



Herbivoria e características foliares em seis espécies de plantas da Caatinga do nordeste brasileiro

Ana Carla Pereira Dourado¹, Raymundo José de Sá-Neto^{1,2},
Simone Andrade Gualberto^{1,3} e Michele Martins Corrêa^{1,2*}

Recebido: 25 de outubro de 2014 Recebido após revisão: 28 de maio de 2015 Aceito: 18 de julho de 2016
Disponível on-line em <http://www.ufrgs.br/scerbio/ojs/index.php/rbb/article/view/3201>

RESUMO: (Herbivoria e características foliares em seis espécies de plantas da Caatinga do nordeste brasileiro). Neste estudo, nós avaliamos a intensidade de herbivoria nas espécies *Handroanthus spongiosus*, *Tabebuia roseoalba*, *Dalbergia cearensis*, *Pterocarpus ternatus*, *Eugenia pistaciifolia* e *Eugenia rigida* em áreas de Caatinga no sudoeste da Bahia, nordeste brasileiro. Adicionalmente, nós identificamos características foliares das seis espécies que podem ser utilizadas como defesa contra herbívoros, como a presença de compostos secundários (presença e ausência de alcaloides, saponinas e flavonoides), defesas físicas (dureza foliar, presença e ausência de tricomas e espinhos) e o padrão de longevidade foliar. A herbivoria foi avaliada de janeiro a maio de 2013 em folhas de 20 indivíduos de cada espécie com o uso do índice de Dirzo & Dominguez. Todos os indivíduos também foram acompanhados durante 12 meses para a identificação da longevidade foliar, sendo as espécies posteriormente classificadas como decíduas ou perenes. Houve diferença entre a intensidade de herbivoria e dureza foliar entre as espécies. A intensidade de herbivoria foi maior em *P. ternatus*. *Eugenia pistaciifolia* e *E. rigida* apresentaram os maiores valores de dureza foliar e os menores de intensidade de herbivoria. As espécies de *Eugenia* foram classificadas como perenes, enquanto as demais espécies foram classificadas como decíduas. A análise de compostos secundários detectou a presença de alcaloides e saponinas em todas as espécies estudadas. Nossos resultados indicam que a presença de defesas mecânicas parece ser mais efetiva contra herbivoria do que a de defesas químicas, e que a intensidade de herbivoria em espécies decíduas é semelhante ao descrito para outras florestas secas no mundo.

Palavras-chave: Interação planta-animal, defesas de plantas, defesa mecânica, defesa química, floresta seca.

ABSTRACT: (Herbivory and leaf traits in six Caatinga plant species from Northeastern Brazil). We evaluated the herbivory intensity on species *Handroanthus spongiosus*, *Tabebuia roseoalba*, *Dalbergia cearensis*, *Pterocarpus ternatus*, *Eugenia pistaciifolia*, and *Eugenia rigida* occurring in the semi-arid Caatinga vegetation of Southwestern Bahia State, Northeastern Brazil. Additionally, we investigated leaf traits that can protect plants against herbivores, such as secondary compounds (presence/absence of alkaloids, saponins, and flavonoids), physical defenses (leaf hardness and presence/absence of trichomes and thorns), and leaf longevity. From January to May 2013, leaves from 20 individuals of each species were collected and their respective herbivory intensities were measured using Dirzo & Dominguez's herbivory index. The same individuals were also followed monthly for determination of leaf longevity, and species were then classified as deciduous or perennial. Herbivory intensity and leaf hardness were significantly different among species. Herbivory intensity was higher in *P. ternatus*. The highest leaf hardness values and the lowest herbivory intensity values were found in *E. pistaciifolia* and *E. rigida*. Both *Eugenia* species were classified as perennial, while the other four species were classified as deciduous. Alkaloids and saponins were found in all studied species. Our results indicate that the presence of mechanical defenses is more effective against herbivores than the presence of chemical ones. The herbivory intensity in deciduous species from the Brazilian Caatinga is similar to that which is reported to other dry forests in the world.

Keywords: Plant-animal interactions, plant defenses, mechanical defense, chemical defense, dry forest.

INTRODUÇÃO

Para a planta, a perda de tecido vegetal durante a herbivoria pode interferir em processos metabólicos e fisiológicos fundamentais, afetando assim o crescimento, sobrevivência e reprodução, bem como modificar a dinâmica de competição entre as espécies (Lucas *et al.* 2000, Schoonhoven *et al.* 2005, Fürstenberg-Hägg *et al.* 2013). A habilidade das plantas resistirem aos danos causados pela herbivoria envolve a utilização de defesas mecânicas, químicas e tolerância, baseadas em sua mor-

fologia e fisiologia (Lucas *et al.* 2000, Schoonhoven *et al.* 2005, Kost *et al.* 2011, Fürstenberg-Hägg *et al.* 2013). As defesas mecânicas conferem resistência e dureza às plantas e agem como estratégia para deter o contato dos herbívoros com as partes atacadas (Lucas *et al.* 2000). Podem ser microtexturas ou apêndices unicelulares ou multicelulares da epiderme da superfície foliar, como espinhos, pelos e tricomas (Lucas *et al.* 2000, Schoonhoven *et al.* 2005, Fürstenberg-Hägg *et al.* 2013).

As defesas químicas ou aleloquímicos são compostos

1. Programa de Pós Graduação em Ciências Ambientais, Centro de Ensino Pesquisa e Extensão Socioambiental, Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB). BR 415, km 03, s/n, CEP 45700-000, Itapetinga, BA, Brasil.

2. Laboratório de Biodiversidade do Semiárido, Departamento de Ciências Naturais, UESB. Estrada do Bem Querer, Km 04, CEP 45083-900, Vitória da Conquista, BA, Brasil.

3. Laboratório de Produtos Naturais-LAPRON, Departamento de Ciências Exatas e Naturais, UESB. BR 415, km 03, CEP 45700-000, Itapetinga, BA, Brasil.

*Autor para contato. E-mail: mcorrea@uesb.edu.br

que possuem pouca função no metabolismo primário e afetam o crescimento, saúde, comportamento ou a biologia populacional dos herbívoros e outras espécies (Schoonhoven *et al.* 2005, Aoyama & Labinas 2012, Fürstenberg-Hägg *et al.* 2013, Leal *et al.* 2014). Esses compostos, como taninos, terpenoides e alcaloides (Madeira *et al.* 1998, Mumm *et al.* 2008) reduzem o valor nutricional dos recursos vegetais afetando a palatabilidade para os herbívoros ou agem como repelentes naturais e podem restringir ou mesmo impedir o consumo das partes vegetais (Coley & Barone 1996, Fürstenberg-Hägg *et al.* 2013).

Plantas geralmente variam na qualidade e quantidade de compostos utilizados como defesa contra herbivoria (Madeira *et al.* 1998, Schoonhoven *et al.* 2005, Dirzo & Boege 2008, Aoyama & Labinas 2012, Fürstenberg-Hägg *et al.* 2013). Plantas perenes, por exemplo, investem em compostos químicos caros energeticamente e de efeito dose-dependente como os taninos (Aerts 1995). Por outro lado, as plantas decíduas mantêm um investimento baixo em defesas de efeito tóxico, como os alcalóides (Aerts 1995) o que resulta em altas taxas de herbivoria, em média até 2,8 vezes maior do que em espécies perenes (Dirzo & Boege 2008).

Estudos sobre herbivoria nos trópicos são mais frequentes em ambientes úmidos (Braga *et al.* 2007, Magalhães *et al.* 2012). Para a Caatinga, único ecossistema semiárido cujos limites estão restritos ao território brasileiro, trabalhos sobre os padrões de herbivoria são escassos (Paula *et al.* 2011, Coelho *et al.* 2012, Oliveira *et al.* 2012, Ribeiro *et al.* 2013). Como este tipo de estudo é importante para o conhecimento sobre a influência de interações biológicas na regeneração e sobrevivência de espécies no ambiente (Bianchini & Santos 2005), o objetivo deste trabalho foi verificar a intensidade de herbivoria de seis espécies vegetais na Caatinga e caracterizar aspectos foliares que podem ser associados como defesas contra herbivoria, como defesas físicas, químicas e padrão de deciduidade.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na Floresta Nacional Contendas do Sincorá (FLONA) e em suas áreas de amortecimento. A FLONA possui uma área de 10928,02 ha, está localizada no município de Contendas do Sincorá, sudoeste da Bahia (Brasil 2006), entre os paralelos 13° 46' e 14° 0' S e meridianos 41° 03' e 41° 10' O.

A região possui altitude variando de 300 a 400m, clima semiárido, com temperatura média anual de 23 °C, e umidade relativa do ar variando de 20 a 40% com maior precipitação entre os meses de novembro e abril (Lima & Lima 1998, Brasil 2006). A vegetação é decidual e xerófila e a matriz predominante da região é de caatinga arbustiva, vegetação constituída por alta densidade de arbustos e por poucas árvores lenhosas com cerca de 12 m de altura, enquanto a vegetação arbórea é restrita apenas

às regiões de mata ciliar e em baixa densidade (Brasil 2006). De acordo com Lima & Lima (1998), as famílias mais frequentes na região são Fabaceae e Euphorbiaceae.

Herbivoria

Para o estudo foram selecionadas espécies que possuísem no mínimo 20 indivíduos com DAP e altura semelhantes na área estudada. As espécies que possuíam esse critério foram: *Handroanthus spongiosus* (Rizzini) S. O. Grose (DAP: 30,0 ± 2,0 cm e altura: 4,6 ± 0,6 m), *Tabebuia roseoalba* (Ridl.) Sandwith (DAP: 28,3 ± 1,5 cm e altura: 5,0 ± 1,0 m), *Dalbergia cearensis* Ducke (DAP: 29,6 ± 1,5 cm e altura: 4,3 ± 0,6 m), *Pterocarpus ternatus* Poir. (DAP: 35,3 ± 2,5 cm e altura: 4,6 ± 1,2 m), *Eugenia pistaciifolia* DC. (DAP: 17,6 ± 2,0 cm e altura: 1,6 ± 0,3 m) e *Eugenia rigida* DC. (DAP: 1,6 ± 2,5 cm e altura: 1,8 ± 0,3 m).

A herbivoria foi avaliada em 30 folhas coletadas aleatoriamente de cada indivíduo mensalmente, durante os meses de janeiro a maio de 2013. As folhas coletadas foram avaliadas quanto a intensidade de herbivoria utilizando-se o índice de Dirzo & Dominguez (1995). Para isso, a área foliar consumida (AFC) de cada folha foi classificada entre seis categorias: 0 (AFC = 0%); 1 (0% < AFC ≤ 6%); 2 (6% < AFC ≤ 12%); 3 (12% < AFC ≤ 25%); 4 (25% < AFC ≤ 50%); 5 (50% < AFC ≤ 100%) (Dirzo & Dominguez 1995). A partir das frequências observadas em cada uma das categorias, foram calculados o índice de herbivoria (IH) para cada espécie, utilizando-se a fórmula: $IH = (\sum ni \cdot i) / N$, onde *i*: corresponde à categoria de área foliar consumida, *ni*: corresponde ao número de folhas na categoria *i* e *N*: corresponde ao número total de folhas daquela espécie. Os valores do índice variam de 0 (baixa herbivoria) a 5 (alta herbivoria).

Deciduidade

Todos os indivíduos foram acompanhados quanto à presença e ausência de folhas durante o período de janeiro a dezembro de 2013. Após 12 meses de coleta de dados, as espécies foram classificadas em perenes e decíduas. Perenes foram consideradas as espécies que não perdem suas folhas de maneira concentrada na estação seca, enquanto que as decíduas foram consideradas espécies que apresentam padrão contrário a este, ou seja, perdem folhas de maneira concentrada nos meses mais secos do ano e possuem longevidade foliar de seis a nove meses (Marin & Medina 1981, Barbosa *et al.* 2003).

Defesas mecânicas

As características físicas das espécies consideradas como defesas mecânicas contra herbivoria em nosso estudo foram a presença de tricomas, espinhos e análise da dureza foliar. Essas características foram avaliadas em outras 10 folhas coletadas aleatoriamente de todos os indivíduos das espécies estudadas. A presença de tricomas e espinhos foi registrada com o auxílio de microscópio estereoscópio. As medidas de dureza foliar foram realizadas com o auxílio de Penetrômetro, que indicou a

Tabela 1. Herbivoria e dureza foliar (média \pm desvio padrão e N = 20) para seis espécies de plantas da Caatinga do sudoeste baiano, nordeste do Brasil.

Família	Espécie	Nome regional	Índice de herbivoria	Dureza foliar (kg/cm ²)
Bignoniaceae	<i>Handroanthus spongiosus</i>	Pau d'arco	1,14 (\pm 0,47)	0,37 (\pm 0,11)
	<i>Tabebuia roseoalba</i>	Caraíba	1,23 (\pm 0,56)	0,27 (\pm 0,13)
Fabaceae	<i>Dalbergia cearensis</i>	Bastião de arruda	0,99 (\pm 0,71)	0,39 (\pm 0,23)
	<i>Pterocarpus ternatus</i>	Pau-sangue	1,64 (\pm 0,58)	1,00 (\pm 0,36)
Myrtaceae	<i>Eugenia pistaciifolia</i>	Cambuí	0,47 (\pm 0,32)	1,32 (\pm 0,49)
	<i>Eugenia rigida</i>	Jabutí, Guardião de orvalho	0,42 (\pm 0,28)	1,28 (\pm 0,42)

pressão necessária para perfuração de um círculo com 8 mm de diâmetro na lâmina foliar.

Defesas químicas

Considerando que o metabolismo secundário vegetal origina compostos que não possuem uma distribuição universal, já que não são necessários para todas as espécies, e dada a ausência de dados na literatura sobre os aleloquímicos presentes para a maioria das espécies da Caatinga (Gobbo-Neto & Lopes 2007), foram realizadas análises fitoquímicas qualitativas em folhas de todas as espécies estudadas. Para isso, foram coletadas folhas de cada espécie, as quais foram secas em estufa de circulação de ar a 40 °C durante 24 horas, moídas em moinho de facas e, em seguida, extraídas por percolação exaustiva com solução hidroetanólica a 70%. Posteriormente, o solvente foi eliminado em rotaevaporador para a obtenção dos extratos etanólicos das espécies. Para a realização da prospecção química qualitativa, visando a identificação dos metabólitos secundários presentes nas espécies, foram feitos testes *in vitro*, para diferentes classes de compostos orgânicos, como alcaloides, flavonoides, cumarinas, saponinas, derivados antracênicos e outros, seguindo a metodologia descrita por Matos (1997). Os resultados foram avaliados visualmente e classificados

em positivo ou negativo de acordo com cada reação.

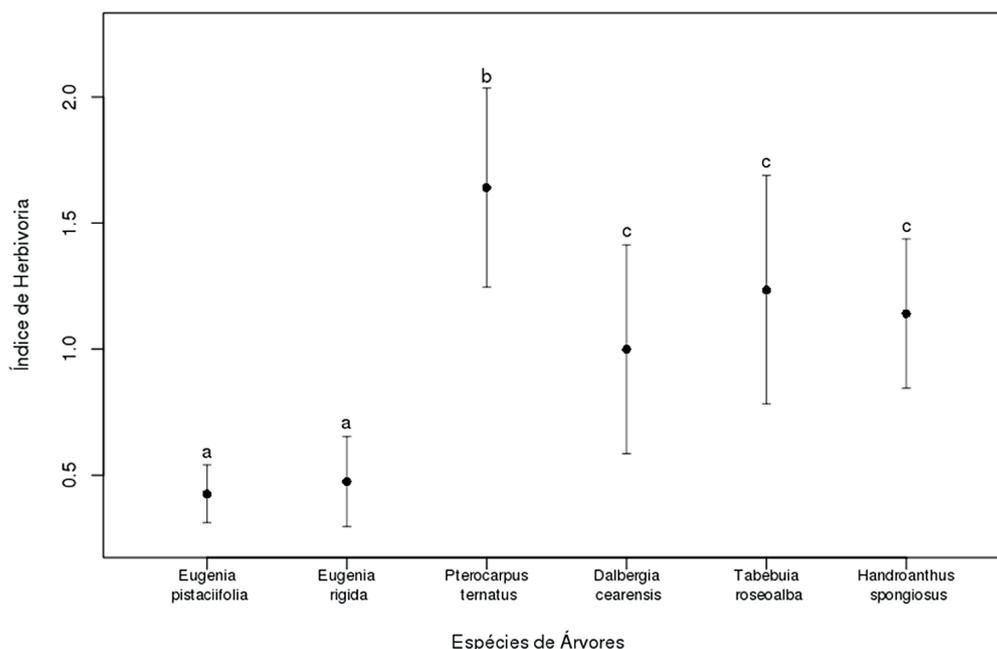
Análise de dados

Os dados de herbivoria foram analisados com o teste ANOVA para medidas repetidas e a dureza foliar com ANOVA para amostras independentes, para as duas análises foi realizado um teste a posteriori de Tukey. Os dados de dureza foliar foram transformados em logaritmo natural. Todos os testes foram realizados com uma significância de 5% e no software R, versão 3.1.1 (R Core Team 2014).

RESULTADOS

A herbivoria média nas espécies de plantas de Caatinga estudadas foi de 0,98 (\pm 0,42). A intensidade de herbivoria variou entre as espécies (Tab. 1) e esta variação apresentou diferença ($F = 39,37$; $gl = 5$ e 114 ; $p < 0,001$). *P. ternatus* apresentou os maiores valores de herbivoria e as duas espécies de *Eugenia*, os menores (Fig. 1).

A abscisão foliar mensal das espécies estudadas ocorreu gradativamente durante os 12 meses em *H. spongiosus*, *T. roseoalba*, *D. cearensis* e *P. ternatus*, sendo, portanto, classificadas como espécies decíduas. No mês de outubro de 2013 nenhum indivíduo destas

**Figura 1.** Índice de herbivoria (média \pm d.p. e N = 20) de Dirzo e Domingues (1995) para seis espécies de plantas de Caatinga para o período de janeiro a maio de 2013. Letras diferentes significam resultados estatisticamente significativos.

espécies apresentava folhas (Fig. 2A-D). As espécies *E. pistaciifolia* e *E. rigida* não perderam totalmente as folhas no período de estudo e foram classificadas como perenes (Fig. 2E-F). No mês de novembro, cerca de um mês após o início das chuvas na região, todos os indivíduos das espécies decíduas apresentaram folhas novamente.

Tricomas foram encontrados apenas na espécie *H. spongiosus*, enquanto espinhos não foram encontrados em nenhuma espécie. A dureza foliar foi diferente entre as espécies ($F = 77,34$; $gl = 5$ e 111 ; $p < 0,001$; Fig. 3). As duas espécies de *Eugenia* e *P. ternatus* apresentaram maiores valores de dureza foliar, enquanto que *D. cearensis* apresentou valores intermediários comparados às duas espécies de Bignoniaceae (Fig. 3).

Alcaloides e saponinas foram os compostos secundários encontrados em todas as espécies estudadas. Contudo, flavonoides foram encontrados apenas em *H. spongiosus*, *D. cearensis*, *P. ternatus* e *E. rigida*.

DISCUSSÃO

Nosso estudo demonstrou que a herbivoria nas espécies estudadas foi baixa. Esse resultado provavelmente é reflexo de mecanismos adequados de defesas contra herbívoros presentes nestas espécies. Para evitar ou di-

minuir a herbivoria, as plantas desenvolveram diversos tipos de estratégias, como defesas químicas, troca foliar e defesas físicas (Coley & Barone 1996, Lucas *et al.* 2000, Schoonhoven *et al.* 2005).

Como todas as espécies apresentaram alcaloides e saponinas, e mesmo as que possuíam flavonoides tiveram diferentes intensidades de herbivoria, podemos supor duas hipóteses para justificar esses resultados: 1) que os compostos secundários encontrados nas plantas em nosso estudo afetam apenas herbívoros que não são tolerantes a esses aleloquímicos, ou 2) não estejam envolvidos com a defesa contra herbivoria.

A primeira hipótese pode ser verdadeira se considerarmos que os aleloquímicos presentes nas espécies estudadas podem estar afetando apenas herbívoros que não possuem mecanismos fisiológicos para evitar os efeitos prejudiciais desses compostos (Schoonhoven *et al.* 2005). As adaptações dos herbívoros aos compostos secundários das plantas que consomem podem envolver, por exemplo, a excreção ou a neutralização destes químicos antes que alcancem níveis farmacologicamente ativos em seu organismo (Schoonhoven *et al.* 2005). Contudo, como a herbivoria interfere no fitness, as plantas desenvolvem contra-estratégias para reduzir os danos

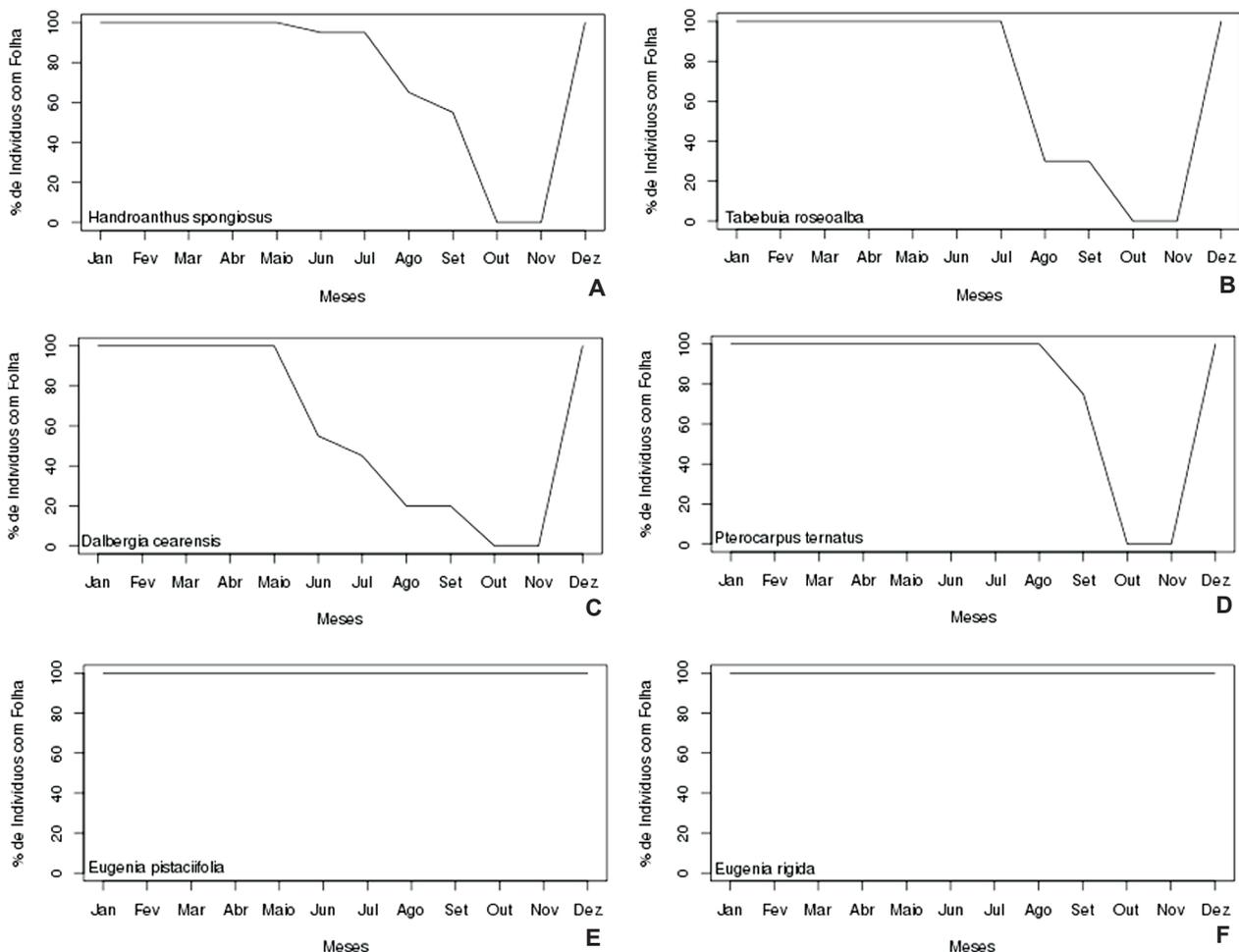


Figura 2. Representação da presença e ausência (média) de folhas em 20 indivíduos de seis espécies de plantas de Caatinga no período de janeiro a dezembro de 2013. A, *H. spongiosus*; B, *T. roseoalba*; C, *D. cearensis*; D, *P. ternatus*; E, *E. pistaciifolia*; F, *E. rigida*.

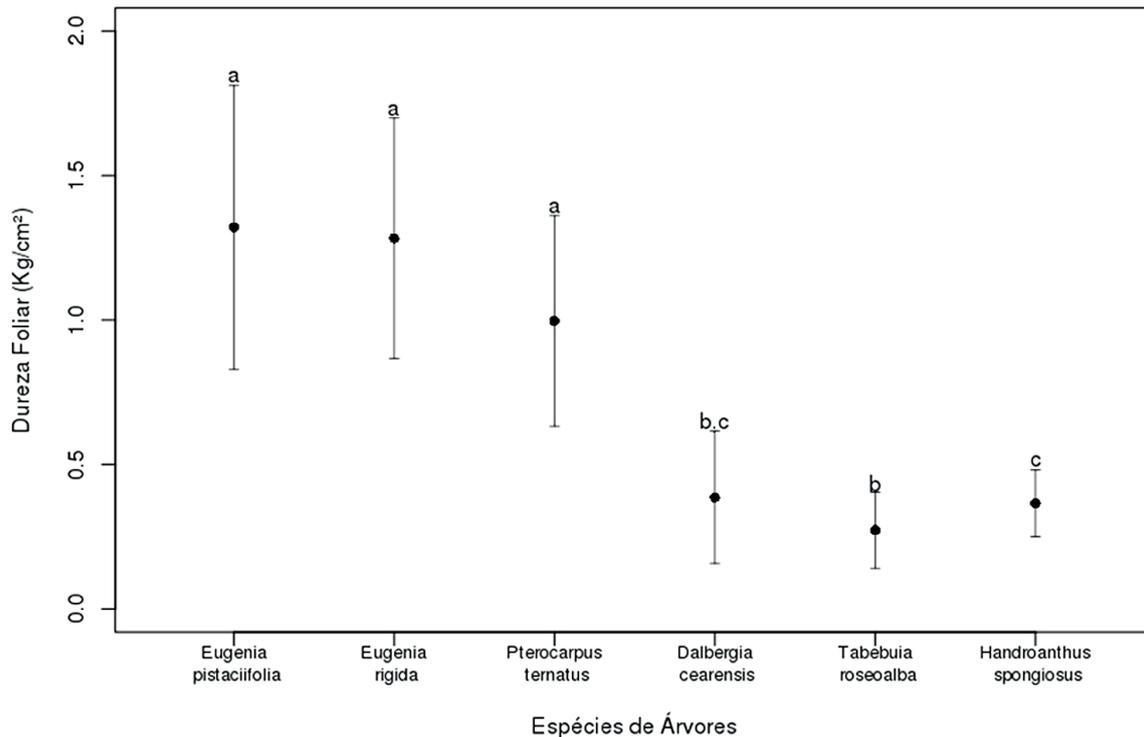


Figura 3. Média e desvio padrão da dureza foliar (kg/cm²) de seis espécies de plantas de Caatinga. Letras diferentes significam resultados significativos.

causados pelos herbívoros, e esta dinâmica, semelhante a uma corrida armamentista, é esperada para a coevolução entre plantas e herbívoros como sugerido pela hipótese da Rainha Vermelha (Red Queen Hypothesis) proposta por Van Valen (1973).

Por outro lado, a segunda hipótese também pode ser verdadeira uma vez que nem todos os compostos do metabolismo secundário vegetal são utilizados como defesa anti-herbívoro. Por exemplo, a presença de alcaloides e flavonoides em plantas pode apresentar função de camada protetora contra raios UV (Couto 1998, Aoyama & Labinas 2012) e saponinas podem ser utilizadas como antibiótico (Aoyama & Labinas 2012, Fürstenberg-Hägg *et al.* 2013). Compostos secundários também podem ser utilizados como atrativos para polinizadores (Carvalho *et al.* 2004, Fürstenberg-Hägg *et al.* 2013), a exemplo dos flavonoides, principais agentes cromóforos utilizados para colorir a estrutura floral (Couto *et al.* 1998), ou dos terpenoides, cuja emissão volátil confere odor às flores (Stefanello *et al.* 2006).

Se os compostos secundários das plantas estudadas não estão atuando como defesa contra herbívoros, a baixa taxa de herbivoria observada pode ser resultado de estratégias como abscisão foliar, que não afeta a performance ou preferência do herbívoro, mas permite que a planta minimize os efeitos da perda de tecidos foliares (Howe & Schaller 2008). A abscisão foliar tem sido reconhecida como uma importante estratégia como defesa contra herbivoria e é comum em espécies decíduas, uma vez que representa uma adaptação vegetativa para diminuir a perda de água, carbono e nutrientes (Karban

2007) e aumenta a sobrevivência dos indivíduos em períodos com condições desfavoráveis (Reich & Borchert 1984, Mohr & Schopfer 1995). Neste contexto, a perda de tecido foliar seria compensada pela produção de biomassa para compensar aquela perdida por herbivoria (sobrecompensação) (Schoonhoven *et al.* 2005, Aoyama & Labinas 2012).

Quanto as defesas físicas, a presença de tricomas e espinhos também não parecem interferir no consumo das plantas estudadas pelos herbívoros, uma vez que as duas espécies com maior e menor herbivoria não apresentaram essas estruturas. No entanto, as duas espécies com menor herbivoria apresentaram as maiores médias de dureza foliar. Dessa forma, é possível supor que, a principal defesa física contra herbivoria para as espécies estudadas seja o aumento da esclerofilia. Uma maior dureza foliar em plantas, ou seja, maior deposição cuticular celular, altera a textura das folhas, tornando-as mais rígidas e dificulta a penetração dos aparelhos bucais bem como a digestão por herbívoros (Lucas *et al.* 2000, Angelo & Dalmolin 2007). Adicionalmente, fecha possíveis portas de entradas para patógenos e é uma importante estratégia para diminuir a evapotranspiração em períodos de estresse hídrico (Lucas *et al.* 2000, Schoonhoven *et al.* 2005; Angelo & Dalmolin 2007, Fürstenberg-Hägg *et al.* 2013). Em florestas tropicais secas, a dureza foliar de espécies perenes é geralmente duas vezes maior do que a de espécies decíduas (Dirzo & Boege 2008).

Das espécies estudadas, apenas duas possuíam registro sobre deciduidade. *D. cearensis* já havia sido descrita como decídua por Nogueira *et al.* (2013). Pezzini *et al.*

(2008) registraram a queda foliar total de *H. spongiosus* na estação seca de junho a outubro em Manga, Minas Gerais. Na Caatinga, a maioria das espécies são decíduas (Barbosa et al. 2003, Amorim et al. 2009) e essa característica de deciduidade reflete o padrão para florestas tropicais secas, em que apenas 1,1 a 9,7% das espécies são perenifólias (Dirzo & Boege 2008).

A característica de longevidade foliar é uma adaptação às condições ambientais (Aerts 1995, Givnish 2002). Contudo, as espécies de ambas as estratégias estão expostas à herbivoria, mesmo que por períodos diferenciados de tempo, mais longo, no caso das perenes (Givnish 2002) e mais curto, no caso das decíduas (Karban 2007). Em nosso estudo, a intensidade de herbivoria foi 2,7 vezes maior nas espécies decíduas do que nas espécies perenes, valor semelhante ao descrito por Dirzo & Boege (2008) como padrão para a herbivoria em florestas secas. De acordo com Coley & Barone (1996) e Dirzo & Boege (2008), a herbivoria em espécies decíduas é maior do que em perenes, pois estas apresentam menos defesas mecânicas e químicas que atuam como repelentes ou teriam efeito tóxico nos herbívoros. Este padrão pode estar ocorrendo na área de estudo, porém, não podemos fazer generalizações apenas com os resultados demonstrados aqui, uma vez que todas as espécies perenifólias estudadas são da família Myrtaceae e segundo Dirzo & Boege (2008) a inércia evolutiva também pode interferir no padrão de herbivoria em florestas secas.

Todas as plantas diferem em seu nível de aparência exibindo diferentes características de defesa ao ataque dos herbívoros (Madeira et al. 1998, Lucas et al. 2000, Schoonhoven et al. 2005, Dirzo & Boege 2008, Oliveira et al. 2012, Fürstenberg-Hägg et al. 2013). Nossos resultados mostraram que a herbivoria nas espécies vegetais de Caatinga estudadas é baixa e com menor intensidade em espécies decíduas e com maior dureza foliar. Contudo, mais estudos são necessários, com ampliação da avaliação química e a dureza foliar em outras espécies vegetais, considerando a inércia evolutiva dos táxons, de modo a verificar se o padrão de herbivoria observado aqui pode ser generalizado para as plantas da Caatinga, ou até mesmo para Florestas Secas Tropicais.

AGRADECIMENTOS

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB), pela bolsa de Mestrado de ACPD. Ao ICMBIO, pelo apoio logístico e autorização para a coleta de dados na Floresta Nacional Contendas do Sincorá-FLONA (Licença número 29146-1). À Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia (UESB), pelo apoio logístico. Ao Herbário do Campus de Jequié da UESB, pelo auxílio na identificação das plantas.

REFERÊNCIAS

AERTS, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 402-407.

AMORIM, I. L., SAMPAIO, E. V. S. B. & ARAÚJO, E. L. 2009. Fenologia de espécies lenhosas da caatinga do Seridó-RN. *Revista Árvore*, 33: 491-499.

ANGELO, A. C. & DALMOLIN, A. 2007. Interações Herbívoro-Planta e suas Implicações para o Controle Biológico: Que tipos de inimigos naturais procurar? In: PEDROSA-MACEDO, J. H., DALMOLIN, A. & SMITH, C. W. (Eds.). *O Araçazeiro: Ecologia e Controle Biológico*. Curitiba: FUPEF. p. 71-91.

AOYAMA, E. M. & LABINAS, A. M. 2012. Características estruturais das plantas contra a herbivoria por insetos. *Enciclopédia Biosfera*, 8: 365-386.

BARBOSA, D. C. A., BARBOSA, M. C. A. & LIMA, L. C. M. 2003. Fenologia de espécies lenhosas da caatinga. In: LEAL, I. R., TABARELLI, M. & SILVA, J. M. C. (Eds.). *Ecologia e conservação da caatinga*. Recife: Editora Universitária da UFPE. p. 657-693.

BIANCHINI, E. & SANTOS, F. A. M. 2005. Herbivoria foliar em *Chrysophyllum gonocarpum* (Sapotaceae) no Parque Estadual Mata dos Gody. *Maringá*, 27: 285-290.

BRAGA, D. V., CASTELO-BRANCO, B. & ALMEIDA-CORTEZ, J. 2007. A intensidade luminosa influencia os diferentes tipos de herbivoria em *Miconia prasina* (SW.) DC. *Revista Brasileira de Biociências*, 5(s1): 564-566.

BRASIL. 2006. *Plano de manejo Floresta Nacional Contendas do Sincorá*. Informações gerais sobre a Floresta Nacional. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, IBAMA. Volume 1. 90 p.

CARVALHO, J. C. T., GOSMANN, G. & SCHENKEL, E. P. 2004. Compostos fenólicos simples e heterosídicos. In: SIMÕES, C. M. O., SCHENKEL, E. P., GOSMANN, G., MELLO, J. C. P., MENTZ, L. A. & PETROVICK, P. R. (Eds.). *Farmacognosia: da planta ao medicamento*. Porto Alegre: Editora da UFRGS, Florianópolis: Editora da UFSC. p. 519-535.

COELHO, M. S., BELMIRO, M. S., SANTOS, J. C. & FERNANDES, G. W. 2012. Herbivory among habitats on the Neotropical tree *Cnidocolus quercifolius* Pohl. in a seasonally deciduous forest. *Brazilian Journal of Biology*, 72: 453-457.

COLEY, P. D. & BARONE, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 305-335.

COUTO, A. B., RAMOS, L. A. & CAVALHEIRO, E. T. G. 1998. Aplicação de pigmentos de flores no ensino de química. *Química Nova*, 21: 221-227.

DIRZO, R. & BOEGE, K. 2008. Patterns of herbivory and defence in tropical dry and rain forest. In: CARSON, W. P. & SCHNITZER, S. A. (Eds.). *Tropical forest community ecology*. Chichester: Wiley-Blackwell. p. 63-78.

DIRZO, R. & DOMÍNGUEZ, C. A. 1995. Plant-herbivore interactions in mesoamerican tropical dry forest. In: BULLOCK, S. H., MOONEY, Y. A. & MEDINA, E. (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge: Cambridge University Press. p. 304-325.

FÜRSTENBERG-HÄGG, J., ZAGROBELNY, M. & BAK, S. 2013. Plant Defense against Insect Herbivores. *International Journal of Molecular Sciences*, 14: 10242-10297.

GIVNISH, T. J. 2002. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica*, 36: 703-743.

GOBBO-NETO, L. & LOPES, N. P. 2007. Plantas medicinais: fatores de influência no conteúdo de metabólitos secundários. *Química Nova*, 30: 374-381.

HOWE, G. A. & SCHALLER, A. 2008. Direct Defenses in Plants and Their Induction by Wounding and Insect Herbivores. In: SCHALLER, A. (Ed.). *Induced Plant Resistance to Herbivory*. Stuttgart: Springer. p. 7-29.

KARBAN, R. 2007. Deciduous leaf drop reduces insect herbivory. *Oecologia*, 153: 81-88.

KOST, C., TREMMEL, M. & WIRTH, R. 2011. Do Leaf Cutting Ants Cut Undetected? Testing the Effect of Ant-Induced Plant Defences on Foraging Decisions in *Atta colombica*. *Plos One*, 6: 1-8.

- LEAL, I. R., WIRTH, R. & TABARELLI, M. 2014. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified neotropical forests. *Biotropica*, 46: 516-528.
- LIMA, P. C. F. & LIMA, J. L. S. 1998. Composição florística e fitossociologia de uma área de caatinga em Contendas do Sincorá, microrregião homogênea da Chapada Diamantina. *Acta Botanica Brasilica*, 12: 441-450.
- 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.
- MAGALHÃES, N., FERREIRA, L. B., LEITÃO, G. & MANTOVANI, A. 2012. Effects of leaf herbivory on the bromeliad *Aechmea blanchetiana*: a study of selective feeding by the scraper *Acentropterapulchella*. *Acta Botanica Brasilica*, 26: 944-952.
- MARIN, D. & MEDINA, E. 1981. Duración foliar, contenido de nutrientes, esclerofilia, de arboles de un bosque mui seco tropical. *Acta Científica Venezolana*, 32: 508-514.
- MATOS, F. J. A. 1997. *Introdução à Fitoquímica experimental*. Fortaleza: Edições UFC. 141 p.
- MOHR, H. & SCHOPFER, P. 1995. *Plant Physiology*. Berlin: Springer Verlag. 629 p.
- MUMM, R., POSTHUMUS, M. A. & DICKE, M. 2008. Significance of terpenoids in induced indirect plant defence against herbivorous arthropods. *Plant, Cell and Environment*, 31: 575-585.
- NOGUEIRA, F. C. B., PACHECO-FILHO, A. J. S., GALLÃO, M. I., BEZERRA, A. M. E. & MEDEIROS-FILHO, S. 2013. Fenologia de *Dalbergia cearensis* Ducke (Fabaceae) em um fragmento de floresta estacional, no semiárido do nordeste do Brasil. *Revista Árvore*, 37: 657-667.
- OLIVEIRA, K. N., ESPÍRITO, M. M. S., SILVA, J. O. & MELO, G. A. 2012. Ontogenetic and temporal variations in herbivory and defense of *Handroanthus spongiosus* (Bignoniaceae) in a Brazilian tropical dry forest. *Environmental Entomology*, 41: 541-550.
- PAULA, M. D., OLIVEIRA, M. D., SANTOS, C. I. R. & ALMEIDA-CORTEZ, J. 2011. Herbivory Rate on Woody Species of the Caatinga and NDVI as Indicators of Plant Stress. *Revista Brasileira de Geografia Física*, 4: 909-921.
- PEZZINI, F. F., BRANDÃO, D., RANIERI, B. D., ESPÍRITO-SANTO, M. M., JACOBI, C. M. & FERNANDES, G. W. 2008. Polinização, dispersão de sementes e fenologia de espécies arbóreas no Parque Estadual da Mata Seca. In: *Parque Estadual de Mata Seca: Ecologia, ocupação humana do entorno e conservação*. Belo Horizonte: MG Biota, Boletim técnico científico da diretoria de biodiversidade do Instituto Estadual de Florestas - MG. Volume 1. p. 37-45.
- R CORE TEAM. 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.r-project.org/http://www.r-project.org/>
- REICH, P. B. & BORCHERT, R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72: 61-74.
- RIBEIRO, V. A., SILVA, R. N., SOUSA-SOUTO, L. & NEVES, F. S. 2013. Fluctuating asymmetry of and herbivory on *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L.P. Queiroz (Fabaceae) in pasture and secondary tropical dry forest. *Acta Botanica Brasilica*, 27: 21-25.
- SCHOONHOVEN, L. M., VAN LOON, J. J. A. & DICKE, M. 2005. *Insect Plant Biology*. Oxford: Oxford University Press. 440 p.
- STEFANELLO, M. E. A., CERVI, A. C., WISNIEWSKI-JR., A. & SIMONATTO, E. L. 2006. Óleo essencial de *Gochnatia polymorpha* (Less) Cabr. ssp. *floccosa* Cabr. *Química Nova*, 29: 999-1002.
- VAN VALEN, L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1:1-30.