



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E  
CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE**

**CLARISSE DIAS CRUZ**

**EFEITO EM CASCATA DAS MUDANÇAS NA ESTRUTURA DA  
PAISAGEM SOBRE A HERBIVORIA FOLIAR: UMA AVALIAÇÃO  
PARA PLANTAS DE BORDA E INTERIOR FLORESTAL**

**ILHÉUS-BAHIA**

**CLARISSE DIAS CRUZ**

**EFEITO EM CASCATA DAS MUDANÇAS NA ESTRUTURA DA  
PAISAGEM SOBRE A HERBIVORIA FOLIAR: UMA AVALIAÇÃO  
PARA PLANTAS DE BORDA E INTERIOR FLORESTAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade da Universidade Estadual de Santa Cruz para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Linha de pesquisa: Ecologia e conservação de comunidades, ecossistemas e paisagens

Orientador: José Carlos Morante-Filho

ILHÉUS-BAHIA

Janeiro, 2019

C957 Cruz, Clarisse Dias.  
Efeito em cascata das mudanças na estrutura da paisagem sobre herbivoria foliar : uma avaliação para plantas de borda e interior florestal / Clarisse Dias Cruz. – Ilhéus : UESC, 2019.  
37f. : il.  
Orientador : José Carlos Morante-Filho  
Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.  
Inclui referências.

1. Insetos e plantas. 2. Insetos e plantas – Interação – Bahia, Sul. 3. Florestas – Bahia, Sul. I. Morante-Filho, José Carlos. II. Título.

CDD – 595.7052

**CLARISSE DIAS CRUZ**

**EFEITO EM CASCATA DAS MUDANÇAS NA ESTRUTURA DA  
PAISAGEM SOBRE A HERBIVORIA FOLIAR: UMA AVALIAÇÃO  
PARA PLANTAS DE BORDA E INTERIOR FLORESTAL**

Banca Avaliadora:

---

Dr. José Carlos Morante-Filho  
Universidade Estadual de Feira de Santana  
(Orientador)

---

Dra. Inara Leal  
Universidade Federal de Pernambuco

---

Dra. Danielle Souza  
Universidade Federal da Paraíba

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Universidade Estadual de Santa Cruz- UESC: ao laboratório de Ecologia Aplicada à Conservação- LEAC por todo apoio logístico e humano, a Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-graduação, que financiou as coletas dos dados (projeto 00220.1100.1726), à Fundação de Apoio a Pesquisa do Estado da Bahia- FAPESB pela concessão da bolsa de mestrado.

Agradeço a todos os professores do programa de pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade- PPGECB pelas contribuições à minha formação profissional, em especial a Pavel Dodonov pela troca de ideias e descobertas desde o início da jornada, Maíra Benchimol, Larissa Rocha, Daniela Talora, Marcelo Mielke e Rosilene Oliveira pela receptividade e colaboração em etapas cruciais do trabalho. Às secretárias do PPG Iky e Amábille, por todo empenho, obrigada.

Ao meu orientador Zé Carlos, por sua imensa dedicação e compromisso com seus orientandos, muito obrigada pelos valiosos aprendizados que me proporcionou!

Aos companheiros de campo e laboratório, pelas vivências e colaborações: Amanda, Elisa, Brunna, Adrielle, Ícaro, Maísa, Álvaro, Janaine, Júlia, Sérgio, Ilana, Fabrine, Elaine, Fernando, Hugo, Jean, Bia, Gustavo. Muito obrigada por enriquecerem essa trajetória!

Aos motoristas da UESC: José, Samuel e Fábio pelas viagens divertidas e por tornarem mais leves os nossos campos. Aos moradores das propriedades rurais da área de estudo, que nos permitiram desenvolver este trabalho, em especial a Isabel, Vera, Neo e Gil por sempre nos receberem com tanta gentileza e acolhimento. À Cláudia e Mariana por todo incentivo, muito obrigada!

À minha família: Mamis e minha irmã Maíra sem as quais nada no mundo teria sentido. Gratidão pelo amor incondicional! Ao meu pai (*in memoriam*) que me ensinou a beleza da simplicidade e me despertou o encanto pelos livros e pela natureza. À Ravi, por sua alegria e olhar atencioso, gratidão! À Carol, Rosa e Júlia, irmãs que a vida me presenteou, muito obrigada pela amizade e pelo aconchego!

O mestrado representou um ciclo de grandes aprendizados, sou grata a todas as pessoas que tive a sorte de conhecer e conviver!

# EFEITO EM CASCATA DAS MUDANÇAS NA ESTRUTURA DA PAISAGEM SOBRE A HERBIVORIA FOLIAR: UMA AVALIAÇÃO PARA PLANTAS DE BORDA E INTERIOR FLORESTAL

## RESUMO

Perturbações antrópicas podem levar a perda e fragmentação de habitat e consequentemente ocasionar perda de biodiversidade e alterações em processos ecológicos, como a herbivoria foliar. Esta interação antagonista inseto-planta exerce influência sobre o crescimento, reprodução e sobrevivência das plantas, logo pode interferir na regeneração e sucessão de remanescentes florestais inseridos em paisagens antrópicas. Desta forma, neste estudo avaliamos os efeitos diretos e indiretos das características locais e de paisagem sobre a herbivoria foliar causada por insetos em plantas localizadas na borda e no interior de fragmentos florestais. Para isso, foram selecionados 20 sítios amostrais inseridos em remanescentes florestais localizados na região Sul da Bahia. Ao redor de cada sítio e dentro de uma área 113ha foram mensuradas a quantidade de borda e cobertura florestal. Em cada sítio foram amostradas 15 plantas focais situadas na borda e 15 no interior do fragmento, e em cada planta foram sorteadas 10 folhas para estimar o dano foliar. Além disso, nós contabilizamos o número de plantas no sub-bosque ao redor da planta focal para aferir a disponibilidade de recurso para os insetos e estimamos a abertura do dossel a partir de fotos hemisféricas. Utilizando equações de modelos estruturais nós observamos que mudanças na estrutura da paisagem podem exercer efeitos indiretos contrastantes sobre o dano foliar em plantas localizadas na borda e no interior do fragmento. Embora as plantas situadas na borda tenham apresentando maior dano foliar (média de 9,3% de perda de área foliar) quando comparadas as plantas de interior (5,8%), nós não conseguimos detectar os mecanismos que afetam a herbivoria na borda do fragmento. Por outro lado, remanescentes florestais inseridos em paisagens desmatadas apresentam redução do dano foliar em plantas do interior florestal, via maior abertura do dossel. Nós também observamos que paisagens desmatadas e com maior quantidade de borda florestal apresentam aumento do dano foliar devido a redução do número de plantas no sub-bosque do interior florestal. Dentre as vias avaliadas no estudo, a abertura do dossel, associada à maior intensidade luminosa e consequente alteração da composição florística que pode impulsionar a perda de insetos especialistas e a interrupção das interações planta-inseto, ocasionando a redução da herbivoria. Por outro lado, o aumento do dano foliar pode estar relacionado a maior pressão de predação às plantas remanescentes, causada por insetos herbívoros tolerantes aos ambientes antropizados. Nossos resultados demonstram como alterações antrópicas na paisagem exercem influência sobre a herbivoria foliar e apontam para a necessidade de aplicação de estratégias de manejo e regeneração florestal, que visem minimizar os efeitos de borda, aumentar a cobertura florestal e reduzir a abertura do dossel em remanescentes florestais.

**Palavras-chave:** Controle *bottom-up*, efeito de borda, herbivoria por insetos, fragmentação, perda de floresta tropical.

# CASCADE EFFECT OF THE LANDSCAPE STRUCTURE ON THE LEAF HERBIVORY: ASSESSMENT FOR PLANTS OF EDGE AND FOREST INTERIOR

## ABSTRACT

Anthropic disturbances can lead habitat loss and fragmentation and consequently biodiversity loss and changes in ecological processes, for example leaf herbivory. This insect-plant antagonist interaction drives the growth, reproduction and fitness of plants, thus has the potential to interfere of regeneration and forest succession. This study evaluated the direct and indirect effects of local characteristics and landscape structure on foliar herbivory by insects for plants of edge and forest interior. The survey was conducted in 20 sample sites in the southern region of Bahia. Around each site and inside area 113ha were measured amount of edge and forest cover. In each site were sampled 15 plants of edge and 15 of forest interior, being in each plant we randomized 10 leaves to estimate leaf damage. We also counted the number of understory plants around the focal plant to assess resource availability for insects and the canopy gap was evaluated by hemispheric photos. The structural equation models indicates that changes in the landscape structure can modulate opposite indirect effects on leaf damage of plants of edge and forest interior. Although plants of edge have presented higher leaf damage (9,3%) compared to interior plants (5,8%), we could not detect the mechanisms that affect herbivory on fragment edge. Our results suggest that the forest remnants inserted in deforested landscapes had a reduction of interior plants herbivory, by greater canopy gap. This more expressive relationship associated with higher light intensity and consequent alteration of floristic composition, leading to loss of specialist insects and disruption of plant-insect interactions, reduced herbivory. Contrariwise, we found that deforested landscapes and with greater amount of forest edge leads increased herbivory, by reduced the number understory plants. The increased damage has possibly related of higher levels attacks on remnants plants by insects tolerants to disturbed environments. Our results demonstrate as landscape variables and anthropic disturbance influence the leaf herbivory, therefore indicate the need for application of management strategies and forest regeneration, to minimize edge effects, increase the forest cover and reduce the canopy gap in forest remnants.

**Keywords:** *Bottom-up* control, edge effect, fragmentation, insect herbivory, tropical forest loss.

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	9
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	12
2.1 Geral .....	12
2.2 Específicos.....	12
<b>3. REFERÊNCIAS</b> .....	12
<b>EFEITO EM CASCATA DAS MUDANÇAS NA ESTRUTURA DA PAISAGEM SOBRE A HERBIVORIA FOLIAR: UMA AVALIAÇÃO PARA PLANTAS DE BORDA E INTERIOR FLORESTAL</b> .....	17
<b>RESUMO</b> .....	18
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	19
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	21
2.1 Área de estudo .....	21
2.2 Desenho amostral .....	22
2.3 Estrutura da paisagem.....	22
2.4 Seleção das plantas focais.....	24
2.4.1 Abertura do dossel.....	25
2.4.2 Disponibilidade de plantas.....	25
2.4.3 Avaliação do dano foliar .....	25
2.5 Análise de dados .....	25
<b>3. RESULTADOS</b> .....	26
<b>4. DISCUSSÃO</b> .....	29
<b>5. CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	31
<b>6. REFERÊNCIAS</b> .....	32
<b>MATERIAL SUPLEMENTAR</b> .....	36



## 1. INTRODUÇÃO GERAL

O Antropoceno é caracterizado como uma era que a influência humana está profundamente ameaçando a integridade da biosfera (Crutzen & Stoermer 2000), especialmente devido a alterações em sistemas ecológicos que acarretam em uma rápida perda de biodiversidade. Esse cenário pode ser ainda mais grave em alguns ambientes, como as florestas tropicais que embora abriguem a maior biodiversidade do planeta estão sendo severamente degradadas devido as atividades humanas (Myers et al. 2000, Schulze 2004, Fahrig 2003, Kim et al. 2015). As ameaças incluem incêndios florestais, superexploração e desmatamento impulsionados principalmente pela expansão da agricultura (Tscharntke et al. 2005, Gardner et al. 2009). Todos esses eventos levam a perda e fragmentação de grandes extensões florestais, e conseqüentemente a extinção de espécies (Silva & Casteleti 2003, Dirzo 2015), afetando assim importantes serviços ecossistêmicos, como a estocagem de carbono e regulação climática (Crutzen & Stoermer 2000, Worm 2003, Dyer et al. 2010).

A perda e fragmentação do habitat, conceituadas respectivamente como a redução da quantidade de habitat na paisagem e a divisão do habitat em fragmentos menores, configuram entre as principais causas do declínio da biodiversidade (Murcia 1995, Collins et al. 2016, Fahrig 2017). Tais perturbações que ocorrem na escala de paisagem levam a uma diminuição do tamanho do hábitat e um aumento da quantidade de borda e isolamento entre fragmentos remanescentes (Murcia 1995, Harper 2002, Laurance et al. 2007, Carrara et al. 2015). Conceitualmente, as bordas são zonas de transição entre diferentes tipos de habitat (Harper 2002, Wirth et al. 2008) e ocasionam diversas modificações abióticas, como o aumento da luminosidade e temperatura, e a diminuição da umidade (Harper et al. 2005). Esses impactos que provocam a erosão da biodiversidade em paisagens antrópicas não se limitam as espécies endêmicas, mas podem incluir qualquer espécie de muitos grupos ecológicos que são aparentemente intolerantes a condições de habitat altamente modificadas, tais como bordas de floresta, fragmentos florestais degradados e circundados por matrizes inóspitas (Harper et al. 2005, Eycott et al. 2012, Carrara et al. 2015, Boscolo et al. 2016).

Em paisagens modificadas pelo homem, as matrizes, elementos antrópicos (e.g. cultivo agrícola, monoculturas e pastagem) que compõem a paisagem, podem conectar fragmentos ou criar uma barreira, impedindo a dispersão das espécies entre remanescentes florestais (Didham et al. 2012). Além disso, matrizes que possuem

contrastes acentuados com o fragmento florestal podem agravar os efeitos de borda (Boscolo et al. 2016). Assim, atributos como a permeabilidade e conectividade da matriz afetam diretamente o fluxo de indivíduos na paisagem, modificando a dinâmica populacional e por consequência o funcionamento dos fragmentos florestais remanescentes (Eycott et al. 2012, Maguire et al. 2015, Morante-Filho et al. 2018).

Desta forma, os efeitos da fragmentação e perda de habitat são muito variáveis e dependem do grau de isolamento dos remanescentes florestais, da permeabilidade da matriz, da estrutura e tamanho do fragmento, e da quantidade de remanescentes florestais na paisagem (Didham et al. 2010, Fahrig 2017). As consequências de tais perturbações vão desde alterações na estrutura das comunidades biológicas, especialmente perda de espécies especialistas florestais e aumento de espécies generalistas de habitat, à interrupção das interações ecológicas (e.g. dispersão, polinização e herbivoria) dentro dos fragmentos remanescentes (Tschardtke & Brandl 2004, Guimarães et al. 2014, Carrara et al. 2015, Pinho et al. 2017, Rossetti et al. 2017, Bagchi et al. 2018). Portanto, a perda e fragmentação do habitat podem promover mudanças nas interações planta-animal (Dyer et al. 2010), podendo por exemplo gerar alterações no processo de herbivoria causado pelos insetos em florestas tropicais (Barbosa et al. 2005, Guimarães et al. 2014).

A herbivoria representa anualmente um consumo de cerca de 18% da biomassa vegetal terrestre, incluindo desde grandes herbívoros como os mamíferos a diversos grupos de invertebrados, especialmente insetos (Valladares et al. 2006, Guimarães et al. 2014). O consumo de folhas por herbívoros pode causar danos à saúde e fecundidade da planta, impactando o crescimento e contribuindo para a mudança na composição de espécies em fragmentos florestais (Didham et al. 1996, Lima et al. 2015). Assim, a herbivoria é considerada um fator chave no funcionamento dos ecossistemas florestais (Edwards & Wratten 1981, Herrera & Pellmyr 2002), com potencial de direcionar a regeneração e a sucessão florestal (Speight et al. 1999).

Diversos estudos destacam que a herbivoria por insetos pode ser mediada pelo controle *bottom-up*, como a disponibilidade de recursos, qualidade foliar e defesas anti-herbivoria da planta, e pelo controle *top-down*, comumente relacionados a abundância de predadores e herbívoros no ambiente (Walker 2001, Wirth et al. 2008, Barber & Marquis 2011, Ecker 2012, Morante-Filho et al. 2016, Vidal & Murphy 2017). No entanto, as intervenções antrópicas nos habitats naturais modificam esses mecanismos e geram efeitos em cascata, onde um dado nível trófico perturbado tem o potencial de

modificar toda a rede trófica na qual está inserido (Lakes & Lansing 2015, Corcket et al 2017, Vidal & Murphy 2017, Morante-Filho et al. 2018). Por exemplo, com a redução de aves e morcegos florestais em paisagens antrópicas, os insetos tendem a aumentar a sua abundância devido a menor pressão de predação, e assim aumentar o consumo de material vegetal (Durães et al. 2013, Martinson & Fagan 2014, Vidal & Murphy 2017). O declínio de parasitoides de herbívoros em pequenos fragmentos pode ser também um fator que colabora com maior abundância dos herbívoros e maiores danos foliares em remanescentes florestais em paisagens fragmentadas (Almeida et al. 2008). Portanto o declínio dos predadores e parasitas dos insetos herbívoros pode desencadear, a partir de efeitos em cascata, alterações na herbivoria foliar em fragmentos florestais (Walker & Jones 2001, Durães et al. 2013, Corcket et al. 2017).

Por outro lado, a alteração no controle *bottom-up* pode ocorrer devido a maior incidência de luz que promove à modificação da composição e a estrutura de assembleias de plantas em fragmentos florestais (Santos et al. 2008, Wirth et al. 2008). Em tais fragmentos é observado um aumento da mortalidade de árvores tolerantes a sombra e a proliferação, especialmente nas bordas florestais, de plantas pioneiras de rápido crescimento (Laurance 2007, Tabarelli et al. 2008, Rocha-Santos et al. 2017). As plantas pioneiras apresentam folhas mais palatáveis com baixa ou nenhuma defesa anti-herbivoria e por isso são as anfitriãs preferidas dos herbívoros, especialmente os generalistas (Strauss et al. 2002, Urbas et al. 2007, Wirth et al. 2008, Leal et al. 2014). Além disso, a luminosidade, que pode ser alterada pela abertura do dossel no fragmento, pode influenciar a fisiologia vegetal, e reduzir a qualidade nutricional das folhas (Dudt & Shure 1994). Assim os insetos tendem a compensar a baixa qualidade do recurso aumentando o seu consumo (Barber & Marquis 2011).

Diferente da borda, o interior florestal é colonizado por espécies de plantas de lento crescimento, que investem em metabólitos secundários (e.g. terpenos, alcaloides, taninos e fenóis) para reduzir o dano causado por insetos herbívoros (Coley et al. 1985, Valladares et al. 2006). Portanto, no interior florestal é esperado encontrar as espécies de herbívoros especialistas que apresentam uma associação mais estreita com sua planta hospedeira (Hunter 2002, Tscharnke & Brandl 2004, Follett 2017, Pinho et al. 2017, Rossetti et al. 2017, Bagchi et al. 2018). Isto porque essas espécies de insetos desenvolveram estratégias evolutivas para contornar os efeitos dos compostos secundários produzidos por essas plantas (Camarena-Gutiérrez 2009, Del-Claro & Torezan-Silingardi 2012). Porém, em cenários de escassez de alimento, e segundo a

hipótese de diluição de recursos, os insetos tendem a intensificar o forrageamento nas plantas remanescentes, e, portanto, aumentar o dano foliar (Otway et al. 2005, Maron & Crone 2014).

Diante do exposto acima, em fragmentos florestais inseridos em paisagens antropizadas, a herbivoria foliar pode ser afetada indiretamente por mudanças na estrutura da paisagem devido a alterações nas características da floresta remanescente e composição de espécies vegetais (Santos et al. 2008, Tabarelli et al. 2010, Souza et al. 2013, Thier & Wesenberg 2016, Muiruri et al. 2018).

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 Geral**

O objetivo do estudo foi avaliar como alterações na estrutura da paisagem e características ambientais locais dos remanescentes florestais afetam o dano foliar causado por insetos em plantas localizadas na borda e no interior florestal.

### **2.2 Específicos**

- Analisar os efeitos indiretos da cobertura florestal e a quantidade de borda sobre o dano foliar em plantas localizadas na borda e interior florestal;
- Analisar os efeitos diretos da abertura de dossel e do número de plantas no sub-bosque sobre o dano foliar em plantas localizadas na borda e interior florestal.

## **3. REFERÊNCIAS**

- Almeida, W.R., Wirth, R. & Leal, I. 2008. Edge-mediated reduction of phorid parasitism on leaf-cutting ants in a Brazilian Atlantic forest. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 129: 251 - 257.
- Bagchi, R., Brown, L.M., Elphick, C.S., Wagner, D.L. & Singer, M.S. 2018. Anthropogenic fragmentation of landscapes: mechanisms for eroding the specificity of plant-herbivore interactions. *Oecologia*, 187(2): 1-13.
- Barber, N.A. & Marquis, R.J. 2011. Light environment & the impacts of foliage quality on herbivorous insect attack and bird predation. *Oecologia*, 166: 401-409.
- Barbosa, V. S., Leal, I. R., Iannuzzi, L. & Almeida-cortez, J. 2005. Distribution Pattern of Herbivorous Insects in a Remnant of Brazilian Atlantic Forest. *Neotropical Entomology*, 34 (5): 701-711.
- Boscolo, D., Ferreira, P.A. & Lopes, L.E. 2016. Da matriz à matiz: em busca de uma abordagem funcional na Ecologia de Paisagens. *Filosofia e História da Biologia*, São

Paulo, 11 (2): 157-187.

Camarena-Gutiérrez, G. 2009. Señales en la Interacción Planta Insecto. Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente, 15: 81–85.

Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J.H., Schondube, J.E., Freitas, S.M. & Fahrig, L. 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*, 184: 117-126.

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

Collins, C.D., Banks-Leite, C., Brudvig, L.A., Foster, B.L., Cook, W.M., Damschen, E. I., Andrade, A., Austin, M., Camargo, J. L., Driscoll, D. A., Holt, R. D., Laurance, W. F.A., Nicholls, O. & Orrock, J.L. 2016. Fragmentation affects plant community composition over time. *Ecography*, 40: 119–130.

Corcket, E., Giffard, B. & Sforza, R.F.H. 2017. Food Webs and Multiple Biotic Interactions in Plant e Herbivore Models. Page *Advances in Botanical Research*. Elsevier Ltd, 8: 111-137.

Crutzen, P.J. & Stoermer, E.F. 2000. The Anthropocene. *Global Change Newsl*, 41:17-18.

Del-claro, K. & Torezan-silingardi, H.M. 2012. *Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva*. 1ed. Rio de Janeiro: Technical Book, 336p.

Didham, R.K., Ghazouli, J., Stork, N.E. & Davis, J. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology & Evolution*, 11:255–260.

Didham, R.K. 2010. Ecological Consequences of Habitat Fragmentation. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.

Didham, R. K., V. Kapos & R. M. Ewers. 2012. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation research. *Oikos*, 121: 161–170.

Dirzo, R. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345:401–406

Dyer, L.A., Greeney, H.F., Walla, T.R., Stireman, J.O. III & Hazen, F.F. 2010. Diversity of interactions: a metric for studies of biodiversity. *Biotropica*, 42:281–289.

Durães, R, Carrasco, L, Smith, TB & Karubian, J. 2013. Effects of forest disturbance and habitat loss on avian communities in a Neotropical biodiversity hotspot. *Biol Conserv*, 166:203–211.

Dudt, J.F. & Shure, D.J. 1994. The influence of nutrients and light on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology*, 75:86–98.

Ecker, F.K.E. 2012. Bottom-up multitrophic effects in resprouting plants. 93:9–16.

Edwards, P. J. & Wratten, S.D. 1981. *Ecologia das interações entre insetos e plantas*. São Paulo: EPU.

Eycott, A.E., Stewart, G.B., Buyung-Ali, L.M., Bowler, D.E., Watts, K. & Pullin A.S. 2012. A meta-analysis on the impact of different matrix structures on species movement rates. *Landscape Ecol*, 27: 1263–1278.

- Fagan, W.E, Cantrell, R.S & Cosner, C. 1999. How habitat edges change species interactions. *Am Nat*, 153:165–182.
- Fahrig, L. 2017. Ecological Responses to Habitat Fragmentation per se. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 48: 1–45.
- Follett, P. A. 2017. Insect-plant interactions: host selection, herbivory and plant resistance. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 162: 1–3 .
- Gardner, T. A., J. Barlow, R. Chazdon, M. Robert & Harvey, C. A. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world, 561–582.
- Guimarães, C. D. de C., Viana, J.P.R. & Cornelissen, T. 2014. A Meta-Analysis of the Effects of Fragmentation on Herbivorous A Meta-Analysis of the Effects of Fragmentation on Herbivorous Insects. *Entomological Society of America*, 43 (3): 537-545.
- Harper, K.A., Macdonald, S.E. , Burton, P.J, Chen, J. , Euskirchen, N.I.E.S., Brosfokske, K.D., Saunders, S.C., Eug, E., Roberts, D.A.R., Jaiteh, M.S., & Esseen, P. 2005. Edge Influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes. *Conservation Biology*, 19:768–782.
- Herrera, C. M. & Pellmyr, O. 2002. Plant-animal interactions: an evolutionary approach. Massachusetts: Blackwell Publishers.
- Hoback, W.W. & Higley, L.G. 2014. Insect predation, prey defense, and community structure. *Association for Biology Laboratory Education (ABLE)*, 21: 291-304.
- Hunter, M.D. 2002. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology*, 4: 159-166.
- Kim D.H, Sexton J.O & Townshend, J.R. 2015. Accelerated deforestation in the humid tropics from the 1990s to the 2000s. *Geophys Res Lett*, 42:3495–3501
- Lakes, G. & Lansing, E. 2015. Trophic cascades in agricultural landscapes: indirect effects of landscape composition on crop yield 25:652–661.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M & Laurance, S.G. 2007. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PLoS One* 2: e1017.
- Leal, I., Wirth, R. & Tabarelli, M. 2014. The Multiple Impacts of Leaf-Cutting Ants and Their Novel Ecological Role in Human-Modified Neotropical Forests. *Biotropica*, 46.
- Lima, P.B., Lima, L.F., Santos, B.A., Tabarelli, M. & Zickel, C.S. 2015. Altered herb assemblages in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation*, 191:588–595.
- Maguire, D.Y., James, P.M.A, Buddle, C.M & Bennett, E.M. 2015. Landscape Connectivity and insect herbivory: a framework for understanding tradeoffs among ecosystem services. *Glob. Ecol. Conserv.*, 4, 73–84.
- Maron, J.L. & Crone, E. 2006. Herbivory: Effects on Plant Abundance, Distribution and population distribution growth. *The Royal Society*, 273: 2575–2584.
- Martinson, H.M. & Fagan, W.F. 2014. Trophic disruption: a meta-analysis of how habitat fragmentation affects resource: Consumption in terrestrial arthropod systems. *Ecol. Lett.*, 17, 1178–1189.
- Morante-Filho, J. C., Arroyo-Rodriguez, V., Lohbeck, M., Tschardtke, T. & Faria, D. 2016. Tropical forest loss and its multitrophic effects on insect herbivory. *Ecology*.

97:3315–3325.

Morante-Filho, J.C., Arroyo-Rodríguez, V., Pessoa, M.deS. Cazetta, E. & Faria, D. 2018. Direct and cascading effects of landscape structure on tropical forest and non-forest frugivorous birds. *Ecological Applications*, 97:1–9.

Muiruri, E. W., Barantal, S., Iason, G.R., Salminen, J., Perez, E., Koricheva, J. & Road, P. 2018. Forest diversity effects on insect herbivores: do leaf traits matter? *New Phytologist*, 221: 2250-2260.

Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends Ecol Evol*, 10: 58–62.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G, Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403:853–858.

Pinho, B.X., Dáttilo, W. & Leal, I.R. 2017. Structural breakdown of specialized plant-herbivore interaction networks in tropical forest edges. *Global Ecology and Conservation*, 12: 1-8.

Rocha-Santos, L., Benchimol, M., Mayfield, M. M., Faria, D., Pessoa, M. S., Talora, D. C., Cazetta, E. & Mariano-Neto, E. 2017. Functional decay in tree community within tropical fragmented landscapes: Effects of landscape-scale forest cover. *Plos One*: 12(4): e0175545.

Rossetti, M.R., Tschardtke, T., Aguilar, R. & Batáry, P. 2017. Responses of insect herbivores and herbivory to habitat fragmentation: a hierarchical meta-analysis. *Ecology Letters*, 20:264–272.

Schulze, C.H. 2004. Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: Comparing plants, birds, and insects. *Ecol Appl*, 14:1321–1333.

Santos, B., Peres, C., Oliveira, M., Grillo, A., Alves-costa, C. & Tabarelli, M. 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biol Conserv*, 141: 249–260

Sevegnani, L. 2007. A herbivoria como limitador do desenvolvimento e sobrevivência das plantas na floresta. In: Rego, G. M.; Negrelle, R. R. B.; Morellato, L. P. C. Fenologia: ferramenta para conservação, melhoramento e manejo de recursos vegetais arbóreos. Colombo: Embrapa Florestas, 60(3): 25-36.

Silva, J.M.C. & Casteleti, C.H.M. 2003. Status of the Biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. In: Galindo-Leal, C. & Câmara, I. G. (ed.). *The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, trends, and outlook*. Washington D. C., Center for Applied Biodiversity Science and Island Press, 43-59.

Souza, D.G., Santos, B.A., Wirth, R., Leal I.R. & Tabarelli, M. 2013. Community-level patterns of insect herbivory in a fragmented Atlantic Forest landscape. *Environ Entomol*. 42:430–437.

Speight, M. R., Hunter, M.D. & Watt, A. D. 1999. *Ecology of insects: concepts and applications*. Department of Zoology, University of Oxford, South Parks Road, 350p.

Strauss, S.Y., Rudgers, J.A., Lau, J. A., Irwin, R.E., Strauss, S.Y., Rudgers, J.A., Lau, J. A. & Irwin, R.E. 2002. Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 17 (6):278–285.

Tabarelli, M., Lopes, A.V & Peres, C.A. 2008. Edge-effects Drive Tropical Forest Fragments Towards an Early-Successional System. *Biotropica*, 40:657–661.

- Tabarelli, M., Aguiar, A.V., Girão, L.C., Peres, C.A. & Lopes, A.V. 2010. Effects of pioneer tree species hyperabundance on forest fragments in Northeastern Brazil. *Conserv. Biol.* 24, 1654–1663.
- Thier, O. & Wesenberg, J. 2016. Floristic composition and edge-induced homogenization in tree communities in the fragmented Atlantic rainforest of Rio de Janeiro, Brazil. *Trop Conserv Sci*, 9: 852–876.
- Tscharntke, T. & Brandl, R. 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Rev. Entomol*, 49: 405-430.
- Tscharntke, T. Klein, A. & Kruess, A. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology letters*, 8: 857–874.
- Urbas, P., Araújo, M.V., Leal, I.R. & Wirth, R. 2007. Cutting more from cut forests: edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. *Biotropica*, 39: 489–495.
- Valladares, G., Salvo, A. & Cagnolo, L. 2006. Habitat Fragmentation Effects on Trophic Processes of Insect-Plant Food Webs. *Conservation Biology*, 20:212–217.
- Vidal, M.C. & Murphy, S.M. 2017. Bottom-up vs top-down effects on terrestrial insect herbivores : a meta-analysis. *Ecology Letters*, 21(1):138-150.
- Walker, M. & Jones, T.H. 2001. Relative roles of top-down and bottom-up forces in terrestrial tritrophic plant - insect herbivore - natural enemy system. *Oikos*, 93, 177–187.
- Wirth, R., Meyer, S.T., Leal, I. R. & Tabarelli, M. 2008. Plant Herbivore Interactions at the Forest Edge. *Progress in Botany*, 69:423–448
- Worm, B. & Duffy, J. E. 2003. Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends in Ecology and Evolution*, 18:628–632.



**EFEITO EM CASCATA DAS MUDANÇAS NA ESTRUTURA DA PAISAGEM  
SOBRE A HERBIVORIA FOLIAR: UMA AVALIAÇÃO  
PARA PLANTAS DE BORDA E INTERIOR FLORESTAL**

Clarisse Dias Cruz<sup>12\*</sup>, José Carlos Morante-Filho<sup>123</sup>

1. Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade. Universidade Estadual de Santa Cruz Rodovia Ilhéus Itabuna km 16, Ilhéus, Bahia, Brasil. CEP 45662-900.
2. Laboratório de Ecologia Aplicada à Conservação (LEAC), Universidade Estadual de Santa Cruz.
3. Universidade Estadual de Feira de Santana, Avenida Transnordestina, s/n - Novo Horizonte, Feira de Santana - Bahia – Brasil. CEP 44036-900

\*Autor para correspondência: [claribiologia@gmail.com](mailto:claribiologia@gmail.com)

## RESUMO

Perturbações antrópicas podem levar a perda e fragmentação de habitat e consequentemente ocasionar perda de biodiversidade e alterações em processos ecológicos, como a herbivoria foliar. Esta interação antagonista inseto-planta exerce influência sobre o crescimento, reprodução e sobrevivência das plantas, logo pode interferir na regeneração e sucessão de remanescentes florestais inseridos em paisagens antrópicas. Desta forma, neste estudo avaliamos os efeitos diretos e indiretos das características locais e de paisagem sobre a herbivoria foliar causada por insetos em plantas localizadas na borda e no interior de fragmentos florestais. Para isso, foram selecionados 20 sítios amostrais inseridos em remanescentes florestais localizados na região Sul da Bahia. Ao redor de cada sítio e dentro de uma área 113ha foram mensuradas a quantidade de borda e cobertura florestal. Em cada sítio foram amostradas 15 plantas focais situadas na borda e 15 no interior do fragmento, e em cada planta foram sorteadas 10 folhas para estimar o dano foliar. Além disso, nós contabilizamos o número de plantas no sub-bosque ao redor da planta focal para aferir a disponibilidade de recurso para os insetos e estimamos a abertura do dossel a partir de fotos hemisféricas. Utilizando equações de modelos estruturais nós observamos que mudanças na estrutura da paisagem podem exercer efeitos indiretos contrastantes sobre o dano foliar em plantas localizadas na borda e no interior do fragmento. Embora as plantas situadas na borda tenham apresentando maior dano foliar (média de 9,3% de perda de área foliar) quando comparadas as plantas de interior (5,8%), nós não conseguimos detectar os mecanismos que afetam a herbivoria na borda do fragmento. Por outro lado, remanescentes florestais inseridos em paisagens desmatadas apresentam redução do dano foliar em plantas do interior florestal, via maior abertura do dossel. Nós também observamos que paisagens desmatadas e com maior quantidade de borda florestal apresentam aumento do dano foliar devido a redução do número de plantas no sub-bosque do interior florestal. Dentre as vias avaliadas no estudo, a abertura do dossel, associada à maior intensidade luminosa e consequente alteração da composição florística que pode impulsionar a perda de insetos especialistas e a interrupção das interações planta-inseto, ocasionando a redução da herbivoria. Por outro lado, o aumento do dano foliar pode estar relacionado a maior pressão de predação às plantas remanescentes, causada por insetos herbívoros tolerantes aos ambientes antropizados. Nossos resultados demonstram como alterações antrópicas na paisagem exercem influência sobre a herbivoria foliar e apontam para a necessidade de aplicação de estratégias de manejo e regeneração florestal, que visem minimizar os efeitos de borda, aumentar a cobertura florestal e reduzir a abertura do dossel em remanescentes florestais.

**Palavras-chave:** Controle *bottom-up*, efeito de borda, herbivoria por insetos, fragmentação, perda de floresta tropical.

## 1. INTRODUÇÃO

Atualmente a atividade humana é a principal responsável pelas perturbações em habitats naturais, exercendo um efeito negativo sobre a biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas (Crutzen & Stoermer 2000, Valiente-banuet et al. 2015). Dentre as perturbações causadas pelas atividades antrópicas estão a perda e a fragmentação florestal, as quais modificam a estrutura da paisagem, reduzem a conexão e permeabilidade entre fragmentos (Didham 2010, Laurance 2007, Fahrig 2017), e assim podem interromper o fluxo de indivíduos e promover a erosão da biodiversidade (Dyer et al. 2010, Kim et al. 2015). Além disso, modificações abióticas em fragmentos remanescentes causam o empobrecimento da composição das espécies, levando a uma homogeneização da biota com dominância de espécies adaptadas à ambientes perturbados em tais paisagens (Carrara et al. 2015, Lima et al. 2015, Collins et al. 2016, Thier & Wesenberg 2016, Rocha-Santos et al. 2017).

Essas alterações geram efeitos em cascata, onde um dado nível trófico perturbado tem o potencial de modificar toda a rede trófica na qual está inserido (Worm & Duffy 2003, Corcket et al. 2017, Lakes & Lansing 2015, Vidal & Murphy 2017, Muiruri et al. 2018). Assim, distúrbios gerados nas interações planta-inseto (e.g. dispersão de sementes, polinização e herbivoria) têm consequências significativas para a dinâmica dos ecossistemas florestais (Speight et al. 1999, Tschardtke & Brandl 2004). Por exemplo, os insetos são reconhecidos como importantes engenheiros pelas funções que desempenham nos ecossistemas (Herrera & Pellmyr 2002, Sevegnani 2007, Martinson & Fagan 2014). Este grupo afeta a produtividade primária e a ciclagem de matéria orgânica, exercendo pressões sobre o crescimento, reprodução e sobrevivência das plantas (Speight et al. 1999, Hoback & Higley 2014). Portanto, os insetos, especialmente os herbívoros, potencialmente regulam os processos de regeneração e sucessão ecológica em remanescentes florestais (Maguire et al. 2015, Follett 2017).

Diversos estudos realizados em diferentes escalas e contextos ambientais demonstram como os distúrbios antrópicos têm modificado as interações ecológicas e consequentemente alterado a herbivoria por insetos (Fagan 1999, Tschardtke & Brandl 2004, Durães et al. 2013, Souza et al. 2013, Leal et al. 2014, Rossetti et al. 2017, Bagchi et al. 2018). Por exemplo, a redução da cobertura florestal em paisagens antrópicas gera mudanças no controle *top-down*, através da redução da abundância de predadores dos insetos (Denno et al. 2005, Durães et al. 2013, Vidal & Murphy 2017). Assim, a perda

de importantes grupos de predadores, como aves e morcegos, pode gerar aumento da abundância de insetos herbívoros via relaxamento da pressão de predação, o que desencadearia aumento do dano foliar em paisagens desmatadas (Dodonov 2016, Urbas et al. 2007, Wirth 2008). A redução de taxas de parasitismo em herbívoros, como os forídeos que parasitam formigas cortadeiras, também pode levar a maior abundância dos herbívoros e aumento do dano foliar na borda (Almeida et al. 2008). Além disso, o incremento de borda, distúrbio mais frequentemente observado em paisagens fragmentadas, associado a maiores aberturas do dossel pode também afetar a herbivoria foliar via mudanças abióticas em fragmentos remanescentes, como a maior incidência luminosa e dos ventos e a diminuição da umidade (Harper et al. 2005). Tais alterações causam uma pressão seletiva sobre a comunidade vegetal, onde as plantas pioneiras passam a dominar o espaço. Esse grupo apresenta altas taxas de crescimento, folhas mais palatáveis e reduzida defesa contra herbívoros (Coley & Barone 1996, Harper et al. 2005), características que interferem no efeito *bottom-up* sobre a herbivoria.

As bordas florestais são locais propensos para a proliferação dos herbívoros generalistas, que se beneficiam devido ao aumento da quantidade de recurso disponível (Guimarães et al. 2014, Leal et al. 2014). Por outro lado, no interior florestal de fragmentos remanescentes, dois cenários podem acontecer. Em diversas ocasiões pode ocorrer a interrupção das interações planta-inseto (Rossetti et al. 2017), por conta da maior incidência luminosa que leva a perda de espécies de plantas tolerantes a sombra (Rocha-Santos et al. 2017), e a extinção local dos insetos especialistas, ocasionando assim uma alteração nos níveis de dano foliar. Ou seja, a probabilidade de co-extinção planta-inseto seriam expressivas neste cenário, o que pode refletir em menores danos foliares por herbívoros especialistas, devido à quebra de relações mais estreitas com suas plantas hospedeiras. Contudo, a maior incidência luminosa no interior pode levar a modificações microclimáticas que podem favorecer o estabelecimento de espécies de plantas pioneiras, assim pode haver uma alteração na ocupação espacial por grupos de insetos, levando a substituição de insetos especialistas por generalistas, causando um aumento no dano foliar, uma vez que os insetos generalistas tendem a concentrar o forrageamento nas plantas remanescentes (Maron & Crone 2006).

Considerando a herbivoria como fator motriz na dinâmica da comunidade vegetal em florestas tropicais (Maguire et al. 2015, Follett 2017), o objetivo desse estudo foi avaliar como alterações na estrutura da paisagem e nas características locais podem afetar a herbivoria foliar causada por insetos em plantas localizadas na borda e

no interior florestal. Para isso, nós avaliamos a herbivoria em 20 remanescentes florestais distribuídos na região sul da Bahia e inseridos em paisagens com diferentes intensidades de perturbações. Nós utilizamos modelos de equações estruturais para avaliar os efeitos indiretos da quantidade de borda e cobertura florestal sobre o dano foliar causado por insetos, via mudanças na abertura do dossel e quantidade de plantas no subosque. Tais análises foram feitas separadamente para as plantas localizadas na borda e no interior de fragmentos florestais. Nossas hipóteses são que o dano foliar em plantas localizadas na borda tenderia a ser maior do que em plantas no interior florestal. Na borda há predominância de plantas pioneiras, com menor defesa antiherbivoria, favorecendo a herbivoria por insetos generalistas. Previmos que a cobertura florestal influenciaria positivamente o número de plantas no sub-bosque e causaria um efeito negativo na abertura do dossel. Por outro lado, a quantidade de borda afetaria negativamente o número de plantas e positivamente a abertura do dossel. Para as variáveis locais previmos que maior abertura do dossel elevaria os níveis de dano foliar por favorecer a predominância de plantas pioneiras na borda, em contrapartida, a maior intensidade luminosa no interior poderia alterar a composição das espécies vegetais, o que reduziria os danos foliares, devido a extinção local ou redução de insetos especialistas e a consequente quebra das interações específicas inseto-plantas. Além disso, consideramos a hipótese de que a redução do número de plantas no sub-bosque poderia elevar a pressão de predação por insetos herbívoros generalistas nas plantas remanescentes, aumentando assim os níveis de dano foliar.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1. Área de estudo**

Os fragmentos florestais desse estudo estão localizados nos municípios de Belmonte e Una, ambos situados no sul da Bahia (Figura 1). A temperatura média anual da região é de 24 °C e a pluviosidade média é de 2000 mm/ano, com ausência de uma estação seca bem definida (SEI 2015). A região sul da Bahia apresenta apenas 0,4% da cobertura original de floresta, porém ainda abriga os maiores remanescentes de Floresta Atlântica do nordeste brasileiro (Thomas et al. 2009). No entanto, impactos antrópicos exercidos nos últimos 30 anos têm substituído a vegetação remanescente original - Floresta Ombrófila Densa - por um mosaico de diferentes usos da terra, composto

principalmente por florestas secundárias, plantações de cacau, seringueiras, eucaliptos e áreas destinada a pastagem (Morante-Filho et al. 2016).

## **2.2. Desenho amostral**

Inicialmente foram identificados 58 sítios potenciais, os quais se localizavam a uma distância mínima de 1 km entre si e a mais de 150 m da borda da floresta mais próxima. Posteriormente foram excluídos os sítios localizados em áreas de difícil acesso, áreas com relevo muito íngreme e territórios indígenas. Assim, para esse estudo realizamos a amostragem entre agosto de 2017 a agosto de 2018 em 20 sítios inseridos em paisagens com diferentes usos do solo e intensidade de perturbação. Todos os sítios foram localizados em manchas florestais maiores de 3 ha e isolados um do outro por uma matriz antrópica (plantações de cacau, eucalipto ou pastagem). Além disso, os remanescentes florestais possuem solos, topografia e vegetação com características similares (Morante-filho et al. 2016, Benchimol et al. 2017).

## **2.3. Estrutura da paisagem**

Nós utilizamos duas métricas para caracterizar a estrutura da paisagem no entorno de cada sitio amostral. A composição da paisagem foi definida como quantidade de cobertura florestal, calculada em um raio de 600m (aproximadamente 113 ha) a partir do centro de cada sítio (Figura 2). As estimativas da quantidade de cobertura florestal dentro da paisagem incluíram todos os tipos de florestas nativas, abrangendo as florestas maduras e aquelas em diferentes estágios sucessionais, mas excluindo agroflorestas de cacau e plantações de seringueiras (Morante-Filho et al. 2015). Além disso, nós estimamos a quantidade total de borda ao redor dos sítios em paisagens de 113 ha (raio de 600m). Essa métrica está relacionada a configuração da paisagem e representa a medida absoluta do comprimento da borda de remanescentes florestais na paisagem (Mcgarigal et al. 2012). Nos 20 sítios amostrados a cobertura florestal apresentou um gradiente entre 9,79% a 98,18% e a quantidade de borda variou de 1540m a 8200m. Todas as métricas foram estimadas com auxílio dos programas ArcMap 10.4.1 (ESRI) e Fragstat 4.2.1 (Mcgarigal et al. 2012).

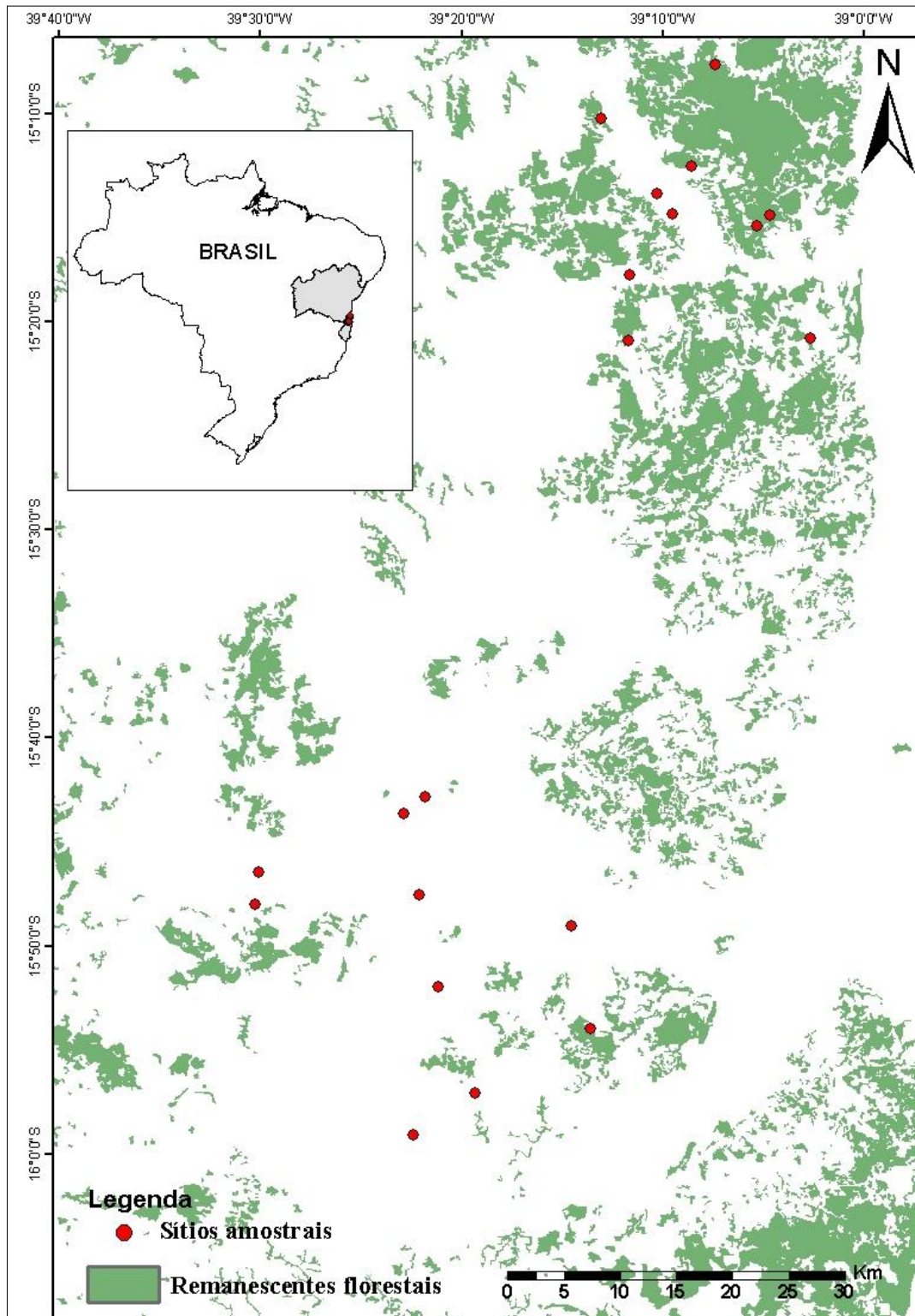


Figura 1. Área de estudo localizada no Sul da Bahia, Brasil, destacando a distribuição dos 20 sítios amostrais (pontos vermelhos) inseridos em remanescentes florestais da Floresta Atlântica.

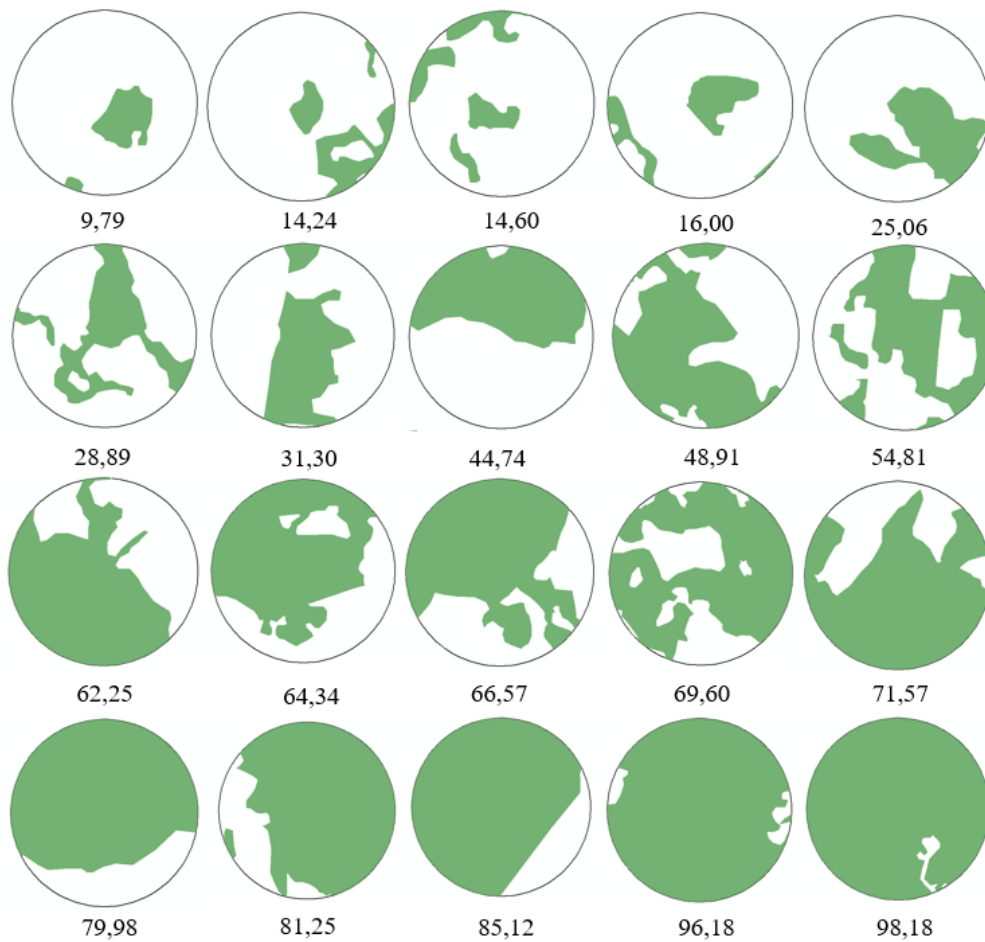


Figura 2. Paisagens inventariadas neste estudo, com destaque para a distribuição espacial dos fragmentos florestais remanescentes e a porcentagem de cobertura florestal calculada em um raio de 600 m a partir do centro de cada sítio amostral.

#### 2.4. Seleção das plantas focais

Em cada sítio amostral foram selecionados aleatoriamente 15 indivíduos de plantas localizadas na borda e 15 indivíduos de plantas no interior dos remanescentes florestais. Todos os indivíduos possuíam entre 1 a 2m de altura, e apresentavam uma distância mínima de 30 m entre si. Além disso, indivíduos da borda e interior estavam distantes entre si por pelo menos 150 m. A partir das plantas selecionadas, nós mensuramos os seguintes dados:



### **2.4.1. Abertura do dossel**

O percentual de abertura do dossel foi estimado a partir de fotografias hemisféricas utilizando-se uma lente 180° (olho de peixe). As fotografias foram obtidas ao redor de cada planta focal na borda e no interior dos remanescentes florestais, totalizando 30 fotos por sítio. Posteriormente as fotos foram analisadas no programa *Gap Light Analyzer* (Frazer et al. 1999) e o percentual de abertura de dossel foi utilizado nas análises subsequentes como um *proxy* de intensidade luminosa.

### **2.4.2. Disponibilidade de plantas**

Em uma área de cerca de 13 m<sup>2</sup> alocada ao redor (raio de 2m) de cada planta focal foi contabilizado o número total de plantas com altura entre 1 a 2 m. Essa medida foi utilizada posteriormente como quantidade local de recurso disponível para herbívoros.

### **2.4.3. Avaliação do dano foliar**

Nas plantas focais os galhos foram enumerados visualmente, e posteriormente um galho foi selecionado, onde 10 folhas foram coletadas no sentido extremidade - entrenó do ramo. Assim, em cada sítio amostral foram obtidos um conjunto de 300 folhas distribuídas igualmente entre borda e interior florestal. Em laboratório as folhas foram fotografadas com uma escala e em um quadro branco. Posteriormente o dano foliar causado por insetos herbívoros mastigadores foi estimado, com auxílio do programa *Image Tools 3.0.*, considerando: a subtração entre a área foliar total (desenhando o perímetro da folha a partir de sua simetria) e a área foliar remanescente.

## **2.5. Análise de dados**

Para avaliar os efeitos diretos e indiretos das variáveis ambientais sobre o dano foliar foram utilizados modelos de equações estruturais, que são ideais para estudar sistemas complexos (Grace 2006), pois são compostos por um conjunto de técnicas e procedimentos para avaliar relações de dependência e independência entre uma ou mais variáveis (Hair et al. 2005). A modelagem das equações, a qual propõe mostrar as relações causais entre variáveis, é composta por variáveis exógenas e endógenas. As endógenas são influenciadas pelas exógenas e essas interações são representadas no modelo (Maroco 2010). Assim, nos modelos desse estudo, as variáveis exógenas foram cobertura florestal e quantidade de borda, ambas estimadas na escala de paisagem, e

como variáveis endógenas nós utilizamos a número de plantas no subosque e a abertura de dossel.

As equações estruturais apresentam alguns pressupostos, que foram assegurados nos nossos modelos, como: a inexistência de outliers na amostragem e a distribuição normal dos dados, testada pela normalidade multivariada através do *Mardia test*. Após essas etapas, modelos considerando separadamente os dados da borda e interior florestal foram criados, cada qual composto por quatro variáveis e 20 observações. Devido ao nosso pequeno tamanho amostral ( $n = 20$ ) e para não comprometer o ajuste dos modelos, as variáveis de paisagem foram utilizadas separadamente em cada modelo. Avaliamos os ajustes dos modelos utilizando o teste do qui-quadrado que calcula a diferença entre os dados observados e os dados estimados pelo modelo. Para o ajuste do modelo ser considerado satisfatório o teste de qui-quadrado não deve ser significativo ( $p > 0,05$ ) (Rosseel 2012).

As análises estatísticas e os gráficos foram realizados no programa R (R Development Core Team 2013), com auxílio do pacote lavaan (Rosseel 2012) para construção das equações de modelos estruturados.

### 3. RESULTADOS

No presente estudo nós registramos um número de plantas no sub-bosque (média = 8 indivíduos; desvio padrão (DP) = 1,7) maior no interior do que na borda (média = 6; DP = 1,0) dos fragmentos florestais. Nós observamos também que o dossel na borda florestal (média = 31,8%; DP = 8,8) é mais aberto do que no interior (média = 8,5%; DP = 2,2). Além disso, a porcentagem de dano foliar em plantas localizadas na borda (média = 9,3%; DP = 3,1) foi quase duas vezes maior do que em plantas situadas no interior (média = 5,8%; DP = 3,2) dos fragmentos florestais.

Com exceção de um dos modelos, no geral nossos modelos apresentaram um satisfatório ajuste dos dados (valor de  $P$  do  $X^2 > 0,05$ , ver Tabela 1 no Material Suplementar), destacando que as equações estruturais conseguiram adequadamente descrever as relações entre variáveis. Nós observamos que ambos os modelos avaliando o dano foliar na borda (Figuras 3a, b) apresentaram vias que não foram significativas, com coeficientes de relação ( $\beta$ ) baixos e as variáveis endógenas foram pobremente explicadas. Por exemplo, a abertura do dossel, o número de plantas no sub-bosque e o dano foliar, no modelo considerando a cobertura florestal como variável exógena

(Figura 3a), tiveram baixo poder de explicação ( $R^2$ ), 7%, 9% e 11% respectivamente. Padrão similar ocorreu quando analisado o efeito da quantidade de borda sobre as demais variáveis (Figura 3b).

Em contraste, os modelos utilizados para explicar o dano foliar no interior florestal apresentaram resultados divergentes, inclusive com a maioria das vias preditas sendo significativas (Figuras 3c, d). Nós observamos que a cobertura florestal afeta negativamente ( $\beta = -0,64$ ) a abertura do dossel e positivamente ( $\beta = 0,39$ ) o número de plantas no interior dos fragmentos florestais. Por outro lado, o número de plantas é afetado negativamente ( $\beta = -0,42$ ) pela abertura do dossel (Figura 3c e d). Quando considerado a quantidade de borda, nós observamos que essa variável afeta apenas negativamente ( $\beta = -0,30$ ) o número de plantas; esta variável também sendo afetada negativamente pela abertura do dossel ( $\beta = -0,65$ ). Para ambos os modelos (Figura 3c, d), o dano foliar no interior florestal foi afetado negativamente pela abertura do dossel ( $\beta = -0,74$ ) e pelo número de plantas ( $\beta = -0,74$ ). No geral, o modelo considerando a cobertura florestal (Figura 3c) como variável exógena explicou 41% da abertura do dossel, 53% do número de plantas e 36% do dano foliar. Quando utilizado a quantidade de borda (Figura 3d), o modelo teve um poder de explicação semelhante das variáveis endógenas, com exceção da abertura do dossel que foi pobremente explicada (0,3%).

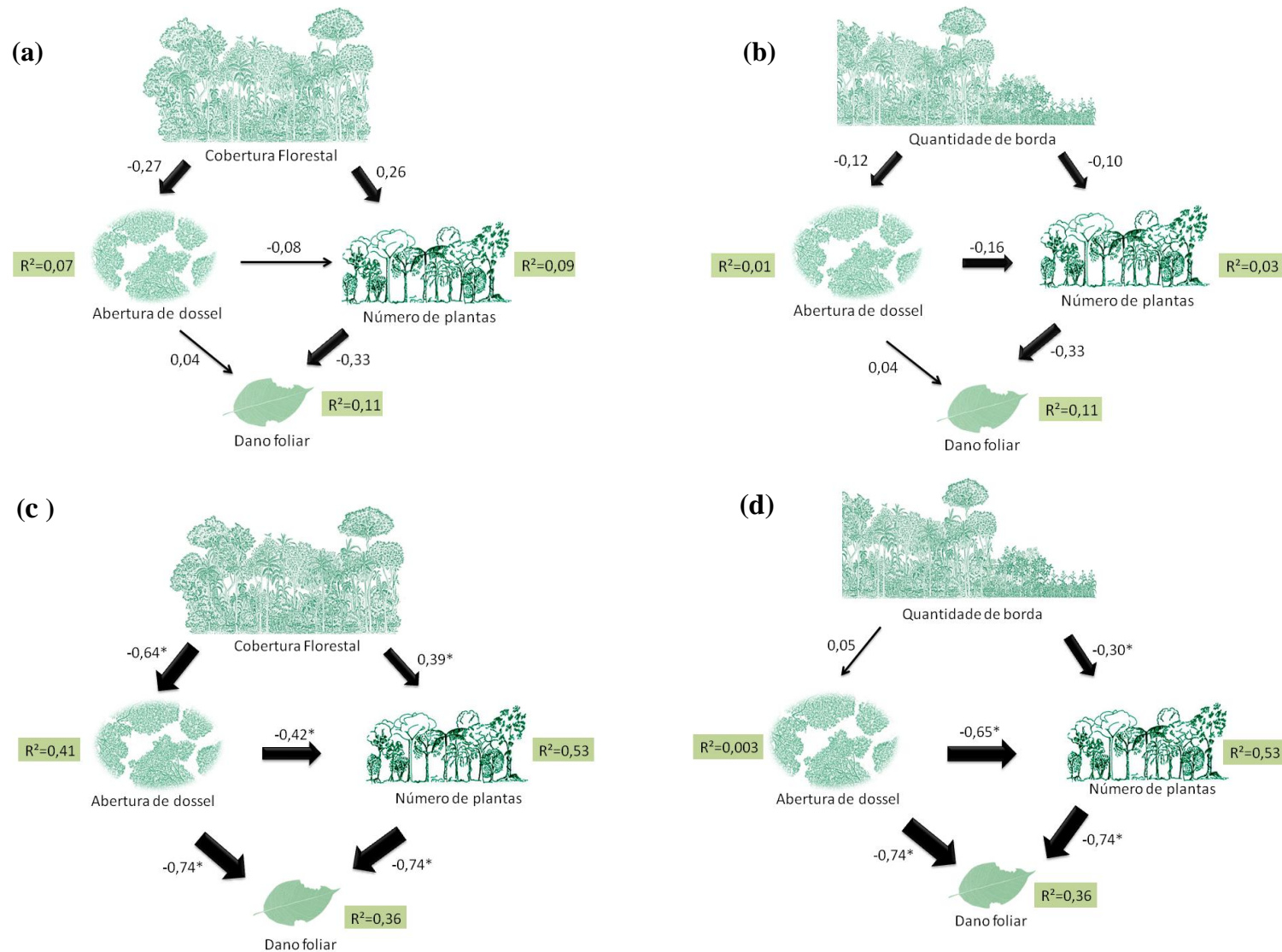


Figura 3. Análise dos efeitos da estrutura da paisagem (cobertura florestal e quantidade de borda) e das características ambientais locais (abertura do dossel e número de plantas no sub-bosque) sobre o dano foliar causado por insetos em plantas localizadas na borda (a, b) e no interior florestal (c, d). Nós apresentamos os coeficientes de relação entre cada variável ( $\beta$ ), destacando com asteriscos as relações significativas. As setas apresentam espessuras que simbolizam a intensidade de cada relação e em caixas verdes são os coeficientes de determinação ( $R^2$ ) das variáveis endógenas.

#### 4. DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstram que paisagens desmatadas apresentam fragmentos com dossel mais aberto, que por sua vez afeta negativamente o dano foliar em plantas localizadas no interior florestal. Além disso, em paisagens desmatadas e com grande quantidade de borda a redução do número de plantas no sub-bosque causa um efeito negativo sobre o dano foliar em plantas no interior de fragmentos florestais. Nossa hipótese de que há uma diferença entre os níveis de herbivoria entre as plantas localizadas na borda e no interior florestal foi corroborada pelos dados obtidos, sendo maiores os danos causados por insetos em plantas na borda dos fragmentos. Esse resultado pode ter relação com as espécies vegetais dominantes nos dois locais, sendo a borda colonizada principalmente por espécies pioneiras, com pouca ou nenhuma defesa antiherbivoria, e o interior por espécies tolerantes a sombra, que investem em compostos secundários contra o ataque de herbívoros (Martinson & Fagan 2014, Collins et al. 2016). A ocupação diferenciada dos insetos herbívoros no interior e na borda florestal também pode modificar o padrão de herbivoria nos dois locais (Pinho et al. 2017). Assim, o comportamento de forrageamento dos insetos especialistas pode incluir a busca mais seletiva por plantas hospedeiras no interior (Pinho et al. 2017), contrastando com os insetos generalistas que não são restritivos e forrageiam de forma mais ampla, tendendo a aumentar o dano foliar nas plantas (Leal et al. 2014).

O comportamento difuso de forrageamento das espécies de insetos mais recorrentes na borda, que são mais abundantes e toleram as alterações das condições microclimáticas (Van der Meijden 1996, Pinho et al. 2017, Rossetti et al. 2017, Bagchi et al. 2018) pode ser uma explicação à falta de padrão encontrado nos nossos modelos preditos para o dano foliar em plantas localizadas na borda. Segundo nossos resultados, a abertura do dossel e o número de plantas não apresentaram efeito direto sobre o dano foliar em plantas na borda, logo, os mecanismos envolvidos não são condicionados às variáveis avaliadas nos modelos.

Em contrapartida, as vias preditas nos modelos para plantas localizadas no interior florestal demonstram que a quantidade de floresta na paisagem exerce uma influência positiva sobre o número de plantas de sub-bosque e uma influência negativa na abertura do dossel. Assim, a maior abertura do dossel em paisagens com menor quantidade de cobertura florestal pode levar ao aumento da incidência luminosa e da temperatura e a diminuição da umidade (Harper et al. 2005). Essas condições podem ter contribuído

para o empobrecimento da composição de espécies vegetais no interior florestal, ocasionando modificações na comunidade de plantas, com substituição de espécies (Thier & Wesenberg 2016). Visto que no interior florestal as espécies de herbívoros tendem a apresentar uma associação mais restrita com a espécie vegetal (Pinho et al. 2017), as mudanças na composição florística podem desencadear a quebra das interações dos insetos especialistas e suas plantas hospedeiras (Rossetti et al. 2017, Bagchi et al. 2018). Portanto, com as mudanças na estrutura da floresta, os insetos podem sofrer extinção local ou redução de sua abundância (Rossetti et al. 2017, Bagchi et al. 2018), culminando assim em diminuição da herbivoria no interior florestal.

Por outro lado, nós também observamos que em fragmentos inseridos em paisagens altamente desmatadas e com maior quantidade de borda pode haver um aumento do dano foliar no interior florestal devido a redução no número de plantas no sub-bosque. Conforme observado por Benchimol et al. (2017) e Rocha-Santos et al. (2017) em estudos realizados nos mesmos sítios amostrais avaliados aqui, tanto a riqueza como a abundância de árvores declinaram significativamente com perda de cobertura florestal, com a proeminente perda de espécies tolerantes à sombra e favorecimento do estabelecimento de espécies pioneiras. Diante deste cenário, maiores níveis de herbivoria pode estar relacionado à hipótese de diluição de recursos (Otway et al. 2005, Nerlekar 2018), onde os insetos que conseguem se manter em fragmentos perturbados tendem a direcionar o seu consumo as plantas remanescentes, causando um aumento do dano foliar em plantas no interior dos fragmentos florestais. Ou seja, a diminuição da densidade de plantas de sub-bosque devido a redução da cobertura florestal e aumento da quantidade de borda limitou a disponibilidade de recursos e os insetos exerceram maior pressão de predação nos indivíduos remanescentes. Além disso, a redução de predadores naturais como as aves e morcegos florestais pode proporcionar um relaxamento do controle *top-down*, elevando a abundância de insetos e consequentemente aumentando o consumo (Denno et al. 2005, Durães et al. 2013, Vidal & Murphy 2017).

Baseado nos resultados, nós observamos que o efeito indireto negativo da cobertura florestal sobre o dano foliar ( $\beta = 0,39 * -0,74 = -0,29$ ) e o efeito indireto positivo da quantidade de borda ( $\beta = -0,30 * -0,74 = 0,22$ ), ambos via número de plantas no sub-bosque, foram menos expressivos do que o efeito indireto positivo da cobertura florestal via abertura do dossel ( $\beta = -0,64 * -0,74 = 0,47$ ). Desta forma, nossos achados apontam que entre as vias avaliadas pelo estudo, o dano foliar é principalmente alterado

por mudanças na estrutural local, desencadeadas pela maior abertura do dossel, no interior dos fragmentados remanescentes inseridos em paisagens severamente desmatadas. Logo, estes resultados apontam para a necessidade de aplicação de estratégias de manejo e regeneração florestal em escala de paisagem, com o objetivo de minimizar os efeitos de borda, aumentar a cobertura florestal e reduzir a abertura do dossel em remanescentes florestais. Em longo prazo, ações de reflorestamento com o replantio de espécies podem restabelecer condições abióticas e bióticas do fragmento, conduzindo a manutenção de processos ecológicos (Borner et al. 2016).

## **5. CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Nossos resultados revelam que o mecanismo da herbivoria em plantas localizadas no interior florestal está relacionado as variáveis de paisagem e locais que foram avaliadas. Por outro lado, não conseguimos detectar os mecanismos envolvidos na herbivoria em plantas localizadas na borda de fragmentos florestais. Logo, avaliar outros fatores como as características intrínsecas das espécies vegetais (e.g. produção de compostos secundários e tolerância à luz) e dos insetos (e.g. caracteres biológicos e comportamentais) que ocupam esses habitats poderia colaborar para esclarecimento do mecanismo da herbivoria em ambientes antropizados. Além disso, ressaltamos a necessidade de investigar outras métricas de paisagem envolvidas no processo de herbivoria. As características da matriz, como a permeabilidade e conectividade podem também alterar o funcionamento do ecossistema, pois influenciam o fluxo de indivíduos (tanto dos grupos de insetos herbívoros, quanto dos predadores naturais), alterando a dinâmica populacional nos fragmentos em paisagem antrópicas (Tscharntke & Brandl 2004, Eycott et al. 2012, Rossetti et al. 2017, Bagchi et al. 2018). Portanto, estes fatores podem provocar mudanças nas interações entre as espécies e consequentemente afetar a herbivoria foliar. Além disso, a idade da formação da borda está diretamente relacionada ao tempo ecológico de resposta às perturbações. Assim, futuros estudos que se propõem avaliar processos ecológicos em paisagens antrópicas (a exemplo da herbivoria), em especial ao se comparar locais (como borda e interior florestal) e fragmentos diferentes, a idade da borda pode ser um fator crucial para possíveis mudanças nas interações ecológicas (Wirth et al. 2008, Guimarães et al. 2014, Collins et al. 2016, Arroyo-Rodríguez et al. 2017).

## 6. REFERÊNCIAS

- Almeida, W.R., Wirth, R. & Leal, I. 2008. Edge-mediated reduction of phorid parasitism on leaf-cutting ants in a Brazilian Atlantic forest. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 129:251-257.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F.P.L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R.L., Meave, J.A., Norden, N., Santos, B.A., Leal, I.R. & Tabarelli, M. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 92:326–340.
- Bagchi, R., Brown, L.M. Elphick, C.S., Wagner, D.L. & Singer, M.S. 2018. Anthropogenic fragmentation of landscapes: mechanisms for eroding the specificity of plant–herbivore interactions. *Oecologia*, 187(2):1–13.
- Barber, N.A. & Marquis, R.J. 2011. Light environment and the impacts of foliage quality on herbivorous insect attack and bird predation. *Oecologia*, 166:401–409.
- Borner, J., Baylis, K., Corbera, E., Ezzine-de-Blas, D., Ferraro, P.J., Honey-Rosés, J. & Wunder, S. 2016. Emerging Evidence on the Effectiveness of Tropical Forest Conservation. *PloS one*, 11(11): e0159152.
- Benchimol, M., Mariano, E., Faria, D., Rocha-Santos, L., Pessoa, M.S., Gomes, F.S., Tolora, D.C. & Cazzeta, E. 2017. Translating plant community responses to habitat loss into conservation practices: Effects of landscape-scale forest cover. *Biological Conservation*, 209:499–507.
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J.H., Schondube, J.E., Freitas, S.M. & Fahrig, L. 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico, *Biological Conservation*, 184:117-126.
- Coley, P.D. & Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 305-335.
- Collins, C.D., Banks-Leite, C., Brudvig, L.A., Foster, B.L., Cook, W.M., Damschen, E. I., Andrade, A., Austin, M., Camargo, J. L., Driscoll, D. A., Holt, R. D., Laurance, W. F.A., Nicholls, O. & Orrock, J.L. 2016. Fragmentation affects plant community composition over time. *Ecography*, 40(1):119–130.
- Corcket, E., Giffard, B. & Sforza, R.F.H. 2017. Food Webs and Multiple Biotic Interactions in Plant e Herbivore Models. Page *Advances in Botanical Research*. Elsevier Ltd, 8: 111-137.
- Crutzen, P.J. & Stoermer, E.F. 2000. The Anthropocene. *Global Change Newsl*, 41: 17–18.
- Camarena-Gutiérrez, G. 2009. Señales en la Interacción Planta Insecto. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente*, 15:81–85.
- Didham, R.K. 2010. Ecological Consequences of Habitat Fragmentation. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.
- Dodonov, P., Morante-Filho, J.C., Mariano-Neto, E., Cazzeta, E., Andrade, E.R., Rocha-Santos, L., Inforzato, I., Gomes, F.S. & Faria, D. 2016. Forest loss increases insect herbivory levels in human-altered landscapes. *Acta Oecologica*, 77:136-143.



- Durães, R., Carrasco, L., Smith, T.B. & Karubian, J. 2013. Effects of forest disturbance and habitat loss on avian communities in a Neotropical biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, 166: 203–211.
- Dyer, L.A., Greeney, H.F., Walla, T.R., Stireman, J.O. & Hazen, F.F. 2010. Diversity of interactions: a metric for studies of biodiversity. *Biotropica*, 42: 281–289.
- ESRI. Arcgis software 10.4.1. Disponível em: <http://www.esri.com/software/arcgis/explorer/index.html>, acesso em outubro/2018.
- Eycott, A.E., Stewart, G.B., Buyung-Ali, L.M., Bowler, D.E., Watts, K. & Pullin, A.S. 2012. A meta-analysis on the impact of different matrix structures on species movement rates. *Landscape Ecol*, 27: 1263–1278.
- Fagan, W.E, Cantrell, R.S & Cosner, C. 1999. How habitat edges change species interactions. *Am Nat*, 153:165–182
- Fahrig, L. 2017. Ecological Responses to Habitat Fragmentation per se. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 48:1–45.
- Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P. Gap light analyzer (GLA), version 2.0. 1999. Disponível: <https://www.sfu.ca/rem/forestry/downloads/gap-light-analyzer.html>
- Grace, J.B. 2006. Structural equation modeling and natural systems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hair, J.F, Anderson, R.E, Thathan, R.L. & Black, W.C. 2005. Análise multivariada de dados. 5 ed. Bookman, Porto Alegre.
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J., Euskirchen, N.I.E.S., Brososke, K.D., Saunders, S.C., Eug, E., Roberts, D.A.R., Jaiteh M.S. & Esseen, P. 2005. Edge Influence on Forest Structure and Composition in Fragmented Landscapes. *Conservation Biology*, 19:768–782.
- Follett, P.A. 2017. Insect-plant interactions: host selection, herbivory and plant resistance. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 162: 1-3 .
- Guimarães, C. D. de C., Viana, J.P.R. & Cornelissen, T. 2014. A Meta-Analysis of the Effects of Fragmentation on Herbivorous A Meta-Analysis of the Effects of Fragmentation on Herbivorous Insects. *Entomological Society of America* 43(3):537-545.
- Hoback, W.W. & Higley, L.G. 2014. Insect predation, prey defense, and community structure. *Association for Biology Laboratory Education (ABLE)*, 291-304.
- Hunter, M.D. 2002. Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology*, 4: 159-166.
- Kim, D.H, Sexton, J.O & Townshend, J.R. 2015. Accelerated deforestation in the humid tropics from the 1990s to the 2000s. *Geophys Res Lett*, 42: 3495–3501
- Lakes, G. & Lansing, E.. 2015. Trophic cascades in agricultural landscapes: indirect effects of landscape composition on crop yield, 25: 652–661.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M & Laurance, S.G. 2007. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PLoS One* 2(10): e1017.
- Leal, I., Wirth, R. & Tabarelli, M. 2014. The Multiple Impacts of Leaf-Cutting Ants and Their Novel Ecological Role in Human-Modified Neotropical Forests. *Biotropica*, 46(5): 516-528.

- Lima, P.B., Lima, L.F., Santos, B.A., Tabarelli, M. & Zickel, C. S. 2015. Altered herb assemblages in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation*, 191:588–595.
- Mcgarigal, K., Cushman, S.A. & Ene, E. 2012. FRAGSTATS v4: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical and Continuous Maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts, Amherst. <http://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html>
- Maguire, D.Y., James, P.M.A, Buddle, C.M & Bennett, E.M. 2015. Landscape Connectivity and insect herbivory: a framework for understanding tradeoffs among ecosystem services. *Glob. Ecol. Conserv*, 4:73–84.
- Maroco, J. 2010. Análise de equações estruturais: fundamentos teóricos, software e aplicações.
- Maron, J. L. & E. Crone. 2006. Herbivory: Effects on Plant Abundance, Distribution and population distribution growth. *The Royal Society*, 273:2575–2584.
- Martinson, H.M. & Fagan, W.F. 2014. Trophic disruption: a meta- analysis of how habitat fragmentation affects resource: Consumption in terrestrial arthropod systems. *Ecol. Lett*, 17: 1178–1189.
- Morante-filho, J.C., Faria, D., Mariano-neto, E. & Rhodes, J. 2015. Birds in Anthropogenic Landscapes: The Responses of Ecological Groups to Forest Loss in the Brazilian Atlantic Forest. *PLoS One*, 10:e0128923.
- Morante-Filho, J.C., Arroyo-Rodriguez, V. Lohbeck, M., Tschardtke, T. & Faria, D. 2016. Tropical forest loss and its multitrophic effects on insect herbivory. *Ecology*, 97:3315–3325.
- Morante-Filho, J.C., Arroyo-Rodríguez, V., Pessoa, M.de S. Cazetta, E. & Faria, D. 2018. Direct and cascading effects of landscape structure on tropical forest and non-forest frugivorous birds. *Ecological Applications*, 97:1–9.
- Muiruri, E.W., Barantal, S. Iason, G.R., Salminen, J., Perez, E., Koricheva, J. & Road, P. 2018. Forest diversity effects on insect herbivores: do leaf traits matter? *New Phytologist*, 221: 2250-2260.
- Nerlekar, A.N. 2018. Seasonally dependent relationship between insect herbivores and host plant density in a tropical perennial herb. *Dryad Digital Repository*, 10: 50-61.
- Otway, S.J., Hector, A. & Lawton, J. H. 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in. *Journal of Animal Ecology*, 74 (2): 234–240.
- Pinho, B.X., Dáttilo, W. & Leal, I.R 2017. Structural breakdown of specialized plant-herbivore interaction networks in tropical forest edges, *Global Ecology and Conservation*, 12: 1-8.
- R Development Core Team. 2013. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Austria. [www.r-project.org](http://www.r-project.org)
- Rocha-Santos, L., Benchimol, M., Mayfield, M.M., Faria, D., Pessoa, M.S., Talora, D. C., Cazetta, E. & Mariano-Neto, E. 2017. Functional decay in tree community within tropical fragmented landscapes: Effects of landscape-scale forest cover. *Plos One*: 12(4): e0175545.
- Rosseel, Y. 2012. lavaan: an R package for structural equation modeling. *Journal of Statistical Software*, 48:1–36.

- Rossetti, M.R., Tschardtke, T., Aguilar, R. & Batáry, P. 2017. Responses of insect herbivores and herbivory to habitat fragmentation: a hierarchical meta-analysis. *Ecology Letters*, 20:264–272.
- Speight, M. R., Hunter, M.D. & Watt, A. D. 1999. *Ecology of insects: concepts and applications*. Department of Zoology, University of Oxford, South Parks Road, 350p.
- Souza, D.G., Santos, B.A., Wirth, R., Leal I.R. & Tabarelli, M. 2013. Community-level patterns of insect herbivory in a fragmented Atlantic Forest landscape. *Environ Entomol*, 42:430–437.
- Superintendência de estudos econômicos e sociais da Bahia- SEI. 2015. Disponível em: <http://www.sei.ba.gov.br/>
- Thier, O. & Wesenberg, J. 2016. Floristic composition and edge-induced homogenization in tree communities in the fragmented Atlantic rainforest of Rio de Janeiro, Brazil. *Trop Conserv Sci*, 9: 852–876.
- Thomas, W.W., Jardim, J.G., Fiaschi, P., Mariano Neto, E. & Amorim, A.M. 2009. Composição florística e estrutura do componente arbóreo de uma área transicional de Floresta Atlântica no sul da Bahia, Brasil. *Rev Bras Botânica*, 32: 65–78.
- Tschardtke, T. & Brandl, R. 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Rev. Entomol*, 49: 405-430.
- Tschardtke, T. Klein, A & Kruess, A. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology letters*, 8: 857–874.
- Urbas, P., Araújo, M.V., Leal, I.R. & Wirth, R. 2007. Cutting more from cut forests: edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. *Biotropica*, 39:489–495.
- Wirth, R., Meyer, S.T., Leal, I.R. & Tabarelli, M. 2008. Plant Herbivore Interactions at the Forest Edge. *Progress in Botany*, 69:423–448.
- Valiente-Banuet, A., Aizen, M.A. & Alcántara, J.M. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Funct Ecol*, 29:299–307.
- Van der Meijden, E. 1996. Plant defence, an evolutionary dilemma: contrasting effects of (specialist and generalist) herbivores and natural enemies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 80: 307-310.
- Vidal, M.C. & Murphy, S.M. 2017. Bottom-up vs . top-down effects on terrestrial insect herbivores : a meta-analysis. *Ecology Letters*, 21(1):138-150.

## MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela 1. Resultados do coeficiente de ajuste utilizado para avaliar os modelos propostos para explicar o dano foliar em plantas localizadas na borda e no interior florestal. Em cada modelo as variáveis exógenas (cobertura florestal e quantidade de borda) foram analisadas separadamente. Apresentamos os graus de liberdade (GL), o teste de ajuste (qui-quadrado -  $X^2$ ) e o valor de P de cada modelo.

Modelos	GL	$X^2$	Valor de P
1. Dano foliar na borda/Cobertura florestal	1	1,66	0,197
2. Dano foliar na borda/Quantidade de borda	1	8,96	0,003
3. Dano foliar no interior/Cobertura florestal	1	0,00	0,984
4. Dano foliar no interior/Quantidade de borda	1	2,27	0,132

Tabela 2. Estatística das equações estruturais propostas para avaliar o dano foliar em plantas localizadas na borda e no interior de fragmentos florestais. Na tabela abaixo são apresentados os coeficientes da análise (Coef), erro padrão (SE), valor Z, valor de P e os coeficientes das relações ( $\beta$ ) para cada modelo. Os caminhos significativos estão destacados em negrito.

Modelo1	Coef	SE	Z	P	$\beta$
Abertura do dossel ~ Cobertura florestal	-0,08	0,066	-1,25	0,21	-0,27
Número de plantas ~					
Cobertura florestal	0,01	0,008	1,19	0,24	0,26
Abertura do dossel	-0,01	0,026	0,37	0,708	-0,08
Dano foliar na borda~					
Abertura do dossel	0,01	0,08	0,19	0,85	0,04
Número de plantas	-0,97	0,63	-1,53	0,13	-0,33
Modelo 2					
Abertura do dossel ~ Quantidade de borda	-0,00	0,001	-0,52	0,60	-0,12
Número de plantas ~					
Quantidade de borda	-0,00	0,00	-0,46	0,65	-0,10
Abertura do dossel	-0,02	0,026	-0,75	0,45	-0,16
Dano foliar na borda~					
Abertura do dossel	0,01	0,08	0,19	0,85	0,04
Número de plantas	-0,97	0,63	-1,53	0,13	-0,33
Modelo 3					
Abertura do dossel ~ Cobertura florestal	<b>-0,05</b>	<b>0,01</b>	<b>-3,76</b>	<b>0,00</b>	<b>-0,64</b>
Número de plantas ~					
Cobertura florestal	<b>0,02</b>	<b>0,01</b>	<b>1,94</b>	<b>0,05</b>	<b>0,39</b>
Abertura do dossel	<b>-0,31</b>	<b>0,15</b>	<b>-2,08</b>	<b>0,04</b>	<b>-0,42</b>
Dano foliar no interior ~					
Abertura do dossel	<b>-1,06</b>	<b>0,34</b>	<b>-3,08</b>	<b>0,002</b>	<b>-0,74</b>
Número de plantas	<b>-1,39</b>	<b>0,45</b>	<b>-3,11</b>	<b>0,002</b>	<b>-0,74</b>

<b>Modelo 4</b>					
Abertura do dossel ~ Quantidade de borda	0,00	0,00	0,248	0,80	0,05
Número de plantas ~					
Quantidade de borda	<b>-0,00</b>	<b>0,00</b>	<b>-1,97</b>	<b>0,05</b>	<b>-0,30</b>
Abertura de dossel	<b>-0,50</b>	<b>0,12</b>	<b>-4,25</b>	<b>0,00</b>	<b>-0,65</b>
Dano foliar no interior ~					
Abertura do dossel	<b>-1,06</b>	<b>0,34</b>	<b>-3,08</b>	<b>0,002</b>	<b>-0,74</b>
Número de plantas	<b>-1,39</b>	<b>0,45</b>	<b>-3,11</b>	<b>0,002</b>	<b>-0,74</b>