimento foi realizado ao final dos experimentos anteriores, e nas mesmas plantas. Primeiramente, instalamos, nas mesmas plantas, armadilhas adesivas amarelas (*yellow trap*) para amostrar os artrópodes predadores voadores, as quais foram deixadas no campo por 48 h. Após dois dias as fitas adesivas foram recolhidas e então utilizamos um guarda-chuva entomológico quadrado (75 cm × 75 cm) de tecido branco e duas hastes de metal cruzados e encaixados em cada ponta do tecido. O guarda-chuva foi colocado embaixo das mesmas 100 plantas amostradas anteriormente, e foi batido com um bastão três vezes nos ramos e folhas, fazendo com que os artrópodes caíssem sobre o guarda-chuva. Os artrópodes foram capturados e armazenados em potes plásticos, e em laboratório foram triados, separados e identificados até o menor nível possível, com auxílio de especialistas (Frederico Salles e Júlio Chaul). Os artrópodes foram classificados como inimigos naturais e não predadores

Análises estatísticas

A herbivoria foi medida pela incidência de herbivoria, na qual foi obtida pela soma do número de folhas com marcas de herbivoria dividida pelo total de folhas de cada indivíduo. A categoria de idade da planta – adulta ou jovem – foi utilizada como variável explicativa, a medida de herbivoria como variável resposta, e os pares formados por plantas jovens e adultas como fator aleatório, em Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM). Para a análise de incidência de herbivoria foi utilizada distribuição binomial.

Para a análise da área foliar específica foi utilizada como variável explicativa a fase em que se encontrava o vegetal – adulta ou jovem, e como variável resposta a

medida área foliar específica (mm^2/mg). Também foram utilizados pares formados por plantas jovens e adultas como variável aleatória.

A análise de pressão de predação foi calculada para modelos atacados por todos predadores, e separadamente por artrópodes e por aves. Para essas análises as réplicas foram cada vistoria, de modo que a variável resposta era a proporção de modelos atacados em cada visita. Em todas análises a variável explicativa foi a categoria de idade da planta – adulta ou jovem, a proporção de plantas atacadas (por todos predadores, por artrópodes ou por aves) foi a variável resposta, e o intervalo de dias entre as visitas foi usado como fator aleatório. Para todas essas análises foi utilizada distribuição binomial.

Por fim, para comparar a abundância de inimigos naturais entre as classes de idade, combinamos os dados obtidos com a fita *yellow trap* e com o batimento. Utilizamos a proporção de inimigos naturais (i.e. número de inimigos naturais dividido pelo total de artrópodes coletados) como variável resposta, as classes de idade como variável explicativa, e os pares foram formados por plantas jovens e adultas como fator aleatório. Para essa análise foi utilizada a distribuição Binomial.

RESULTADOS

A incidência de herbivoria foi maior em plantas jovens ($0,86 \pm 0,029$) do que em adultas ($0,67 \pm 0,030$); ($X^2 = (N = 50; df = 1) = 3,88, p = 0,048$, Figura 2). Nós encontramos diferença na área foliar específica entre plantas adultas e jovens $F_{1,48} = (N = 50) = 7,49, p = 0,008$, Figura 3), com uma média de $15,24 \pm 0,92 \text{ mm}^2/\text{mg}$ para árvores adultas e $20,62 \pm 1,78 \text{ mm}^2/\text{mg}$ para plantas jovens.

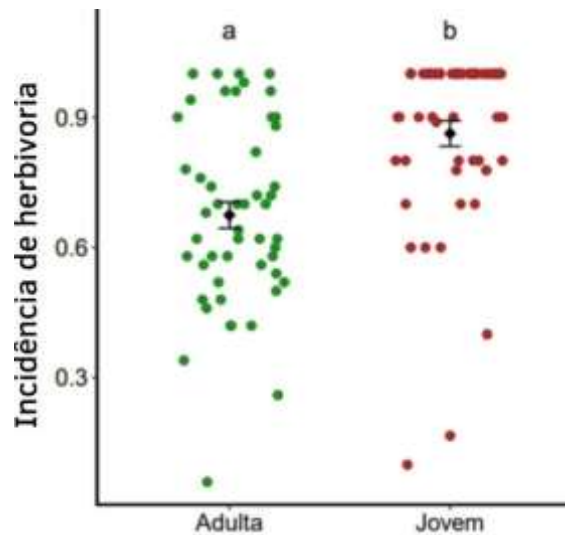


Figura 2: Incidência de herbivoria em relação ao estágio ontogenético da planta ($p = 0,048$) em um fragmento de Floresta Atlântica secundária, MG, Brasil. A incidência de herbivoria foi obtida através do número de folhas com marcas de herbivoria dividido pelo total de folhas de cada indivíduo. Os losangos pretos representam a média e as barras representam o erro padrão.

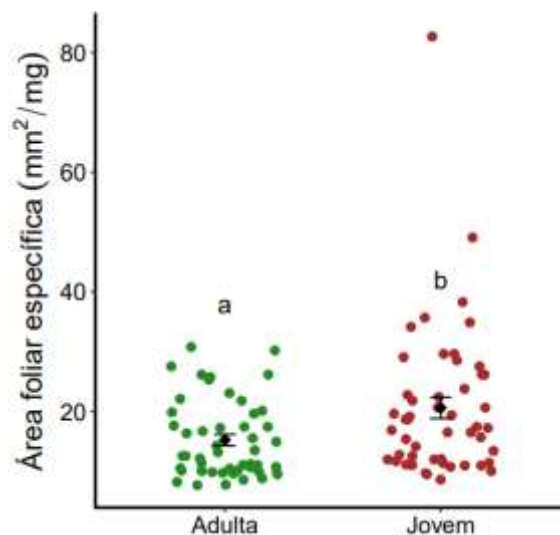


Figura 3: Área foliar específica (SLA) em relação ao estágio ontogenético da planta ($p = 0,008$) em um fragmento de Floresta Atlântica secundária, MG, Brasil. Os losangos pretos representam a média e as barras representam o erro padrão.

Todas as análises para quantificar a pressão de predação mostraram que as marcas (totais, apenas artrópodes e apenas aves) ocorreram mais frequentemente nas árvores adultas. A proporção de modelos atacados por todos predadores foi maior em árvores adultas ($\sim 0,49 \pm 0,047$) do que em jovens ($\sim 0,31 \pm 0,077$); ($X^2 = (N = 50; df = 1) = 31, p < 0,001$, Figura 4a). Encontramos também que os modelos sofreram uma maior quantidade de ataques por invertebrados do que por aves (255 e 125 ocorrências, respectivamente). A proporção de modelos atacados por invertebrados também foi maior em árvores adultas ($\sim 0,35 \pm 0,03$) do que em jovens ($0,25 \pm 0,06$;

$X^2 = N = 50$; $df = 1 = 10,20$, $p = 0,0013$, Figura 4b), assim como foi a proporção de modelos atacados por aves ($\sim 0,19 \pm 0,028$ para adultas e $0,10 \pm 0,031$ para jovens; $X^2 = N = 50$; $df = 1 = 11,57$, $p < 0,001$, Figura 4c)

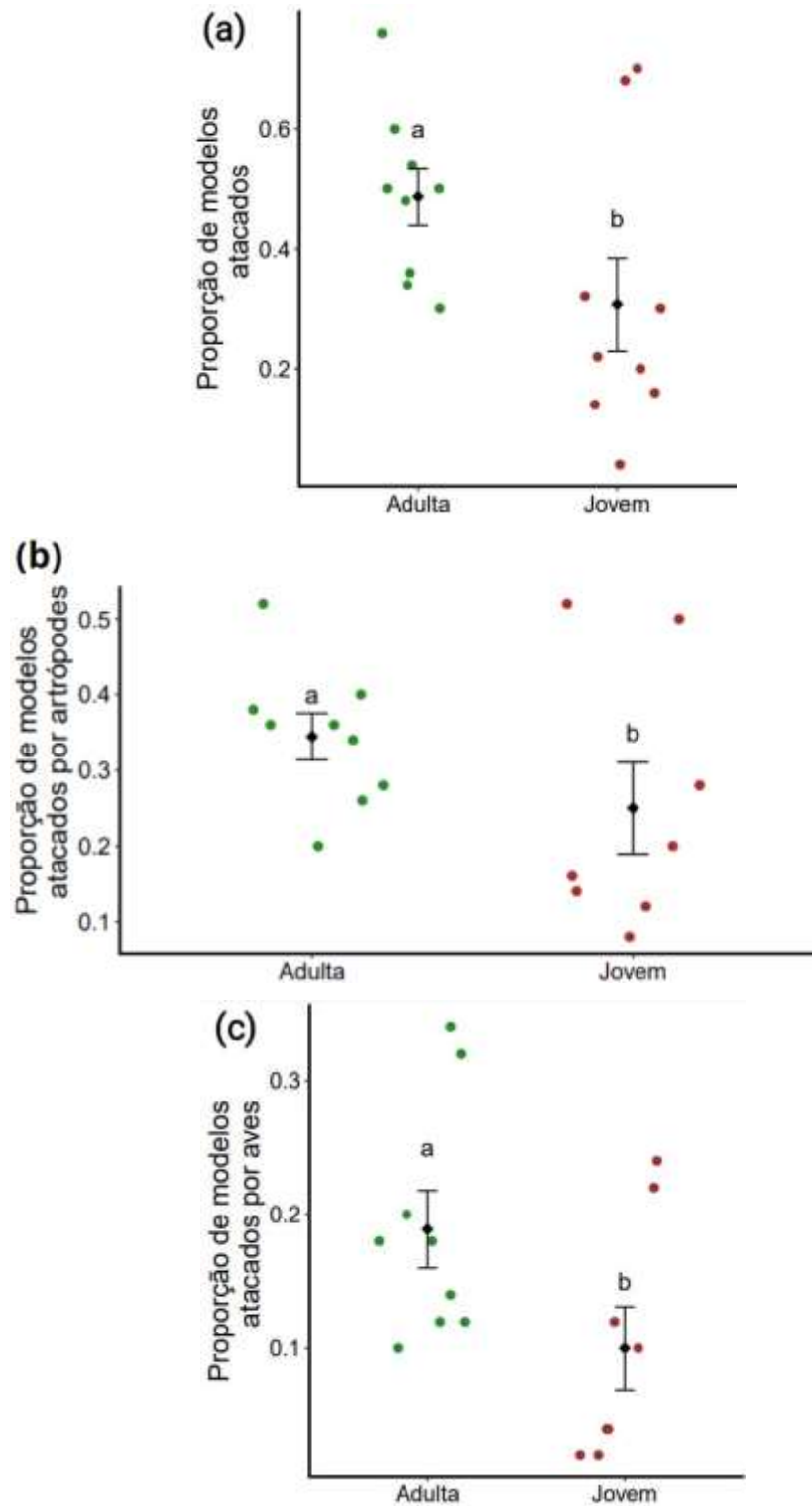


Figura 4: (a) Proporção de modelos atacados por todos predadores em relação ao estágio ontogenético da planta ($p < 0,001$). (b) Proporção de modelos atacados por artrópodes em relação ao estágio ontogenético da planta ($p < 0,05$). (c) Proporção de modelos atacado por aves em relação ao estágio

ontogenético da planta ($p < 0,001$). Cada ponto representa uma vistoria. Os losangos pretos representam a média e as barras representam o erro padrão.

Por fim, nós encontramos maior proporção de inimigos naturais nas plantas jovens ($20 \pm 2,63$) do que nas adultas ($11,32 \pm 1,05$); ($X^2 = (N = 50; df = 1) = 12,46, p < 0,001$, Figura 5).

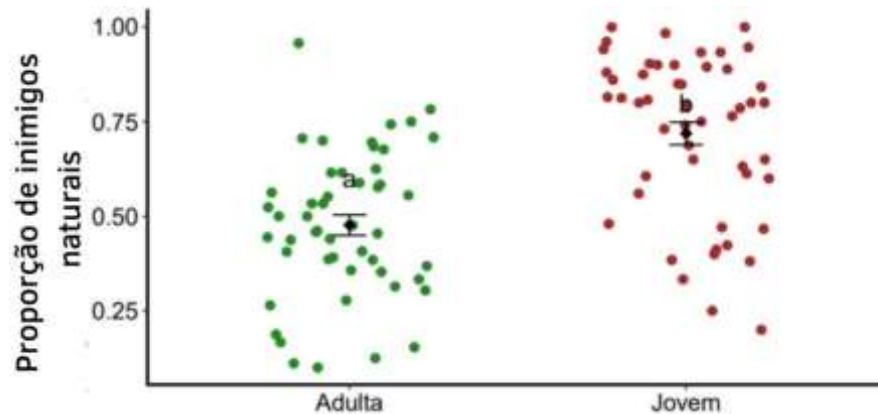


Figura 5: Proporção de inimigos naturais em relação ao estágio ontogenético da planta ($p < 0,001$). Os losangos pretos representam a média e as barras representam o erro padrão.

DISCUSSÃO

A incidência de herbivoria por insetos herbívoros foi maior em plantas jovens do que em árvores adultas. Isto pode ter ocorrido em partes pelo maior SLA de folhas jovens do que adultas. Houve também uma menor pressão de predação sobre herbívoros por artrópodes nas plantas jovens do que nas árvores adultas. Este resultado sugere que o controle topo-base pode ser um dos fatores determinantes de uma maior herbivoria em plantas jovens, podendo ser este um padrão para a comunidade vegetal tropical.

A maior incidência de herbivoria por insetos em plantas jovens do que em árvores adultas é geralmente explicada pelo aumento na alocação de recursos para defesa, aumentando a resistência das folhas com a idade das plantas (Stigel et al., 2017). Nossa hipótese de que há maior defesa física nas árvores adultas do que em jovens foi convergente com esse resultado, já que a área foliar específica foi maior em plantas jovens do que nas adultas. Dessa forma, defesas físicas podem ter contribuído para uma maior proporção de folhas danificadas por insetos herbívoros em plantas jovens.

As defesas químicas podem mudar de acordo com o crescimento das plantas (Boege e Marquis, 2005). Apesar de não termos investigado como as mudanças do desenvolvimento do vegetal afetam os compostos defensivos da comunidade vegetal estudada, sabemos que duas espécies arbóreas brasileiras apresentam maiores concentrações de sesquiterpenos – que fornece defesa anti-herbívoro (Andrade et al., 2015) – em plantas jovens do que em árvores adultas (Langenheim et al., 1986). Caso este padrão ocorra também para a maioria das espécies da comunidade estudada, podemos sugerir que estas defesas químicas não têm a mesma importância das físicas e bióticas, já que encontramos uma maior frequência de herbivoria em plantas jovens. Assim, isso reforça a importância de outros fatores no padrão de herbivoria observado, já que para outras espécies há mais defesas químicas em plantas jovens. Dessa forma, as mudanças nas propriedades físicas e químicas das folhas, de acordo com a fase do desenvolvimento do vegetal, são uns dos importantes mecanismos que contribuem para as mudanças na herbivoria em uma floresta tropical.

Contudo, além destes mecanismos já conhecidos, nós sugerimos que o controle topo-base de insetos herbívoros também tem um papel importante, porém negligenciado, já que encontramos menor pressão de predação sobre insetos herbívoros em plantas jovens do que em adultas. Esta menor pressão de predação pode ter favorecido uma maior movimentação dos herbívoros na mesma planta, aumentando a frequência de herbivoria. Este mesmo mecanismo de menor controle topo-base sobre insetos herbívoros também contribui para a maior herbivoria em árvores adultas de florestas Amazônicas queimadas em comparação a florestas intactas (Queiroz et al. 2022). Encontramos maior pressão de predação por artrópodes do que por aves, de acordo com estudos anteriores (Zvereva et al. 2020). Dentre os artrópodes coletados encontramos uma maior quantidade de formigas; isso pode estar associado ao fato de que sua abundância, diversidade e atividade são consideravelmente maiores nos trópicos (Jeanne, 1979), e de que muitas espécies são arborícolas (Floren et al., 2002). Encontramos também, quantidade considerável de vespas, que por sua vez, predam mais nas copas das árvores do que nos sub-bosques (Ulyshen, 2011).

As aves também atacaram os modelos de lagartas com mais frequência nas árvores adultas. Esse padrão pode estar relacionado com a mudança no tamanho da planta (Boege e Marquis, 2005), já que segundo a teoria do forrageamento ótimo,

espera-se que os predadores minimizem o tempo de localização das presas enquanto maximizam a ingestão de alimentos (Stephens e Krebs, 1986). Assim, mesmo quando a densidade de insetos herbívoros é semelhante em árvores adultas e juvenis, forragear dentro da copa de uma única árvore madura pode ser mais vantajoso para os predadores do que visitar várias mudas com aproximadamente o mesmo volume de folhagem (Zvereva et al., 2020).

Apesar de termos encontrado uma maior pressão de predação por artrópodes nas árvores adultas, nós encontramos uma maior proporção de inimigos naturais em plantas jovens. Esse resultado não suporta nossa hipótese de que a maior pressão de predação em árvores adultas seria devida à maior ocorrência de inimigos naturais nestas plantas. Dessa forma, sugerimos que estudos futuros investiguem o porquê da existência de uma maior pressão de predação em árvores adultas do que em plantas jovens.

Concluimos que o controle topo-base é um dos fatores determinantes de uma maior herbivoria em plantas jovens. Compreender este mecanismo é essencial para entender melhor a regeneração natural das árvores e a dinâmica das florestas, já que uma maior herbivoria pode frear a regeneração, especialmente quando ocorre mais frequentemente em plantas jovens. As diretrizes para o manejo florestal sustentável enfatizam a importância da regeneração natural (Ouden et al., 2010). Comparada às plantações de mudas, a regeneração natural tem vantagens econômicas e ecológicas consideráveis (Bürgi e Schuler, 2003), ressaltando a importância de otimizar a sobrevivência e o crescimento das mudas sob o dossel das florestas manejadas (Dekeukeleire et al., 2019). Conforme nosso estudo mostrou, os inimigos naturais são capazes de controlar, em partes, a herbivoria em uma comunidade florestal. Esse resultado suporta a importância dos serviços ecossistêmicos fornecidos pelos inimigos naturais, e a criação e otimização de estratégias de manejo florestal que promovam a alta diversidade funcional destes predadores.

REFERÊNCIAS

- ANDRADE, M. A.; CARDOSO, M. D.; GOMES M. D.; DE AZEREDO, C. M. O.; BATISTA, L. R.; SOARES, M. J.; RODRIGUES, L. M. A.; FIGUEIREDO, A. C. S (2015). **Biological activity of the essential oils from *Cinnamodendron dinisii* and *Siparuna guianensis***. Braz J Microbiol 46:189–194.
- BOEGE, K (2005). **Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage**. American Journal of Botan.
- BOEGE, K.; MARQUIS, R. J (2005). **Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants**. Trends in Ecology and Evolution, v. 20, p. 441-448.
- BÖHM, S. M.; WELLS, K.; KALKO E. K. V (2011). **Top-Down Control of Herbivory by Birds and Bats in the Canopy of Temperate Broad-Leaved Oaks (*Quercus robur*)**. PLoS ONE 6(4): e17857.
- BÜRGI, M., SCHULER, A (2003). **Driving forces of forest management - An analysis of regeneration practices in the forests of the Swiss Central Plateau during the 19th and 20th century**. For. Ecol. Manage. 176, 173–183.
- CASTRO, P., VALENTE, O., COELHO, D., & RAMALHO, R (1983). **Interceptação da chuva por mata natural secundária na região de Viçosa, MG**. Revista Árvore, 7(1), 76–89.
- CLARK, D. B., & CLARK, D. A (1884–1892). **Seedling Dynamics of a Tropical Tree: Impacts of Herbivory and Meristem Damage**. *Ecology*, 66(6).
- CRAWLEY, M. J (1997). **Plant-Herbivores Dynamics**. In: CRAWLEY, M. J. (Ed.) *Plant Ecology*. 2. ed. Oxford: Blackwell Science. p. 401-474.
- DEKEUKELEIRE, DAAN.; VAN SCHROJENSTEIN, LANTMAN. IRENE. M.; HERTZOG, LIONEL. R.; VANDEGEHUCHTE, MARTIJN. L.; STRUBBE, DIEDERIK.; VANTIEGHEM, PIETER.; MARTEL, AN.; VERHEYEN, KRIS.; BONTE, DRIES.; LENS, LUC (2019). **Avian top-down control affects invertebrate herbivory and sapling growth more strongly than overstorey species composition in temperate forest fragments**. Forest Ecology and Management, 442(), 1–9.
- DOURADO, A. C. P (2014). **Herbivoria em espécies decíduas e perenes da caatinga no Nordeste do Brasil**. Itapetinga: UESB.

- EICHHORN, M. P., NILUS, R., COMPTON, S. G., HARTLEY, S. E., & BURSLEM, D. F. R. P (2010). **Herbivory of tropical rain forest tree seedlings correlates with future mortality.** *Ecology*, 91(4), 1092–1101.
- FLOREN, A.; BIUN, A.; LINSENMAIR, K. E (2002). **Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees.** *Oecologia* 131:137–144.
- FLOREN, A., W, WETZEL.; M, STAAB (2014). **The contribution of canopy species to overall ant diversity (Hymenoptera: Formicidae) in temperate and tropical ecosystems.** p. 65-74.
- FÜRSTENBERG-HÄGG, J., ZAGROBELNY, M. & BAK, S (2013). **Plant Defense against Insect Herbivores.** *International Journal of Molecular Sciences*, 14:10242-10297.
- HAWKINS, B. A., H. V. CORNELL, AND M. E. HOCHBERG (1997). Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology* 78: 2145-2152.
- JEANNE, R. L (1979). **A latitudinal gradient in rates of ant predation.** *Ecology* 60:1211–12.
- KULIKOWSKI, A. J., ZAHAWI, R. A., & HOLL, K. D (2021). **Effects of insect herbivory on seedling mortality in restored and remnant tropical forest.** *Restoration Ecology*.
- LANGENHEIM, J. H.; CONVIS, C. L.; MACEDO, C. A.; STUBBLEBINE, W. H (1986). ***Hymenaea* and *Copaifera* leaf sesquiterpenes in relation to Lepidopteran herbivory in southeastern Brazil.** *Biochem Syst Ecol* 14:41–49.
- LOW, P. A.; SAM, K.; MCARTHUR, C.; POSA, M. R. C.; HOCHULI, D. F (2014). **Determining predator identity from attack marks left in model caterpillars: guidelines for best practice.** *Entomol Exp Appl* 152:120–126.
- LOWMAN, M.D (1985). **Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of five Australian rainforest tree species.** *Australian Journal of Ecology* 10:7-24.
- LUCAS, P. W.; TURNER, I. M.; DOMINY, N. J.; YAMASHITA, N (2000). **Mechanical defences to herbivory.** *Annals of Botany*, 86:913-920.
- MADEIRA, J. A.; RIBEIRO, K. T.; FERNANDES, G. W (1998). **Herbivory, tannins and sclerophylly in *Chamaecrista linearifolia* (Fabaceae) along an altitudinal gradient.** *Brazilian Journal of Ecology*, 2: 1-10.

- MENDES, G. M., F. A. O. SILVEIRA, C. OLIVEIRA, W. DÁTTILO, R. GUEVARA, B. RUIZ-GUERRA, M. G. BOAVENTURA, SERSHEN, S. RAMDHANI, S. S. PHARTYAL, S. P. RIBEIRO, V. D. PINTO, H. L. VASCONCELOS, R. TITO, C. C. PEREIRA, B. CARVALHO, G. M. CARVALHO, E. DEL-VAL, E. BUISSON, A. J. ARRUDA, J.-B. TOTH, F. DE O. ROQUE, A. H. SOUZA, F. BOLZAN, F. NEVES, J. KUCHENBECKER, G. R. DEMETRIO, L. SEIXAS, G. Q. ROMERO, P. M. DE Omena, J. O. SILVA, L. PAOLUCCI, E. QUEIROZ, M. K. J. OOI, C. H. MILLS, P. GERHOLD, A. MERZIN, J. C. MASSANTE, R. AGUILAR, L. M. CARBONE, R. CAMPOS, I. GOMES, G. ZORZAL, R. SOLAR, L. RAMOS, T. SOBRINHO, P. SANDERS, AND T. CORNELISSEN. 2021. **How much leaf area do insects eat? A data set of insect herbivory sampled globally with a standardized protocol.** *Ecology* 102(4):e03301. 10.1002/ecy.3301
- METCALFE, D. B.; ASNER, G. P.; MARTIN, R. E.; SILVA ESPEJO, J. E.; HUASCO, W. H.; FARFÁN AMÉZQUITA, F. F.; CARRANZA-JIMENEZ, L.; GALIANO CABRERA, D. F.; BACA, L. D.; SINCA, F.; HUARACA QUISPE, L. P.; TAYPE, I. A.; MORA, L. E.; DÁVILA, A. R.; SOLÓRZANO, M. M.; PUMA VILCA, B. L.; LAUPA ROMÁN, J. M.; GUERRA BUSTIOS, P. C.; REVILLA, N. S.; ... MALHI, Y (2014). **Herbivory makes major contributions to ecosystem carbon and nutrient cycling in tropical forests.** *Ecology Letters*, 17(3), 324–332.
- OUDEN, J., MUYS, B., MOHREN, F., VERHEYEN, K., (2010). **Bosecologie en bosbeheer, Bosecologie en bosbeheer.**
- QUEIROZ, E. A., SCHOEREDER, J. H., CORNELISSEN, T. G., BRANDO, P. M., MARACAHIPES, L., & PAOLUCCI, L. N. (2022). **Reduced predation by arthropods and higher herbivory in burned Amazonian forests.** *Biotropica*, 54, 1052–1060.
- SCHMITZ, O. J (2008). **Herbivory from Individuals to Ecosystems.** *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 133–152.
- SCHOONHOVEN, L. M.; VAN LOON, J. J. A.; DICKE, M (2005). **Insect Plant Biology.** Oxford: Oxford University Press. p. 440.
- SEKERCIOGLU, C. H. (2006). **Increasing awareness of avian ecological function.** *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 464–471.
- STEPHENS, D. W.; KREBS, J. R (1986). **Foraging theory**, 1st edn. Princeton University Press, Princeton.

- STIEGEL, S.; ENTLING, M. H.; MANTILLA-CONTRERAS, J (2017). **Reading the leaves' palm: leaf traits and herbivory along the microclimatic gradient of forest layers.** PLoS ONE 12:e0169741.
- STARUSS, S. Y. & AGRAWAL, A. A (1999). **The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory.** Trends in Ecology & Evolution 14:179-185.
- ULYSHEN, M. D (2011). **Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: implications for conservation-oriented management.** Forest Ecol Manag 261:1479–1489.
- VIDAL, M. C., AND S. M. MURPHY (2018). Bottom-up vs. top-down effects on terrestrial insect herbivores: A meta-analysis. Ecology Letters 21: 138-150.
- VELOSO, H. P., RANGEL-FILHO, A. L. R., & LIMA, J. C. A (1991). **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal.** IBGE.
- ZANGERL, A. R.; HAMILTON, J. G.; MILLER, T. J.; CROFTS, A. R.; OXBOROUGH, K.; BERENBAUM, M. R.; DE LUCIA, E. H (2002). **Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes.** Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.
- ZVEREVA, E. L.; CASTAGNEYROL, B.; CORNELISSEN, T.; FORSMAN, A.; HERNÁNDEZ-AGÜERO, J. A.; KLEMOLA, T.; PAOLUCCI, L.; POLO, V.; SALINAS, N.; THERON, K. J.; XU, G.; ZVEREV, V.; KOZLOV, M. V. (2019). **Opposite latitudinal patterns for bird and arthropod predation revealed in experiments with differently colored artificial prey.** Ecology and Evolution, 9(24), 14273–14285.
- ZVEREVA, E. L.; PAOLUCCI, L. N.; KOZLOV, M. V (2020). **Top-down factors contribute to differences in insect herbivory between saplings and mature trees in boreal and tropical forests.** Springer, v.193, n.1.
- ZVEREVA, E. L.; KOZLOV, M. V.; NIEMELÄ, P (1998). **Effects of leaf pubescence in *Salix borealis* on host-plant choice and feeding behaviour of the leaf beetle, *Melasoma lapponica*.** Entomol Exp Appl 89:297–303.