

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS E
AMBIENTAIS - PPGCIFA

HIÊZA MARTINS BATISTA

**INFLUÊNCIA DO CLIMA NA HERBIVORIA E PRODUÇÃO DE BIOMASSA
FOLIAR EM UMA FLORESTA DA AMAZÔNIA CENTRAL**

MANAUS – AM

2026

HIÊZA MARTINS BATISTA

**INFLUÊNCIA DO CLIMA NA HERBIVORIA E PRODUÇÃO DE BIOMASSA
FOLIAR EM UMA FLORESTA DA AMAZÔNIA CENTRAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais e Ambientais da Universidade Federal do Amazonas (PPG-CIFA/UFAM) como requisito para a obtenção do título de Mestre em Ciências Florestais e Ambientais.

Orientadora: Dr^a Flávia Delgado Santana

MANAUS – AM

2026

Ficha Catalográfica

Elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

- B333i Batista, Hiêza Martins
Influência do clima na herbivoria e produção de biomassa foliar em uma floresta da Amazônia Central / Hiêza Martins Batista. - 2026.
63 f. : il., color. ; 31 cm.
- Orientador(a): Flávia Delgado Santana.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Amazonas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais e Ambientais, Manaus (AM), 2026.
1. Sazonalidade climática. 2. fenologia foliar. 3. floresta Amazônica. 4. ecologia florestal. 5. produtividade primária. I. Santana, Flávia Delgado. II. Universidade Federal do Amazonas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais e Ambientais. III. Título
-

HIÊZA MARTINS BATISTA

INFLUÊNCIA DO CLIMA NA HERBIVORIA E PRODUÇÃO DE BIOMASSA
FOLIAR EM UMA FLORESTA DA AMAZÔNIA CENTRAL

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais e Ambientais da Universidade Federal do Amazonas (PPG-CIFA/UFAM) como requisito para a obtenção do título de Mestre em Ciências Florestais e Ambientais.

Aprovada em: 29/04/2026

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dra. Flávia Delgado Santana

Presidente

Universidade Federal do Amazonas - UFAM

Prof. Dra. Laynara Figueiredo Lugli

Membro Titular

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA

Prof. Dra. Juliana Schietti de Almeida

Membro Titular

Universidade Federal do Amazonas - UFAM

DEDICATÓRIA

À minha mãe, Nelma Maria, mulher trabalhadora e exemplo de força, por todo amor, dedicação e por sempre acreditar em mim, mesmo nos momentos mais difíceis.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço a Deus, fonte de força, fé e esperança nos momentos mais desafiadores desta caminhada. Sua presença constante me sustentou, iluminou meus passos e me deu coragem para seguir adiante.

À minha orientadora, Flávia Delgado Santana, expresse minha mais profunda gratidão pela orientação ao longo de toda esta trajetória. Sua paciência, rigor científico, disponibilidade e sensibilidade em cada etapa foram essenciais não apenas para a construção desta dissertação, mas também para a minha formação como pesquisadora. Sua orientação foi, de fato, a luz que guiou esta pesquisa.

À minha mãe, Nelma Maria Costa Martins, meu maior exemplo de força, amor e perseverança. Obrigada por cada palavra de incentivo, por compreender minhas ausências, por acreditar em mim incondicionalmente e por ser meu porto seguro em todos os momentos. Ao meu pai, Hélio Wilson Picanço Batista, pelo apoio silencioso, pela confiança e por sempre me encorajar a seguir em frente, mesmo diante das dificuldades.

Aos meus irmãos(ãs), Hianca, Hinaê e Hiêgo, pelo carinho, companheirismo, apoio e torcida constante ao longo dessa caminhada. A presença e o incentivo de vocês tornaram os momentos difíceis mais leves e foram fundamentais para esta conquista.

A toda a minha família, que, mesmo de longe, esteve presente com palavras de apoio e incentivo.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais e Ambientais (PPGCIFA), desde a coordenação até os professores, pela estrutura acadêmica oferecida, pelos ensinamentos valiosos e pelo ambiente científico que tornou possível a realização desta pesquisa.

Ao AmazonFACE, local onde este estudo foi desenvolvido, por proporcionar a base logística e científica indispensável ao trabalho de campo. Agradeço, com carinho, a toda a equipe de coleta pelo comprometimento, dedicação e colaboração durante as atividades de campo, além da disponibilização dos dados que tornaram possível a realização desta pesquisa.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM), pelo apoio financeiro concedido, fundamental para a execução desta pesquisa.

Às minhas amigas queridas, Daiane Monteiro, Giovanna Amaral, Sandra Amaral, Wellen Oliveira e Sâmela Teixeira, e ao meu amigo Alan Ferreira, pelo incentivo, por todo apoio emocional, pelas conversas e por tornarem essa jornada mais leve e feliz. A amizade de vocês foi essencial.

A todos que, de alguma forma, contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho, meu sincero agradecimento.

RESUMO

A herbivoria é um processo ecológico fundamental que atua na transferência de energia entre níveis tróficos e influencia a dinâmica da vegetação e os ciclos biogeoquímicos em ecossistemas tropicais. Em florestas amazônicas, pode afetar a produtividade primária e a ciclagem de nutrientes, especialmente por meio da modulação da produção e da qualidade da serapilheira. Nesse contexto, esta dissertação investiga a dinâmica da produção foliar e da herbivoria em uma floresta de terra firme na Amazônia Central, no âmbito do experimento AmazonFACE, entre 2019 e 2022, avaliando a influência de variáveis climáticas, como precipitação, temperatura e umidade relativa do ar. Os resultados indicam que a dinâmica foliar não é determinada apenas pela disponibilidade hídrica, mas pela interação entre processos fisiológicos das plantas, atividade de herbívoros e condições microclimáticas. Observou-se sazonalidade na produção de biomassa foliar, com picos associados ao período seco, enquanto a herbivoria apresentou padrão distinto, com aumento em meses mais chuvosos, evidenciando desacoplamento parcial entre produção e consumo foliar. A análise revelou ainda um efeito de defasagem temporal entre herbivoria e deposição de serapilheira, indicando seu papel como integradora dos processos do dossel ao longo do tempo. Os modelos estatísticos demonstraram efeitos significativos das variáveis climáticas, especialmente quando consideradas defasagens temporais, destacando a importância de respostas ecológicas não imediatas. A precipitação se destacou como importante moduladora da atividade herbívora e da dinâmica foliar. Por fim, os resultados evidenciam a complexidade funcional das florestas amazônicas, onde interações entre fatores bióticos e abióticos influenciam a produtividade, a ciclagem de nutrientes e o balanço de carbono, contribuindo para a compreensão da resiliência desses ecossistemas frente às mudanças climáticas.

PALAVRAS-CHAVE: Sazonalidade Climática; Fenologia foliar; Floresta Amazônica.

ABSTRACT

Herbivory is a fundamental ecological process that acts in the transfer of energy between trophic levels and influences vegetation dynamics and biogeochemical cycles in tropical ecosystems. In Amazonian forests, it can affect primary productivity and nutrient cycling, especially through the modulation of litter production and quality. In this context, this dissertation investigates the dynamics of leaf production and herbivory in a terra firme forest in Central Amazonia, within the scope of the AmazonFACE experiment, between 2019 and 2022, evaluating the influence of climatic variables such as precipitation, temperature, and relative humidity. The results indicate that leaf dynamics are not determined solely by water availability, but by the interaction between plant physiological processes, herbivore activity, and microclimatic conditions. Seasonality was observed in leaf biomass production, with peaks associated with the dry season, while herbivory showed a distinct pattern, increasing in wetter months, evidencing a partial decoupling between leaf production and consumption. The analysis also revealed a time lag effect between herbivory and litter deposition, indicating its role as an integrator of canopy processes over time. Statistical models demonstrated significant effects of climatic variables, especially when considering time lags, highlighting the importance of non-immediate ecological responses. Precipitation stood out as an important modulator of herbivorous activity and leaf dynamics. Finally, the results highlight the functional complexity of Amazonian forests, where interactions between biotic and abiotic factors influence productivity, nutrient cycling, and carbon balance, contributing to the understanding of the resilience of these ecosystems in the face of climate change.

KEYWORDS: Climate Seasonality; Leaf Phenology; Amazon Rainforest

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localização da área de estudo na Amazônia Central, no município de Manaus, Amazonas, Brasil.....	26
Figura 2. Variação mensal da produção de biomassa foliar ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ mês}^{-1}$) ao longo do período de 2019 a 2022.....	36
Figura 3. Variação anual da produção de biomassa foliar ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) entre 2019 e 2022.....	37
Figura 4. Variação mensal da massa foliar por área (LMA, g m^{-2}) entre 2019 e 2022.....	38
Figura 5. Variação interanual da massa foliar por área (LMA, g m^{-2}) entre 2019 e 2022.....	39
Figura 6. Relação entre a área foliar (m^2) e a biomassa foliar (g/m^2) ao longo do período de estudo.....	40
Figura 7. Relação entre produção de biomassa foliar (g/m^2) e biomassa perdida por herbivoria (g) ao longo do período de estudo.....	41
Figura 8. Variação intra-anual do percentual médio da área foliar consumida das folhas de dossel abscindidas no período de 2019 a 2022.....	42
Figura 9. Percentual anual de área foliar consumida por herbivoria (%) entre 2019 e 2022 nos Plots 1 e 2.....	43
Figura 10. Biomassa foliar consumida por herbivoria ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) ao longo do período de 2019 a 2022 em duas parcelas experimentais.....	45
Figura 11. Efeito das variáveis climáticas sobre as variáveis resposta relacionadas à dinâmica foliar em uma floresta amazônica.....	47

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Área foliar (consumida, remanescente e total)	35
Tabela 2. Produção máxima, mínima e média anual de biomassa foliar para cada parcela monitorada (2019–2022)	37
Tabela 3. Percentual de área consumida por herbivoria foliar anual (2019–2022)	43
Tabela 4. Biomassa e porcentagem consumida (2019–2022).....	44
Tabela 5. Estatísticas descritivas das variáveis climáticas mensais (precipitação, temperatura e umidade relativa do ar) no período de 2019 a 2022.....	46
Tabela S1. Resultados dos modelos (GLMM) com lag de 2 meses.....	56
Tabela S2. Variação interanual das variáveis estudadas em duas parcelas de uma floresta da Amazônia Central entre 2019 e 2022.....	57

LISTA DE ABREVIATURAS, SIGLAS E SÍMBOLOS

INPA - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

AmazonFACE - Amazon Free-Air CO₂ Enrichment

FACE - Free-Air CO₂ Enrichment

CO₂ - Dióxido de carbono

GLMM - Modelos Lineares Generalizados Mistos (Generalized Linear Mixed Models)

ANOVA - Análise de Variância

LMA - Massa foliar por área (Leaf Mass per Area)

INMET - Instituto Nacional de Meteorologia

g - Grama

kg - Quilograma

Mg - Megagrama (1 Mg = 1 tonelada)

m² - Metro quadrado

ha - Hectare

g m⁻² - Gramas por metro quadrado

Mg ha⁻¹ - Megagrama por hectare

Mg ha⁻¹ mês⁻¹ - Megagrama por hectare por mês

Mg ha⁻¹ ano⁻¹ - Megagrama por hectare por ano

mm – Milímetro

mm mês⁻¹ - Milímetros por mês

°C - Graus Celsius

% - Porcentagem

CO₂ - Carbono

Σ - Somatório

β - Coeficiente de regressão

p - Valor de significância estatística

n - Tamanho amostral

dp - Desvio padrão

Plot - parcela experimental

Lag - Defasagem temporal

Distribuição Gamma - Distribuição para dados contínuos positivos e assimétricos

Distribuição gaussiana - Distribuição normal

Distribuição lognormal - Distribuição assimétrica para dados positivos

Sumário

1. INTRODUÇÃO	16
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	19
2.1 Herbivoria foliar	19
2.2 Influência da precipitação sobre a herbivoria em florestas tropicais	20
2.3 Influência da seca sobre a herbivoria em florestas tropicais amazônicas	21
2.4 Influência das florestas tropicais no balanço de carbono (CO ₂)	22
2.5 Serapilheira e sua importância nos ecossistemas tropicais	24
2.6 Fatores que influenciam a produção e o acúmulo de serapilheira em ecossistemas florestais	25
3. OBJETIVOS	27
3.1 Geral:	27
3.2 Específicos:	27
4. MATERIAIS E MÉTODOS	27
4.1 Área de estudo	27
4.2 Dados da produção de biomassa foliar	29
4.3 Dados da quantificação da produção de biomassa foliar	30
4.4 Dados de produção de biomassa foliar para quantificar o percentual de perda por herbivoria	31
4.5 Cálculo do percentual de perda por herbivoria	31
4.6 Conversão do percentual de perda por herbivoria em biomassa	32
4.7 Escalonamento da herbivoria para o nível ecossistêmico	33
4.8 Dados climáticos	33
4.9 Análise de dados	34
5. RESULTADOS	36
5.1 Área foliar: original, consumida e total.	36
5.2 Variações mensais e anuais da produção de biomassa de serapilheira foliar	37

5.4 Variação interanual da massa foliar por área (LMA) entre 2019 e 2022.....	41
5.5 Relação entre área foliar e biomassa foliar	42
5.7 Variações mensais e anuais do percentual de área consumida por herbivoria	43
5.8 Variação anual da biomassa foliar consumida.....	46
5.9 Variação das variáveis climáticas ao longo do período de estudo.....	47
5.10 Efeito das variáveis climáticas sobre a produção foliar e a herbivoria.....	48
6. DISCUSSÃO	50
6.1 Sazonalidade intra-anual e interanual da produção de biomassa foliar	50
6.2 Sazonalidade intra-anual e interanual da herbivoria foliar e biomassa consumida	51
6.3 Relação entre produção de biomassa foliar e herbivoria e sua integração com variáveis climáticas.....	53
6.4 Defasagem temporal e desacoplamento dos processos.....	55
7. CONCLUSÃO.....	56
8. MATERIAL SUPLEMENTAR.....	58
9. REFERÊNCIAS	60

1. INTRODUÇÃO

A herbivoria é um dos principais processos responsáveis pela transferência de energia entre níveis tróficos basais e superiores (Price, 2002; Coley e Barone, 1996; Barton e Hanley, 2013). Esse processo pode impactar diretamente o fitness das plantas, reduzindo o crescimento, aumentando a suscetibilidade a doenças e elevando a probabilidade de mortalidade (Karban e Baldwin, 1997; Züst e Agrawal, 2017), além de diminuir a quantidade e a viabilidade das sementes produzidas (Marquis, 1984; Strauss; Agrawal, 1999). Dessa forma, os herbívoros podem alterar a densidade populacional das espécies vegetais e, em última instância, modificar a estrutura e a composição das comunidades vegetais (Coley e Barone, 1996; Barton; Hanley, 2013; Züst e Agrawal, 2017).

No nível do ecossistema, a herbivoria também afeta a transferência de carbono e nutrientes do dossel para o solo, podendo impactar negativamente a produtividade primária líquida da copa em até 20% (Metcalf et al., 2014). Portanto, a herbivoria pode reduzir significativamente a captação de dióxido de carbono (CO_2) pelo ecossistema, tanto pela perda direta de área foliar fotossintética quanto pelos custos metabólicos associados à reparação dos danos (Strauss e Agrawal, 1999).

Entretanto, a herbivoria também exerce um papel crucial na ciclagem de nutrientes, funcionando como uma ponte entre o dossel e o solo (Rinker et al., 2001). Ao consumir biomassa vegetal, os herbívoros influenciam diretamente os fluxos de carbono e nutrientes no ecossistema. Resíduos orgânicos, como fezes e urina, além da abscisão de folhas verdes danificadas, contribuem para o aporte de matéria orgânica no solo. Esse material, ao passar pelo processo de decomposição, libera nutrientes que são assimilados pelas plantas e microorganismos, fechando o ciclo e mantendo a funcionalidade do ecossistema (Wardle et al., 2004). Dessa forma, a herbivoria, embora reduza a captação de carbono pelo dossel, também desempenha um papel indispensável na redistribuição de nutrientes, sustentando os processos biogeoquímicos e contribuindo para a preservação dos estoques de carbono nas florestas tropicais.

Nesse contexto, a serapilheira surge como um elemento essencial, atuando como um reservatório de nutrientes e como uma barreira protetora dos solos. Além de reduzir a erosão, ela regula a temperatura, a umidade e o fluxo de energia, criando condições microclimáticas favoráveis à regeneração natural e à conservação da biodiversidade (Vidal et al., 2007). A qualidade da serapilheira, influenciada pela herbivoria,

desempenha um papel determinante na taxa de decomposição e na disponibilidade de nutrientes, evidenciando a complexa interação entre plantas, herbívoros e processos do solo nos ecossistemas tropicais (Chapman et al., 2003). Esse impacto está diretamente relacionado ao teor de nutrientes das folhas, que, em grande parte, define a taxa de decomposição da serapilheira e a velocidade com que os nutrientes são liberados no solo (Chapman et al., 2003). Assim, a herbivoria pode influenciar indiretamente a qualidade da serapilheira ao modificar a composição e a abundância das espécies vegetais presentes na comunidade. A seleção alimentar dos herbívoros pode alterar a dominância relativa de determinadas espécies e, conseqüentemente, modificar as características funcionais do material vegetal que retorna ao solo (Allbee et al., 2022). Essas alterações podem influenciar a qualidade da serapilheira e sua decomposição, embora esses processos também dependam de características específicas das folhas, como a concentração de nutrientes, a lignina, os compostos secundários e a massa foliar por área (LMA) (Wright et al., 2004; Cornelissen et al., 2003).

A sazonalidade da serapilheira adiciona uma camada extra de complexidade a esses processos, já que os padrões de queda das folhas diferem entre espécies e entre ecossistemas tropicais e subtropicais. A queda das folhas é consequência da senescência foliar, um processo fisiológico que é controlado por mecanismos metabólicos próprios de cada espécie e afetado por condições ambientais, como fotoperíodo, temperatura, disponibilidade de água e outros fatores climáticos (Querino et al., 2023).

As mudanças climáticas podem ter impactos diretos na fenologia foliar e na herbivoria (HAMANN et al., 2021). A herbivoria foliar por invertebrados geralmente é afetada pelas variações climáticas estacionais, em função da disponibilidade e qualidade do recurso alimentar e da atividade do herbívoro (Owen-Smith, 2002; García e Ehrlén, 2009). As plantas podem sofrer maior pressão da herbivoria em determinada estação em comparação com a outra, o que afeta diretamente a produção de serapilheira da floresta (Metcalf et al. 2014). Nas florestas tropicais, durante a estação chuvosa, a água é abundante, mas há maior cobertura de nuvens, reduzindo a luz disponível na superfície. Em contrapartida, durante a estação seca na Amazônia Central, há 2-5 meses com déficit hídrico em anos normais (dependendo do local), porém a floresta recebe mais luz solar (Saleska et al., 2007)). Nesse período seco ocorre uma maior taxa de perda de folhas do dossel (produção de serapilheira) (Luizão, 1982; Luizão; Schubart, 1987), caracterizando um efeito abiótico sobre a fenologia.

As causas da sincronização do flush foliar em florestas tropicais ainda não são completamente compreendidas, podendo ocorrer em diferentes períodos sazonais, como na estação seca ou chuvosa, dependendo das condições ambientais e das espécies (Reich, 2004). A identificação desses fatores é fundamental para elucidar os mecanismos que determinam a sazonalidade da produtividade primária bruta na Amazônia Central. Além disso, compreender esses processos permite prever possíveis alterações no balanço de carbono frente às mudanças climáticas globais. Nesse contexto, a fenologia tem sido amplamente utilizada como um indicador da sensibilidade dos ecossistemas às mudanças climáticas, refletindo respostas dos ciclos biológicos às variações ambientais (Richardson et al., 2012).

Alguns estudos indicam que, entre os fatores abióticos que exercem uma influência significativa e direta na distribuição dos insetos ao longo do ano, estão a pluviosidade e a umidade relativa do ar. Isso ocorre porque, quando há uma maior disponibilidade de água, as plantas produzem mais folhas, aumentando a quantidade de recursos disponíveis para os insetos (Torres e Madi-Ravazzi, 2006). A temperatura é outro fator abiótico que muda durante as estações e, assim, pode influenciar e definir o período de ataque de muitos insetos (Silva et al., 2011). Estudos indicam que os períodos mais quentes estão associados a maiores níveis de atividade de herbivoria na região Amazônica. Por outro lado, condições mais úmidas reduzem o risco de dessecação e desidratação dos insetos, favorecendo seu desenvolvimento e sobrevivência. Dessa forma, tanto a temperatura quanto a umidade atuam de maneira complementar na regulação da atividade dos insetos herbívoros, influenciando simultaneamente seu metabolismo, sobrevivência e a disponibilidade de recursos ao longo do ano (Wolda, 1988; Basset et al., 2012).

Portanto, a herbivoria desempenha papel central na modulação da produção de serapilheira e na ciclagem de nutrientes em florestas tropicais. No entanto, as interações entre herbivoria, sazonalidade climática e dinâmica da serapilheira ainda são pouco compreendidas, especialmente em escalas temporais interanuais na Amazônia Central.

Dentro do contexto exposto, o estudo buscou entender como a herbivoria poderia influenciar a produção de serapilheira e como a sazonalidade climática modularia esse processo. Desta forma, testamos as seguintes hipóteses:

As taxas anuais de herbivoria foliar estavam relacionadas à produção de serapilheira, onde seria observada maior incidência de herbivoria nos anos com maior produção de serapilheira foliar.

Esperávamos uma variação sazonal na produção de serapilheira foliar e na herbivoria relacionada às condições climáticas. Nossa previsão era que, em meses mais secos, a produção de serapilheira deve aumentar e a porcentagem acumulada de massa foliar removida por herbivoria deveria diminuir.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Herbivoria foliar

A herbivoria foliar é uma das principais forças ecológicas que estruturam os ecossistemas terrestres, atuando na regulação da produtividade primária, na dinâmica das comunidades vegetais e na evolução das estratégias defensivas das plantas. Embora frequentemente interpretada apenas como perda de biomassa, a herbivoria constitui um importante mecanismo de controle trófico, capaz de modular fluxos de energia e nutrientes em múltiplas escalas espaciais e temporais (Wood et al., 2017).

Além da remoção de tecido vegetal, o consumo foliar afeta a eficiência fotossintética, altera padrões de alocação de recursos e desencadeia respostas fisiológicas que influenciam o balanço energético das plantas (Strauss e Agrawal, 1999; Metcalfe et al., 2014). Em escala de comunidade, esses efeitos podem influenciar trajetórias sucessionais e modificar a composição e abundância das espécies vegetais (Preisser et al., 2005).

Nos ecossistemas tropicais, onde a diversidade de plantas e herbívoros é extremamente elevada, a herbivoria desempenha papel ecológico e evolutivo ainda mais relevante. A grande variedade de defesas estruturais e químicas das plantas tropicais é resultado de milhões de anos de coevolução, originando uma intensa “corrida armamentista” entre plantas e insetos herbívoros (Ehrlich e Raven, 1964; Agrawal, 2011). As plantas, por exemplo, desenvolvem defesas físicas, como aumento da espessura cuticular e presença de tricomas, e defesas químicas, como alcaloides, taninos e terpenoides (Berhin; Nawrath; Hachez, 2022). Por outro lado, os insetos evoluem

mecanismos de detoxificação, preferências alimentares específicas e comportamentos evasivos para superar tais barreiras (Després et al., 2007; Agrawal, 2011).

Além de seu papel evolutivo, a herbivoria também reflete respostas funcionais a variações ambientais. Alterações na disponibilidade de nutrientes, aumento da concentração atmosférica de CO₂ e mudanças climáticas podem modificar a qualidade nutricional do tecido foliar e, conseqüentemente, a intensidade e o padrão de consumo pelos herbívoros (Metcalf et al., 2014; Stiling e Cornelissen, 2007). Em florestas tropicais, onde as taxas de herbivoria são naturalmente elevadas, essas mudanças podem reconfigurar a ciclagem de nutrientes e influenciar a resiliência dos ecossistemas (Bagchi et al., 2014; Wright, 2015).

Assim, compreender os mecanismos ecológicos e fisiológicos que modulam a herbivoria foliar é essencial para prever como as florestas tropicais responderão às mudanças ambientais globais, tanto em termos de produtividade quanto de estabilidade ecológica (Corrêa et al., 2008).

Diante disso, essa relação não ocorre de maneira isolada, ela é profundamente modulada por fatores climáticos, especialmente pela precipitação e pela disponibilidade hídrica, que condicionam tanto a fisiologia das plantas quanto a atividade dos herbívoros.

2.2 Influência da precipitação sobre a herbivoria em florestas tropicais

Nas florestas tropicais, a precipitação é um dos principais fatores que regulam a produtividade primária, a fenologia foliar e, conseqüentemente, a herbivoria. O regime de chuvas determina a disponibilidade de folhas novas, que são mais nutritivas, criando janelas sazonais de alta vulnerabilidade das plantas à ação de insetos herbívoros (Coley e Barone, 1996). Durante o período chuvoso, o aumento da umidade e da disponibilidade hídrica estimula a emissão de novas folhas e o crescimento de tecidos foliares com menor concentração de lignina e compostos fenólicos. Isso aumenta sua palatabilidade e digestibilidade para os insetos (Coley e Kursar, 2014; Wright e Van Schaik, 1994).

Estudos conduzidos na Amazônia central mostram que o “green-up” da floresta, ou seja, o aumento da área foliar, ocorre justamente na transição para o período úmido, quando há maior radiação solar e disponibilidade hídrica suficiente para sustentar a expansão foliar (Huete et al., 2006). Essa abundância de folhas jovens coincide com picos

de abundância de herbívoros, o que intensifica as taxas de desfolha observadas nesse período (Cunha et al., 2023). Essa sincronização entre a fenologia vegetal e os ciclos reprodutivos dos insetos é resultado de uma coevolução adaptativa às variações sazonais do ambiente tropical (Wolda, 1988; Wright e Van Schaik, 1994; Coley e Barone, 1996).

O excesso de chuvas pode reduzir a eficiência de predadores ao limitar sua atividade forrageadora, resultando em um aumento localizado da herbivoria em determinados microhabitats (Chen et al., 2019). Assim, a precipitação exerce um papel duplo, ao mesmo tempo que estimula o crescimento vegetal e a disponibilidade de alimento, também altera a dinâmica de predação e controle populacional dos herbívoros (Deguines et al., 2017).

No contexto amazônico, esse equilíbrio dinâmico entre oferta de recursos, condições microclimáticas e abundância de inimigos naturais é o que define a intensidade e o padrão espacial da herbivoria durante o período chuvoso. Em florestas intactas, a heterogeneidade estrutural e a alta diversidade funcional das espécies vegetais contribuem para amortecer os efeitos da variação pluviométrica, mantendo as taxas de herbivoria dentro de limites ecológicos estáveis (Wright, 2010; Bagchi et al., 2014). À medida que a precipitação diminui e se inicia o período seco, esse balanço ecológico se transforma.

2.3 Influência da seca sobre a herbivoria em florestas tropicais amazônicas

Durante a estação seca, as florestas amazônicas experimentam condições de déficit hídrico que afetam a fisiologia das plantas e a estrutura das comunidades de insetos. A limitação de água no solo reduz a taxa fotossintética e altera a composição química das folhas, estimulando a produção de compostos secundários de defesa, como taninos e fenóis, que reduzem a palatabilidade para os herbívoros (Coley et al., 1985; Wright, 2015). Essa resposta pode diminuir a eficiência alimentar dos insetos, levando, em alguns casos, ao aumento do consumo foliar como mecanismo compensatório frente à baixa qualidade nutricional (Mattson, 1980; Scriber e Slansky, 1981).

Em experimentos de exclusão de chuva em florestas úmidas da Amazônia, (Nepstad et al., 2002; Brando et al., 2008), observaram que a redução da umidade afetou o crescimento e a sobrevivência das plantas, além de modificar os padrões de ataque de herbívoros. Espécies com maior plasticidade fisiológica apresentaram menor perda foliar, enquanto espécies mais sensíveis ao estresse hídrico foram mais intensamente afetadas.

Esses resultados indicam que a resposta da herbivoria à seca depende da identidade funcional das espécies e da intensidade do estresse hídrico.

Além dos efeitos diretos sobre plantas e insetos, a seca também pode influenciar o controle biótico da herbivoria ao modificar interações tróficas. Períodos prolongados de déficit hídrico podem afetar negativamente populações de predadores e parasitoides, devido à redução da umidade e de micro-habitats favoráveis, alterando a dinâmica dessas comunidades (Wright et al., 2015). A diminuição desses inimigos naturais pode reduzir o controle top-down, resultando em aumentos localizados da herbivoria (Coley e Barone, 1996). Dessa forma, a seca pode tanto reduzir a herbivoria de forma generalizada, em função da diminuição das populações de insetos herbívoros, quanto intensificá-la localmente, devido a desequilíbrios nas interações tróficas.

Diante das mudanças climáticas globais, espera-se que o aumento na frequência e intensidade de eventos de seca altere profundamente esses padrões na Amazônia. A combinação de estresse hídrico, aumento da temperatura e mudanças na sazonalidade das chuvas pode dessincronizar a fenologia vegetal e os ciclos de vida dos herbívoros (Saleska et al., 2007), gerando efeitos em cascata sobre a produtividade e a dinâmica ecológica.

Com a intensificação dos períodos secos e o aumento do CO₂ atmosférico, as florestas tropicais, especialmente a Amazônia, podem ter sua capacidade de atuar como sumidouros de carbono comprometida, com implicações relevantes para a regulação climática em escala global (Brienen et al., 2015).

2.4 Influência das florestas tropicais no balanço de carbono (CO₂)

O aumento das emissões de CO₂ nas últimas décadas tem alterado o ciclo global do carbono e comprometido o equilíbrio climático (Brienen et al., 2015). As florestas tropicais, especialmente a Amazônia, exercem papel central nesse processo, atuando como sumidouros e fontes de carbono, dependendo de fatores fisiológicos, estruturais e ambientais (Brienen et al., 2015; Malhi et al., 2009). A regulação desse balanço ocorre principalmente por meio da fotossíntese, que fixa CO₂ em biomassa, troncos, folhas, raízes e necromassa, sendo posteriormente devolvido à atmosfera via respiração e decomposição. Esse equilíbrio é fortemente influenciado por clima, nutrientes e disponibilidade hídrica (Falkowski et al., 2000; Malhi et al., 2009).

As florestas tropicais armazenam cerca de 40% do CO₂ terrestre e respondem por aproximadamente um terço da produtividade primária global (Beer et al., 2010; Pan et al., 2011). Apesar dessa alta capacidade de estocagem, são ecossistemas sensíveis a perturbações. O aumento da concentração de CO₂ pode estimular a fotossíntese (efeito de fertilização), mas essa ação é limitada pela disponibilidade de nutrientes e água, podendo levar à saturação do sequestro de carbono (Brienen et al., 2015). Além disso, secas, incêndios e desmatamento têm reduzido a capacidade de absorção de carbono e, em alguns casos, transformado essas florestas em fontes líquidas de CO₂ (Negrón-juárez et al., 2015; Chambers et al., 2012; Hofhansl et al., 2016).

Nesse contexto, as interações planta-inseto desempenham papel fundamental na dinâmica desses ecossistemas e são diretamente afetadas pelas mudanças climáticas. Alterações na concentração de CO₂, temperatura e regime de chuvas influenciam simultaneamente a fisiologia vegetal e o desempenho dos insetos, podendo romper sincronias fenológicas e alterar padrões de herbivoria (Shaw & Etterson, 2012; Franks et al., 2014; Anderson & Gezon, 2015). Como organismos ectotérmicos, os insetos respondem rapidamente ao aumento da temperatura, com efeitos sobre desenvolvimento, reprodução e número de gerações ao longo do ano (Bale et al., 2002; Allen et al., 1988).

O aumento do CO₂ também altera a qualidade nutricional das folhas, elevando a relação carbono/nutrientes e reduzindo o teor de proteínas. Como resposta, muitos insetos intensificam o consumo foliar para compensar essa limitação, caracterizando a herbivoria compensatória (Cotrufo et al., 1998; Lincoln et al., 1993; Bezemer e Jones, 1998). Esse efeito pode ser potencializado pelo aumento da temperatura (Frost e Hunter, 2008). Por outro lado, o déficit hídrico pode induzir maior produção de compostos secundários, como taninos e fenóis, reduzindo a digestibilidade foliar e afetando o desempenho dos herbívoros.

Em florestas tropicais, onde as interações planta-inseto são altamente especializadas, essas alterações têm implicações amplas. Os insetos herbívoros, ao consumirem parcela significativa da produção primária, influenciam a ciclagem de nutrientes, a estrutura das comunidades vegetais e o próprio balanço de carbono (Coley, 1991). Assim, mudanças na intensidade e na natureza da herbivoria podem retroalimentar processos ecológicos em múltiplas escalas.

Portanto, o papel das florestas tropicais no balanço de carbono não depende apenas da biomassa, mas da estabilidade das interações ecológicas que sustentam seu funcionamento. Nesse contexto, a serapilheira destaca-se como componente essencial na ciclagem de nutrientes e na manutenção dos processos ecológicos desses ecossistemas.

2.5 Serapilheira e sua importância nos ecossistemas tropicais

A serapilheira constitui o elo dinâmico entre a vegetação e o solo, desempenhando papel central na manutenção da fertilidade, regulação do microclima e ciclagem de nutrientes nos ecossistemas florestais (Aragão et al., 2009; Malhi; Doughty; Galbraith, 2011). Formada pela deposição contínua de folhas, galhos, cascas, flores e restos orgânicos, ela representa a principal via de retorno da biomassa aérea ao sistema edáfico. Dentre suas frações, a folhosa é a mais representativa tanto em volume quanto em conteúdo nutricional, refletindo diretamente a fenologia e o estado fisiológico da vegetação (Alves et al., 2017; Vitousek 1984).

Do ponto de vista funcional, a serapilheira atua como uma camada protetora viva, reduzindo o impacto da chuva, prevenindo a erosão, moderando a temperatura e criando condições microclimáticas ideais para a germinação e o estabelecimento de plântulas. Ao mesmo tempo, esse material é gradualmente decomposto por bactérias, fungos e invertebrados, que transformam a matéria orgânica em compostos minerais assimiláveis pelas plantas (Farias et al., 2019). Esse processo de mineralização constitui o cerne da ciclagem biogeoquímica dos nutrientes, permitindo que elementos essenciais como nitrogênio, fósforo e potássio retornem à solução do solo e sejam reincorporados pela vegetação (Malhi et al. 2011).

Além de seu papel ecológico intrínseco, a serapilheira é um indicador sensível da integridade ambiental. Alterações na quantidade, composição ou taxa de decomposição refletem diretamente mudanças no uso do solo, degradação florestal ou distúrbios climáticos. Por isso, seu monitoramento tem sido amplamente utilizado em estudos de recuperação de áreas degradadas, em que a formação e acúmulo de serapilheira indicam a reconstituição funcional do ecossistema (Bauer; Fuhr; Schimitt, 2017).

Dessa forma, compreender os mecanismos que regulam a formação e decomposição da serapilheira é essencial para prever como os ecossistemas responderão às mudanças ambientais globais. A taxa de retorno de nutrientes ao solo determina não

apenas a produtividade da floresta, mas também sua resiliência diante de estresses climáticos e antrópicos. A serapilheira, portanto, não é apenas um subproduto da vegetação, mas um componente ativo da sustentabilidade ecológica das florestas tropicais.

2.6 Fatores que influenciam a produção e o acúmulo de serapilheira em ecossistemas florestais

A produção e o acúmulo de serapilheira refletem diretamente a interação entre o componente biótico da vegetação e as condições abióticas do ambiente, funcionando como um indicador sensível do equilíbrio do sistema planta-solo (Figueiredo Filho et al. 2003). A quantidade e a qualidade desse material são controladas principalmente pela tipologia vegetal e pelas condições climáticas, mas também por fatores como características genéticas das espécies, idade das plantas, estágio sucessional, densidade populacional e propriedades edáficas (Correia; Andrade, 2008).

Esses fatores atuam de forma integrada, determinando tanto o ritmo de deposição quanto a velocidade de decomposição da matéria orgânica. Em florestas tropicais, a elevada produtividade primária, associada a temperaturas elevadas e regime pluviométrico intenso, favorece uma produção contínua e abundante de serapilheira. No entanto, a sazonalidade climática, especialmente a variação na disponibilidade hídrica, exerce forte influência sobre esse processo.

A produção de serapilheira em florestas tropicais úmidas apresenta marcada sazonalidade, sendo frequentemente maior durante a estação seca, quando o déficit hídrico induz a senescência e a abscisão foliar como estratégias de conservação de água (Nepstad et al., 2002; Malhi et al., 2004; Brando et al., 2010). Além da disponibilidade hídrica, a radiação solar também desempenha papel relevante na dinâmica foliar, uma vez que períodos com maior incidência de luz podem estimular a produção de novas folhas e aumentar o processo de renovação das folhas de uma planta ao longo do tempo, contribuindo para a deposição de serapilheira (Wright e Cornejo, 1990; Restrepo-Coupe et al., 2013). Esses padrões refletem respostas fenológicas sincronizadas das espécies arbóreas às variações sazonais do clima (Morellato et al., 2000).

Entretanto, a relação entre clima e produção de serapilheira não é uniforme. Em condições de estresse hídrico mais intenso, especialmente quando associado a altas temperaturas, pode ocorrer redução da produção de biomassa foliar devido a limitações fisiológicas, como aumento da respiração autotrófica, fechamento estomático e redução da assimilação de carbono (Brando et al., 2008; Reich, 2014). Nesses casos, a deposição de serapilheira pode ser reduzida, refletindo restrições no crescimento vegetal. Adicionalmente, a produção de serapilheira pode ocorrer de forma pulsada, associada a eventos climáticos específicos, como transições sazonais ou períodos de maior radiação, evidenciando que esse processo não ocorre de maneira contínua ao longo do ano (Wu et al., 2016; Restrepo-Coupe et al., 2013).

Durante a estação chuvosa, por outro lado, a maior disponibilidade de água favorece a atividade microbiana e acelera a decomposição da matéria orgânica, promovendo o retorno mais rápido dos nutrientes ao solo (Brun et al., 2001; Caldeira et al., 2013; Figueiredo Filho et al., 2003). Dessa forma, a sazonalidade hídrica regula não apenas a produção, mas também o acúmulo de serapilheira nos ecossistemas tropicais.

Em escalas mais amplas, a distribuição das chuvas e o regime térmico determinam a disponibilidade hídrica e, conseqüentemente, a capacidade de ciclagem de nutrientes (Vitousek et al., 1996). Em escalas locais, fatores edáficos como teor de nutrientes, pH e textura do solo influenciam a qualidade do material depositado e o tempo de permanência da serapilheira sobre o solo. Essa heterogeneidade espacial e temporal resulta em padrões distintos de acúmulo, associados à estrutura e à dinâmica da comunidade vegetal (Facelli; Pickett, 1991).

Além dos fatores climáticos e edáficos, processos ecológicos como a herbivoria também influenciam a quantidade e a qualidade da serapilheira. A remoção de biomassa foliar por herbívoros pode reduzir o aporte direto de material ao solo, ao mesmo tempo em que altera sua composição química. Em resposta à herbivoria, as plantas podem modificar teores de nitrogênio, lignina e compostos secundários, influenciando as taxas de decomposição subsequente (Wardle et al., 2002; Frost; Hunter, 2008). Parte do material consumido é redepositada na forma de fezes, frequentemente enriquecidas em nutrientes, o que pode alterar a disponibilidade de nutrientes no solo (Metcalf et al. 2014).

A produção de serapilheira representa uma das principais vias de transferência de carbono e nutrientes da biomassa vegetal para o solo, integrando-se aos processos de formação da matéria orgânica e regulação da fertilidade edáfica (Konig et al., 2002). Durante a decomposição, esse material libera nutrientes que podem ser incorporados ao solo mineral ou armazenados nos horizontes orgânicos superficiais, sustentando a produtividade vegetal. A eficiência desse processo depende das características químicas do material (como teores de lignina, celulose e compostos fenólicos), do pH do solo e das condições microclimáticas (Haag, 1985; Alves et al., 2006).

Compreender os fatores que determinam a produção e o acúmulo da serapilheira é essencial para elucidar a dinâmica da ciclagem de nutrientes e dos estoques de carbono no solo. Esses conhecimentos fornecem subsídios para a gestão florestal sustentável, a avaliação da resiliência de ecossistemas e a compreensão das respostas das florestas tropicais às mudanças climáticas (Lopes et al., 2004).

3. OBJETIVOS

3.1 Geral:

- Quantificar a produtividade foliar e as taxas de herbivoria ao longo de 4 anos em uma floresta da Amazônia Central.

3.2 Específicos:

- Quantificar a área e massa foliar de serapilheira (folhas abscisadas) e área perdida por herbivoria entre os anos de 2019 a 2022 em uma floresta de terra firme da Amazônia central;
- Quantificar e analisar a variação da série temporal da produtividade foliar na área estudada nos anos entre 2019 e 2022;
- Investigar a influência das variáveis climáticas (temperatura, umidade relativa do ar e precipitação) na produtividade foliar e herbivoria.

4. MATERIAIS E MÉTODOS

4.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em uma floresta de terra firme na Amazônia Central, no experimento AmazonFACE, e está localizado em uma estrada de terra vicinal (ZF-2),

dentro de uma estação de pesquisa do INPA, 80 km ao norte de Manaus. A região apresenta clima tropical úmido, com temperatura média anual em torno de 26-28 °C e precipitação anual aproximada de 2.000 a 2.500 mm. Foram utilizadas duas parcelas experimentais de aproximadamente 707 m² cada, totalizando cerca de 0,141 ha de área amostrada.

A estação de pesquisa pertence ao programa AmazonFACE. O programa é um experimento de campo de alcance sem precedentes que irá expor uma área da floresta madura na Amazônia a uma concentração de CO₂ prevista para o futuro, em uma estação de pesquisa perto de Manaus, Brasil, usando a tecnologia “Free-Air CO₂ Enrichment” (FACE). Um maior conhecimento sobre o funcionamento da maior floresta tropical do mundo à luz das mudanças climáticas e o uso desse conhecimento para orientar políticas regionais sobre mitigação e adaptação às mudanças climáticas fazem parte do legado que o programa tenta estabelecer.

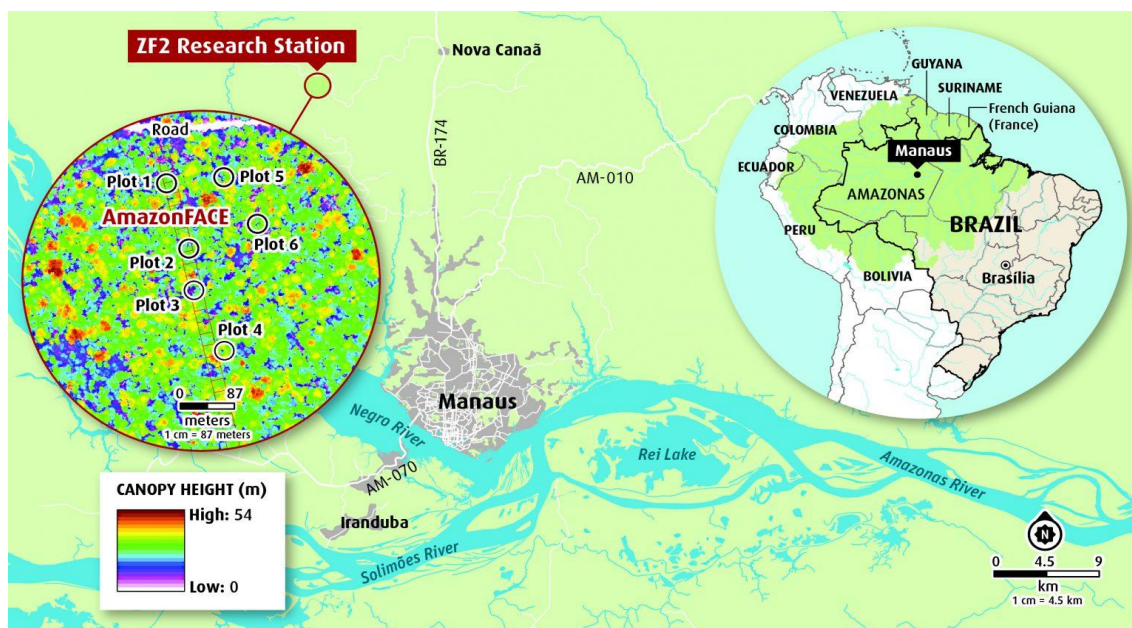


Figura 1. Localização da área de estudo na Amazônia Central, no município de Manaus, Amazonas, Brasil. A figura apresenta a posição geográfica do experimento AmazonFACE, indicando a área de floresta madura onde foram realizadas as coletas de serapilheira foliar e herbivoria foliar.

4.2 Dados da produção de biomassa foliar

A produção de serapilheira foi quantificada por meio do programa AmazonFACE. O monitoramento incluiu folhas abscisadas, galhos, frutos e outros materiais provenientes do dossel. Foram instalados 30 coletores, distribuídos em seis parcelas experimentais, com cinco coletores por parcela. Os coletores, com dimensões de 0,5 × 0,5 m (0,25 m²), foram distribuídos de forma sistemática no interior de cada parcela, de modo a representar a variabilidade espacial da deposição de serapilheira, e suspensos a aproximadamente 1 m do solo para evitar interferências decorrentes do contato com a superfície.

Para este estudo, utilizamos o banco de dados, no qual foram analisados especificamente os dados provenientes de 4 coletores pertencentes a duas parcelas (Plot 1 e Plot 2), entre os anos de 2019 e 2022. Neste contexto, o termo produção de biomassa foliar refere-se exclusivamente ao componente foliar da serapilheira, ou seja, às folhas abscisadas coletadas ao longo do período de estudo.

O material foliar foi escaneado e quantificado. Após esse procedimento, cada amostra foi triada, sendo dividida em duas frações: folhas e outros. As folhas foram então acondicionadas em bandejas de alumínio e secas em estufa a 65°C por 72 horas até atingir peso constante, e posteriormente pesadas em balança analítica de precisão. Esse procedimento garante a remoção completa da umidade residual, evitando a superestimação da biomassa seca.

A produção de biomassa foliar foi estimada com base na biomassa seca do material foliar coletado mensalmente em cada coletor, sendo expressa em gramas por metro quadrado por mês (g/m²/mês). O valor mensal de produção foi obtido pela soma da massa seca das folhas provenientes de todos os coletores ativos em cada parcela, dividida pela área de captação de cada coletor, conforme a equação:

$$\text{Produção de biomassa foliar (g/m}^2\text{/mês)} = \sum \frac{M_f}{A_c}$$

onde:

M_f = massa seca de folhas coletadas no mês (g);

A_c = área do coletor (m²).

4.3 Dados da quantificação da produção de biomassa foliar

Inicialmente, a produção de biomassa foliar foi quantificada a partir dos coletores instalados nas parcelas, sendo os valores expressos em unidade de área (g m^{-2}). Essa etapa permitiu estimar a deposição de biomassa foliar em nível amostral, refletindo diretamente o material coletado em campo.

A massa por área foliar (LMA, Leaf Mass per Area), expressa em g m^{-2} , foi utilizada como um parâmetro auxiliar para relacionar a biomassa foliar à área de folhas. O LMA representa a densidade estrutural das folhas, refletindo características funcionais importantes, como espessura, teor de lignina e investimento em tecidos de sustentação.

O LMA foi determinado pela razão entre a massa seca da folha e sua área projetada, obtida por meio de escaneamento digital e análise no software ImageJ, conforme a equação:

$$\text{LMA} = \frac{M_f}{A_f}$$

onde:

M_f = massa seca da folha (g);

A_f = área foliar projetada (m^2).

Valores mais elevados de LMA indicam folhas mais espessas e resistentes, geralmente associadas a maior longevidade foliar e menor suscetibilidade à herbivoria, enquanto valores mais baixos refletem folhas mais delgadas e potencialmente mais suscetíveis ao consumo por insetos.

Posteriormente, os dados obtidos em nível amostral foram convertidos para a escala ecossistêmica. A produção de biomassa foliar, inicialmente expressa em g m^{-2} , foi convertida para Mg ha^{-1} (megagramas por hectare), unidade padrão para estudos em nível de ecossistema. Essa conversão permitiu a extrapolação da biomassa foliar para a área monitorada, possibilitando a integração entre produção de serapilheira e processos de perda foliar.

Dessa forma, a combinação entre os valores de LMA e a produção de biomassa foliar forneceu uma abordagem integrada para a compreensão dos processos de produção e perda de biomassa no ecossistema amazônico.

4.4 Dados de produção de biomassa foliar para quantificar o percentual de perda por herbivoria

A quantificação do percentual de perda por herbivoria foi realizada a partir das folhas abscisadas coletadas nos coletores de serapilheira instalados nas parcelas experimentais. A serapilheira foi coletada mensalmente, enquanto a triagem e o escaneamento das folhas destinadas à análise de herbivoria foram realizados quinzenalmente, permitindo o processamento sistemático do material coletado ao longo do período de estudo. Foram considerados como herbivoria os sinais de remoção foliar correspondem aos danos causados por herbívoros mastigadores, grupo que produz perfurações e recortes facilmente identificáveis e quantificáveis nas folhas.

As folhas selecionadas para análise foram aquelas que apresentavam integridade morfológica adequada, permitindo mensurar de forma precisa as áreas danificadas. O procedimento de análise foi conduzido em três etapas principais. A primeira corresponde à digitalização das folhas, ou seja, as folhas abscididas foram escaneadas em alta resolução, garantindo a obtenção de imagens nítidas e padronizadas para mensuração. Posteriormente, foi feito o processamento e mensuração das áreas foliares, as imagens foram analisadas no software ImageJ, no qual foram determinadas as seguintes variáveis:

As variáveis determinadas incluíram a área foliar das folhas, quantificada por meio de análise digital no software ImageJ. A área consumida por herbivoria foi mensurada diretamente a partir das regiões removidas (cm²), enquanto a área original (cm²) correspondeu à porção intacta da lâmina foliar. A área foliar total de cada folha foi obtida pela soma entre a área consumida e a área original (cm²). Posteriormente, todos os valores foram convertidos para metros quadrados (m²), a fim de padronizar as unidades para as análises subsequentes.

4.5 Cálculo do percentual de perda por herbivoria

O percentual de perda por herbivoria foi estimado a partir da relação entre a área foliar consumida por herbívoros e a área foliar total das folhas coletadas nos coletores de serapilheira. Foram analisadas mais de 11.000 folhas, e a área foliar consumida foi

mensurada manualmente no software ImageJ, por meio da reconstrução das áreas removidas pelos herbívoros. A área foliar total foi então estimada pela soma da área original da folha com a área consumida, sendo expressa em porcentagem (%). Posteriormente, a área foliar consumida foi convertida em valores de biomassa por unidade de área (g m^{-2}), permitindo estimar a quantidade de biomassa foliar removida por herbivoria.

O cálculo inicial da taxa percentual de herbivoria seguiu a fórmula:

$$\text{Percentual de perda por herbivoria (\%)} = \left(\frac{A_c}{A_o} \right) \times 100$$

onde:

A_c = área consumida (cm^2) pelos herbívoros;

A_o = área foliar total reconstruída antes do consumo (cm^2).

4.6 Conversão do percentual de perda por herbivoria em biomassa

Para expressar a perda foliar em unidades de biomassa (g/m^2), o percentual de perda por herbivoria foi convertido em fração decimal e multiplicado pelo valor médio da massa por área foliar (LMA), conforme a equação:

$$\text{Perda de biomassa (\text{g/m}^2)} = \text{Percentual de perda por herbivoria (decimal)} \times \text{LMA (\text{g/m}^2)}.$$

Onde:

Percentual de perda por herbivoria (decimal) = valor percentual dividido por 100;

LMA (Leaf Mass per Area) = massa seca da folha por unidade de área (g/m^2).

Essa conversão permite expressar a herbivoria em termos de biomassa efetivamente removida do dossel, integrando o consumo foliar às estimativas de produção de serapilheira.

Valores de LMA foram obtidos experimentalmente a partir de amostras foliares secas e digitalizadas, utilizando a relação entre a massa seca e a área foliar reconstituída. Assim, a multiplicação da fração de área consumida pelo LMA fornece uma estimativa

robusta da quantidade de biomassa removida por herbívoros em determinada unidade de área.

4.7 Escalonamento da herbivoria para o nível ecossistêmico

O escalonamento da herbivoria para o nível ecossistêmico foi realizado com o objetivo de estimar a biomassa foliar total e a fração consumida por herbívoros na área estudada, permitindo integrar o impacto do consumo foliar às estimativas de produção de biomassa foliar.

O valor de massa foliar por área (LMA) foi calculado para cada amostra por meio da razão entre a massa seca da folha (g) e sua área (m^2), resultando em valores expressos em g m^{-2} . Para estimar a biomassa foliar perdida, a área foliar consumida (m^2/m^2) foi multiplicada pelo valor de LMA correspondente, obtendo-se inicialmente dados em g m^{-2} .

Em seguida, esses valores foram convertidos para Mg ha^{-1} (megagramas por hectare), unidade padrão para estimativas em nível ecossistêmico, permitindo a extrapolação da biomassa foliar removida por herbívoros na área monitorada. A partir dessa abordagem, foi possível quantificar a magnitude da perda foliar associada à herbivoria e sua contribuição para a dinâmica do ecossistema amazônico.

4.8 Dados climáticos

As variáveis climáticas foram analisadas no período de janeiro de 2019 a dezembro de 2022, incluindo precipitação, temperatura e umidade relativa do ar. Os dados foram obtidos por meio do site do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). Posteriormente, categorizamos os bimestres de julho-agosto e setembro-outubro como meses secos e os demais como períodos chuvosos, com base na sazonalidade da precipitação registrada para a região da Amazônia Central.

Com base nessas condições, foram calculados os seguintes parâmetros climáticos:

- Precipitação acumulada mensal (mm/mês), obtida a partir da soma das precipitações diárias;
- Temperatura média e máxima mensal ($^{\circ}\text{C}$), derivadas das médias diárias;
- Umidade relativa do ar média e máxima mensal (%), calculadas a partir das médias diárias.

4.9 Análise de dados

A análise dos dados coletados foi ao longo do período de 2019 a 2022 foi estruturada em diferentes etapas, abordando as variáveis de interesse (percentual de perda por herbivoria, produção de biomassa foliar e variáveis climáticas e suas interações).

A forma de cálculo das variáveis foi ajustada de acordo com a padronização dos dados primários. As variáveis respostas foram organizadas em séries temporais mensais e anuais.

A produção de biomassa foliar levou em consideração a área da armadilha (0,25 m²), garantindo a padronização das estimativas em base areal consistente. Para ser expressa por unidade de área (g m⁻²), considerou-se a média entre as armadilhas de cada parcela para cada data de coleta. Em seguida, os valores médios foram somados por período, permitindo a obtenção das estimativas de produção de biomassa foliar por área e por unidade temporal.

Adicionalmente, foi aplicada uma correção multiplicativa de 1,14 sobre os valores de biomassa foliar. Essa correção foi necessária para compensar a subamostragem inerente ao método de coleta, uma vez que parte do material foliar fino pode não ser totalmente retido pelas armadilhas, seja por fragmentação, decomposição inicial ou perdas durante o processo de coleta e triagem. Assim, o fator 1,14 foi utilizado como coeficiente de ajuste para tornar as estimativas mais próximas da biomassa foliar efetivamente produzida no dossel, conforme recomendado para esse tipo de abordagem metodológica.

O cálculo do percentual de perda por herbivoria foi realizado com base na relação entre a área foliar consumida e a área foliar total. Utilizamos a fórmula:

$$\text{Percentual de perda por herbivoria (\%)} = \left(\frac{\text{Área consumida}}{\text{Área foliar total}} \right) \times 100$$

A análise foi realizada por meio de imagens digitais processadas no software ImageJ e cruzadas com validações no software R.

A massa foliar por área (LMA) foi calculada como:

$$\text{LMA} = \text{Massa seca da folha} / \text{Área foliar}$$

A biomassa perdida por herbivoria foi estimada multiplicando a área consumida pelo LMA.

Foi realizada também uma análise de correlação entre variáveis estruturais da produção de biomassa foliar, especialmente entre área foliar e massa foliar, com o objetivo de avaliar a consistência entre diferentes formas de mensuração da biomassa e sua relação funcional. Essa etapa auxiliou na definição e interpretação das variáveis resposta utilizadas nas análises inferenciais.

Para avaliar diferenças entre anos, foi aplicada análise de variância tipo III (ANOVA), com o método Satterthwaite, utilizando os valores médios anuais das principais variáveis relacionadas à produção de biomassa foliar e à herbivoria foliar. Essa análise teve como objetivo testar a existência de variações interanuais significativas no sistema estudado. Foram utilizados os pacotes lmer, emmeans e multcomp).

As análises para inferir sobre a influência das variáveis climáticas na produção de biomassa foliar e no percentual de perda por herbivoria foram realizadas por meio de Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM), utilizando o pacote glmmTMB. Os modelos foram ajustados a diferentes distribuições de probabilidade, de acordo com a natureza de cada variável resposta: distribuição lognormal para o percentual de perda de área foliar por herbivoria, biomassa perdida por herbivoria e biomassa foliar produzida; distribuição gaussiana para a massa foliar por área (LMA) e a área foliar original; e distribuição Gamma para a área foliar consumida e a área foliar total. As variáveis preditoras foram compostas por temperatura média do ar, precipitação acumulada e umidade relativa do ar, e a variável aleatória foi o plot.

Todos os modelos seguiram esta estrutura:

(variável resposta ~ temp_lag2 + precip_lag2 + umi_lag2)

Nos modelos GLMM, todas as variáveis climáticas foram incluídas simultaneamente como efeitos fixos, permitindo a avaliação de seus efeitos conjuntos sobre as variáveis resposta. Além disso, foi incluído um efeito aleatório de parcela (plot), a fim de controlar a variação espacial entre áreas amostrais.

As análises foram inicialmente realizadas sem a aplicação de defasagem temporal entre as variáveis climáticas e as variáveis resposta. Posteriormente, foram testadas

defasagens temporais (lags) de diferentes períodos, sendo identificada uma resposta mais consistente das variáveis analisadas quando considerada uma defasagem de dois meses. Dessa forma, as variáveis climáticas foram posteriormente ajustadas com lag de dois meses, por meio do deslocamento temporal dos dados climáticos em relação às variáveis resposta, com o objetivo de avaliar possíveis efeitos retardados das condições ambientais sobre a dinâmica foliar. Essa abordagem permite considerar respostas ecológicas não imediatas, como ajustes fisiológicos das plantas e alterações na dinâmica populacional dos herbívoros.

Para avaliar a variação temporal das variáveis analisadas (biomassa consumida, produção de biomassa foliar e percentual de perda por herbivoria) e verificar se as variações entre os anos foram estatisticamente significativas, foi avaliada por meio de modelos lineares (ANOVA), considerando o fator ano (Year) como variável explicativa. Quando identificadas diferenças significativas ($p < 0,05$), foram realizadas comparações múltiplas entre os anos por meio do teste de Tukey, utilizando o pacote emmeans.

5. RESULTADOS

5.1 Área foliar: original, consumida e total.

Durante o período de 2019 a 2022, foram analisadas folhas provenientes das amostras de serapilheira coletadas em duas parcelas do experimento AmazonFACE, cada uma com aproximadamente 707 m² de área, totalizando cerca de 1.414 m² (0,141 ha). O número de folhas analisadas variou entre os anos e entre as parcelas, sendo que, no plot 1, os valores variaram de 1.203 a 1.974 folhas, com média de 1.710 folhas. Já no plot 2, os valores variaram de 742 a 1.511 folhas, com média de 1.062 folhas.

A área foliar original variou, no plot 1, de 4.590 a 7.599 m² ha⁻¹, com média de 6.544 m² ha⁻¹ (dp = 1.283, n = 4 anos). Já no plot 2, os valores variaram de 3.500 a 4.975 m² ha⁻¹, com média de 4.423 m² ha⁻¹ (dp = 653, n = 4 anos) (Tabela 1).

A área foliar consumida por herbivoria variou entre os anos e entre as parcelas. No plot 1, os valores variaram de 459 a 936 m² ha⁻¹, com média de 719 m² ha⁻¹ (dp = 208). No plot 2, os valores foram menores, variando de 271 a 681 m² ha⁻¹, com média de 529 m² ha⁻¹ (dp = 187) (Tabela 1).

A área foliar total (área foliar original + área herbivorada) variou entre os anos e entre as parcelas. No plot 1, os valores variaram de 5.049 a 8.239 m² ha⁻¹, com média de 7.263 m² ha⁻¹ (dp = 1.441). No plot 2, os valores foram inferiores, variando de 3.771 a 5.656 m² ha⁻¹, com média de 4.952 m² ha⁻¹ (dp = 821) (Tabela 1).

Tabela 1. Área foliar (consumida, original e total)

Ano	Plot 1			Plot 2		
	Área total	Área original	Área consumida	Área total	Área original	Área consumida
	m ² ha ⁻¹	m ² ha ⁻¹	m ² ha ⁻¹	m ² ha ⁻¹	m ² ha ⁻¹	m ² ha ⁻¹
2019	5.049	4.590	459	3.771	3.500	271
2020	8.239	7.599	640	5.297	4.652	645
2021	7.754	6.818	936	5.656	4.975	681
2022	8.009	7.170	839	5.084	4.566	518
Média	7.262,75	6.544,25	718,50	4.952,00	4.423,00	528,75
± DP	1.489,07	1.341,40	212,39	821,95	640,11	185,51

5.2 Variações mensais e anuais da produção de biomassa de serapilheira foliar

A produção de biomassa foliar apresentou variação sazonal ao longo do período analisado (2019-2022), com flutuações mensais na deposição de biomassa foliar em ambas as parcelas. No plot 1, a produtividade mensal variou aproximadamente entre 0,06 e 0,68 Mg ha⁻¹ mês⁻¹, enquanto no plot 2 os valores oscilaram entre 0,09 e 0,89 Mg ha⁻¹ mês⁻¹. Em média, a produção mensal foi de aproximadamente 0,23 Mg ha⁻¹ mês⁻¹,

evidenciando elevada variabilidade intra-anual na deposição de biomassa foliar. Os maiores valores foram registrados em meses específicos, caracterizando pulsos de queda foliar, o que indica diferenças na intensidade e heterogeneidade da deposição ao longo do ano.

Ressalta-se que o ano de 2020 apresentou lacunas na série temporal devido a limitações de amostragem associadas à pandemia de COVID-19. Especificamente, não houve coleta de dados nos meses de fevereiro, março e junho, o que afetou a representação temporal da série em ambas as parcelas e deve ser considerado na interpretação dos padrões sazonais observados.

De modo geral, ambas as parcelas apresentaram maiores valores mensais de deposição de biomassa foliar durante os meses correspondentes à estação seca (junho a outubro). Em contraste, os valores mais baixos ocorreram predominantemente durante a estação chuvosa (novembro a maio), quando a deposição de biomassa foliar apresentou menor amplitude de variação, especialmente no plot 1 (Figura 2).

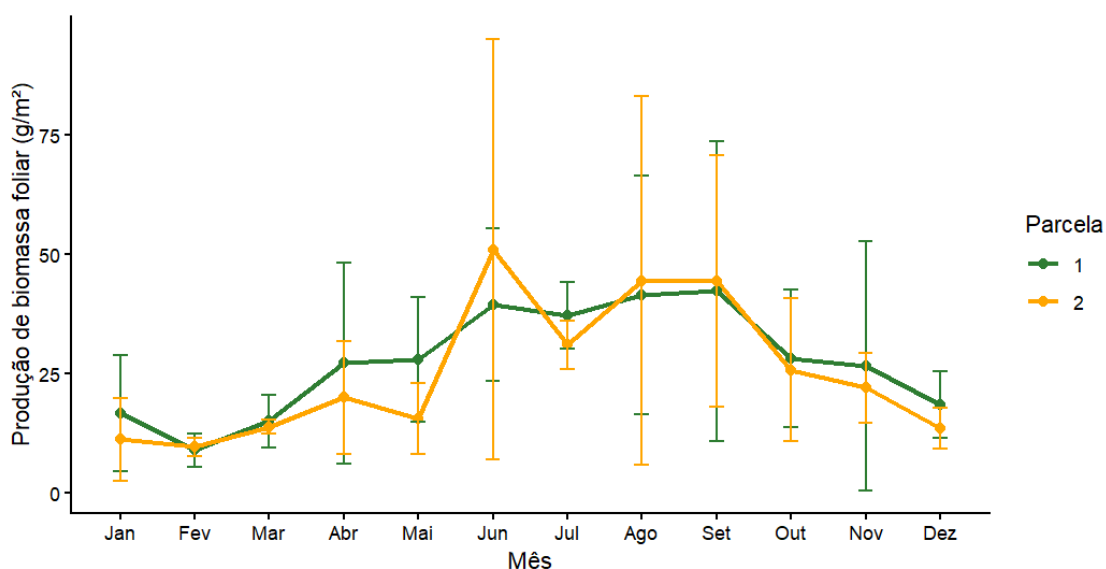


Figura 2. Variação mensal da produção de biomassa foliar (g/m^2) ao longo do período de 2019 a 2022, em duas parcelas de uma floresta madura no programa AmazonFACE, Amazônia Central.

A produção de biomassa foliar variou entre os anos e entre as parcelas ao longo do período analisado. No plot 1, os valores variaram de $2,22$ a $2,88 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, com média de $2,53 \pm 0,29 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$. No plot 2, os valores foram mais baixos e estáveis, variando de $2,00$ a $2,36 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, com média de $2,18 \pm 0,15 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$.

A produção anual de biomassa foliar, considerando conjuntamente as duas parcelas, não diferiu significativamente entre os anos de 2019 a 2022 (ANOVA, $p = 0,564$). Esses resultados indicam relativa estabilidade interanual da produção foliar ao longo do período analisado (Figura 3 e Tabela 2).

Tabela 2. Produção máxima, mínima e média anual de biomassa foliar para cada parcela monitorada (2019–2022).

Plot	Mínimo ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$)	Máximo ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$)	Média $\pm$ DP ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$)
1	2,22	2,88	$2,53 \pm 0,29$
2	2,00	2,36	$2,18 \pm 0,15$

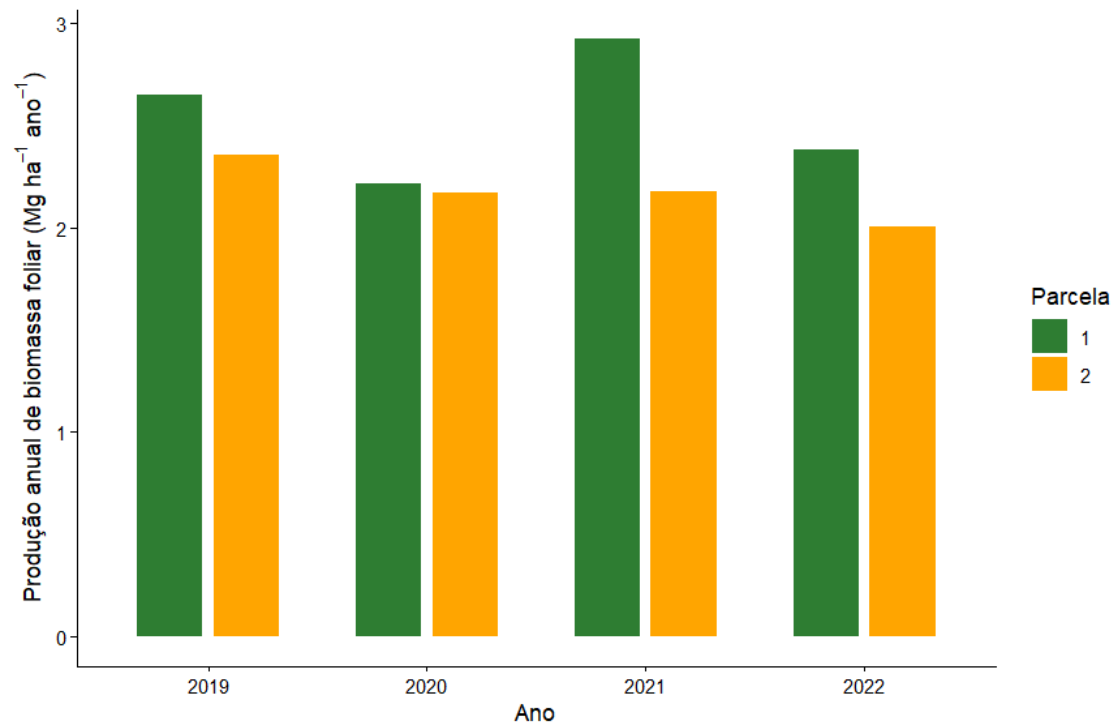


Figura 3. Variação anual da produção de biomassa foliar ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$) entre 2019 e 2022, em duas parcelas de uma floresta madura do programa AmazonFACE, Amazônia Central. Os valores representam a produção anual estimada a partir da biomassa foliar coletada mensalmente.

5.3 Variações mensais da massa foliar por área (LMA) entre 2019 e 2022

A massa foliar por área (LMA) apresentou variação intra-anual e diferenças entre as parcelas ao longo dos meses analisados (Figura 4). No Plot 1, os valores médios mensais variaram de $88,5 \pm 38,6 \text{ g m}^{-2}$, em fevereiro, a $125,0 \pm 15,3 \text{ g m}^{-2}$, em dezembro. Os menores valores ocorreram no início do ano, especialmente em fevereiro, enquanto os maiores foram observados em outubro e dezembro.

No Plot 2, os valores médios variaram de $96,1 \pm 25,9 \text{ g m}^{-2}$, em julho, a $151,0 \pm 30,0 \text{ g m}^{-2}$, em maio. Os maiores valores foram registrados em maio, março e novembro, enquanto os menores ocorreram em julho, fevereiro e dezembro.

De modo geral, o Plot 2 apresentou valores médios de LMA superiores ao Plot 1 na maior parte dos meses. As maiores diferenças entre as parcelas foram observadas em março, maio, agosto e novembro. Entretanto, em julho e dezembro, os valores de LMA foram maiores no Plot 1. Assim, os resultados indicam que a variação intra-anual do LMA ocorreu de maneira distinta entre as parcelas, com o Plot 1 apresentando maiores valores principalmente no final do ano, enquanto o Plot 2 apresentou maiores valores sobretudo entre março e maio e novamente entre agosto e novembro. Essa variação pode estar relacionada às diferenças nas características funcionais das folhas que compõem a serapilheira em cada parcela.

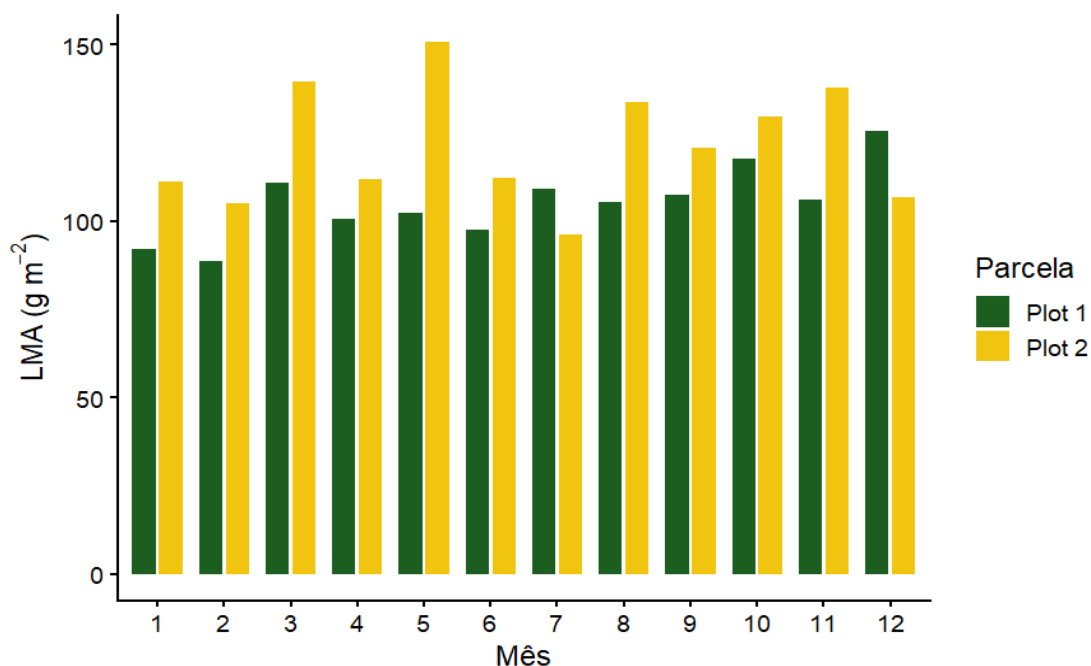


Figura 4. Variação mensal da massa foliar por área (LMA, g m^{-2}) entre 2019 e 2022, em duas parcelas, de uma floresta madura do programa AmazonFACE, Amazônia Central.

5.4 Variação interanual da massa foliar por área (LMA) entre 2019 e 2022

A massa foliar por área (LMA) variou entre os anos e entre as parcelas ao longo do período analisado (Figura 5). No plot 1, os valores variaram de 92,3 a 131,0 g m⁻². No plot 2, os valores foram mais elevados, variando de 117,0 a 132,0 g m⁻².

A distribuição dos dados apresentou variação intra-anual em todos os anos, com maior dispersão observada em 2021 e 2022. No plot 1, os valores mínimo e máximo variaram de 88,1 a 145,0 g m⁻² em 2019 e de 60,1 a 142,0 g m⁻² em 2022. No plot 2, os extremos foram de 69,6 a 162,0 g m⁻² em 2019 e de 70,6 a 143,0 g m⁻² em 2022.

De modo geral, observa-se que o plot 2 manteve valores medianos mais elevados e consistentes ao longo do período. Enquanto isso, o plot 1 apresentou maior variação interanual, especialmente em 2020 e 2022, refletindo diferenças na densidade ou no tipo de folhas depositadas entre as parcelas.

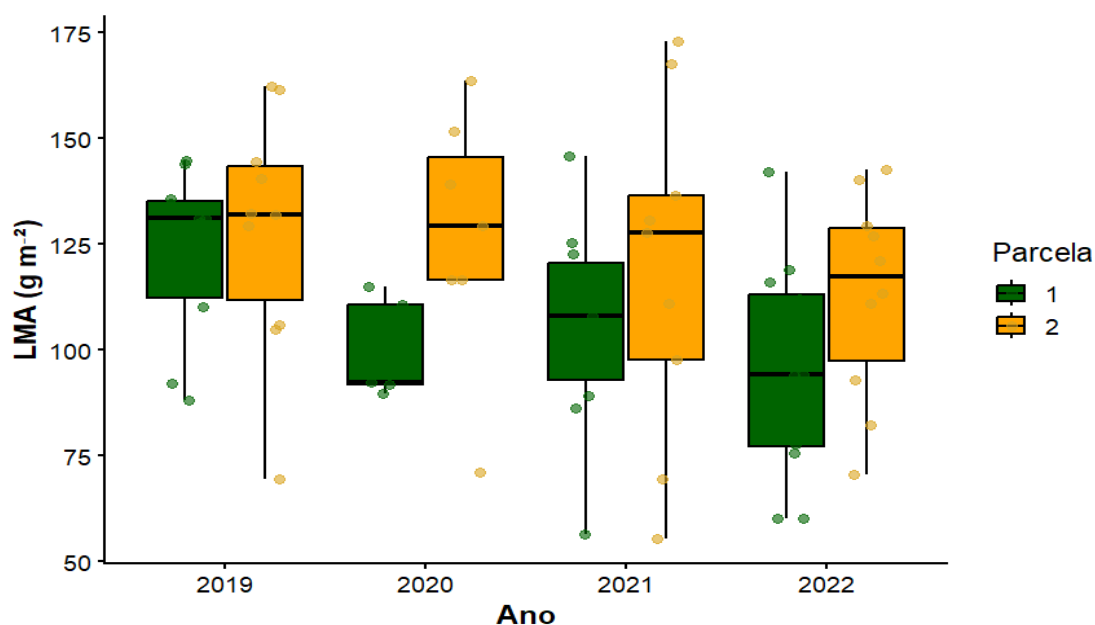


Figura 5. Variação interanual da massa foliar por área (LMA, g m⁻²) entre 2019 e 2022, em duas parcelas. Os valores foram calculados a partir da razão entre a massa seca das folhas (g) e a área foliar correspondente (m²), obtidos a partir do material coletado na serapilheira. Cada ponto representa uma observação mensal por parcela. As caixas indicam a distribuição dos dados (mediana, quartis e amplitude), e as cores representam as parcelas (verde = Plot 1; amarelo = Plot 2). Dados obtidos em uma área de floresta madura do Programa AmazonFACE, Manaus/Amazonas.

5.5 Relação entre área foliar e biomassa foliar

A biomassa foliar apresentou relação positiva e significativa com a área foliar ($R^2 = 0,622$; $p < 0,001$), indicando que aproximadamente 62,2% da variação na biomassa foliar foi explicada pela área foliar (Figura 6). Observou-se uma relação positiva entre a área foliar e a biomassa foliar, com aumento da biomassa à medida que a área foliar aumentou. O intercepto do modelo também foi significativo ($\beta = -2,212$; $p < 0,001$). A variação associada ao efeito aleatório de ano foi baixa ($dp = 0,106$), indicando leve oscilação entre os anos na relação entre as variáveis.

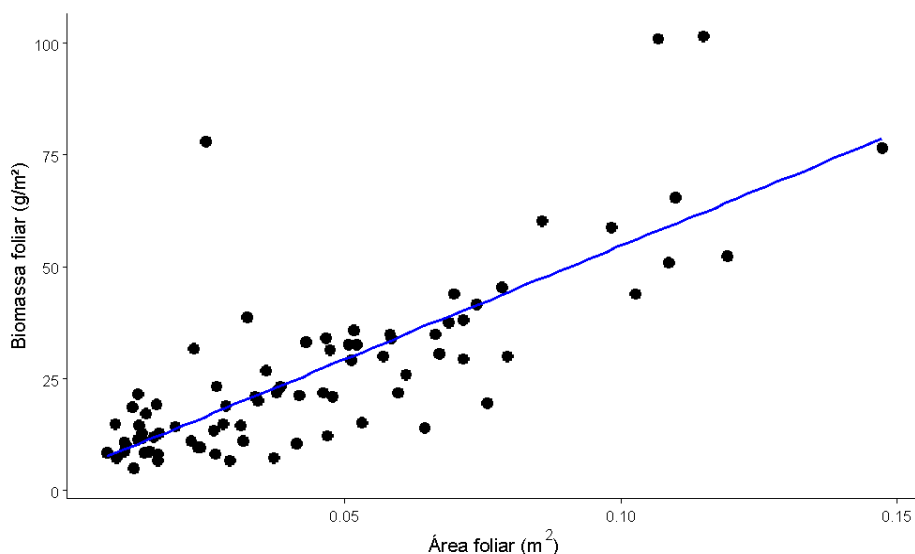


Figura 6. Relação entre a área foliar (m^2) e a biomassa foliar (g/m^2) ao longo do período de estudo.

5.6 Relação entre produção de biomassa foliar (g/m^2) e biomassa perdida por herbivoria (g)

A produção de biomassa foliar apresentou relação positiva e significativa com a biomassa perdida por herbivoria ($\beta = 27,63$; $R^2 = 0,51$; $p < 0,001$; Figura 7). Esse resultado indica que maiores valores de produção de biomassa foliar estiveram associados a maiores valores de biomassa consumida por herbívoros. A biomassa perdida por

herbivoria explicou aproximadamente 51% da variação observada na produção de biomassa foliar.

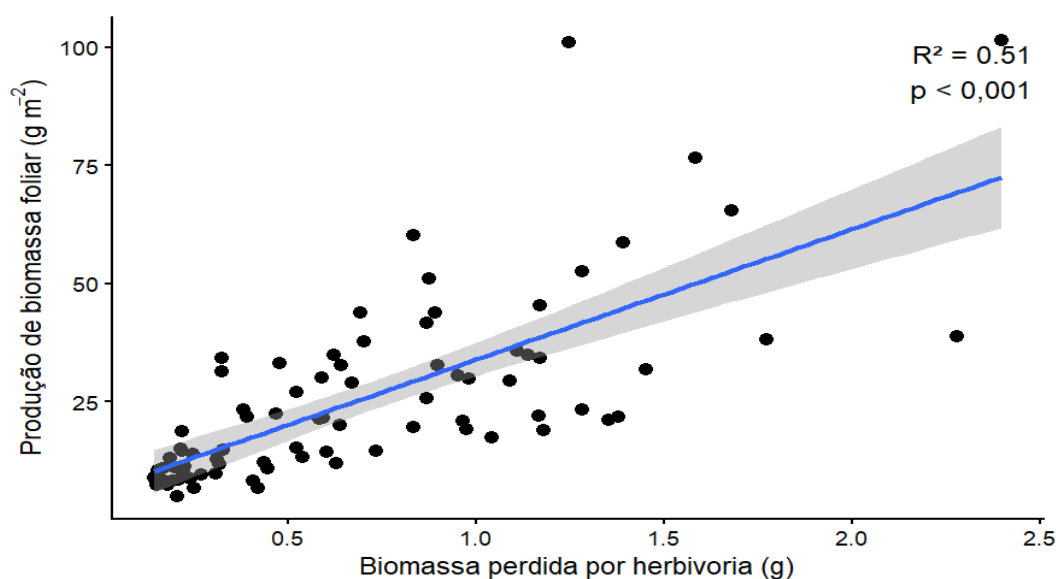


Figura 7. Relação entre produção de biomassa foliar (g/m²) e biomassa perdida por herbivoria (g) ao longo do período de estudo.

5.7 Variações mensais e anuais do percentual de área consumida por herbivoria

A herbivoria apresentou variação intra-anual (Figura 8) e interanual, além de variar também entre parcelas ao longo do período analisado. Considerando o percentual anual de área foliar consumida em cada parcela, os valores variaram de 8,81% a 15,8% no Plot 1 e de 7,94% a 14,9% no Plot 2.

Observou-se aumento acentuado da herbivoria entre 2019 e 2020 em ambas as parcelas, passando de valores próximos a 8-9% em 2019 para cerca de 15% em 2020. Nos anos de 2021 e 2022, os percentuais permaneceram elevados, porém ligeiramente menores que em 2020. O Plot 1 apresentou maior amplitude de variação ao longo do período, enquanto o Plot 2 exibiu comportamento mais homogêneo após o aumento inicial.

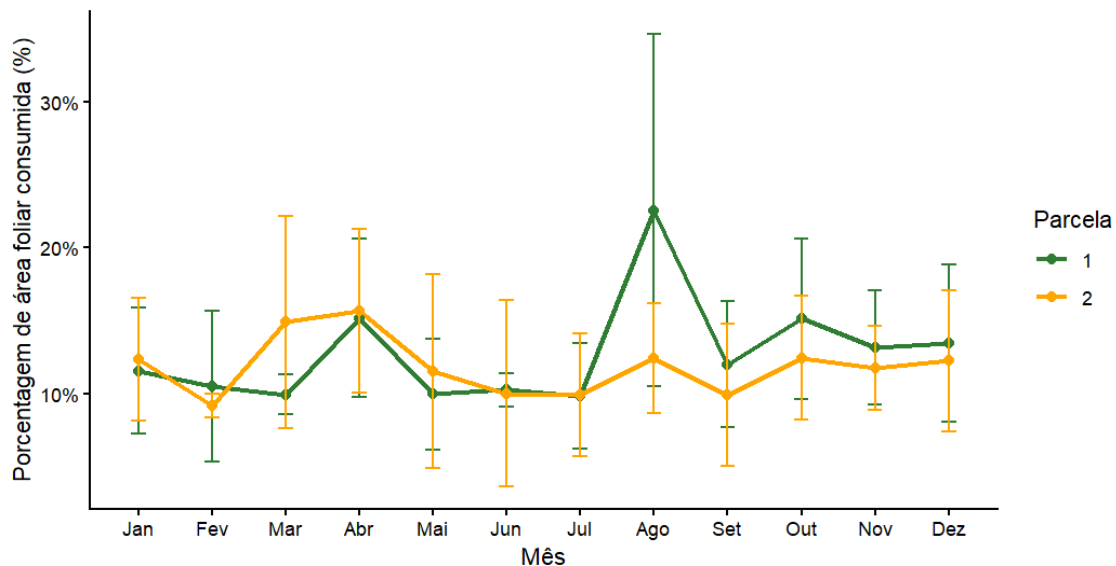


Figura 8. Variação intra-anual do percentual médio da área foliar consumida das folhas de dossel abscindidas no período de 2019 a 2022, em uma floresta madura na área do Programa AmazonFACE, Manaus/Amazonas.

Quando considerada a média do percentual de área foliar consumida entre as parcelas (Plot 1 e Plot 2), que representa o valor utilizado na análise estatística, observou-se diferença significativa entre os anos (ANOVA, $F = 8,89$; $p < 0,001$). As médias variaram de 8,38% em 2019 para 15,3% em 2020, mantendo valores elevados em 2021 (14,0%) e 2022 (13,1%), conforme apresentado na Tabela 3.

As comparações múltiplas indicaram que 2020, 2021 e 2022 apresentaram médias significativamente maiores que 2019 ($p < 0,01$), enquanto não houve diferenças significativas entre esses três anos ($p > 0,05$), evidenciando um aumento inicial da herbivoria seguido por estabilização em níveis mais elevados (Figura 9 e Tabela 3).

Tabela 3. Percentual de área consumida por herbivoria foliar anual (2019–2022)

Plot	Variável	Unidade	2019	2020	2021	2022
1	Percentual de área foliar consumida	%	8,81	15,8	14,5	13,7
2	Percentual de área foliar consumida	%	7,94	14,9	13,6	12,5
1+ 2	Média de área foliar consumida (plot 1 e 2)	%	8,38	15,3	14	13,1

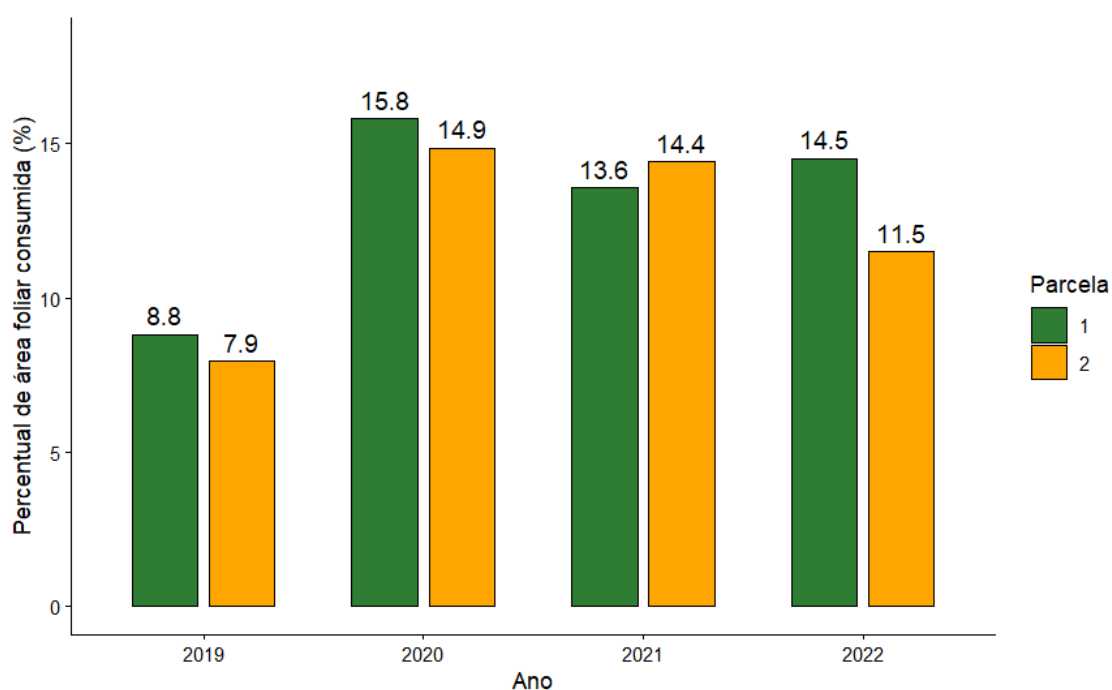


Figura 9. Percentual anual de área foliar consumida por herbivoria (%) entre 2019 e 2022 nos Plots 1 e 2. Os valores foram calculados como a razão entre a área foliar consumida e a área foliar total, sendo posteriormente convertidos em percentual (%). Dados obtidos em uma área de floresta madura do Programa AmazonFACE, Manaus/Amazonas.

5.8 Variação anual da biomassa foliar consumida

A biomassa foliar perdida por herbivoria variou entre os anos e entre as parcelas ao longo do período analisado. No Plot 1, os valores variaram de 0,0566 a 0,0984 Mg ha⁻¹ ano⁻¹, com média de 0,0745 ± 0,0184 Mg ha⁻¹ ano⁻¹. No Plot 2, os valores foram menores, variando de 0,0347 a 0,0818 Mg ha⁻¹ ano⁻¹, com média de 0,0640 ± 0,0223 Mg ha⁻¹ ano⁻¹ (Figura 10).

A biomassa foliar consumida por herbivoria apresentou variação significativa entre os anos (ANOVA, F = 5,00; p = 0,003). As comparações múltiplas indicaram aumento significativo do consumo em 2020 em relação a 2019 (p = 0,002). O ano de 2021 apresentou valores intermediários em relação a 2019, porém sem diferença estatística significativa (p > 0,05). Já em 2022, observou-se uma redução em comparação a 2020, indicando redução do consumo após o pico observado em 2020, e não foi diferente dos outros anos de 2019 e 2021 (Tabela 4).

Tabela 4. Biomassa e porcentagem consumida (2019–2022)

Variável	2019	2019	2020	2020	2021	2021	2022	2022
	Plot 1	Plot 2	Plot 1	Plot 2	Plot 1	Plot 2	Plot 1	Plot 2
Produção de biomassa foliar (Mg ha ⁻¹ ano ⁻¹)	2,65	2,36	2,22	2,17	2,88	2,18	2,38	2,00
Biomassa foliar consumida (Mg ha ⁻¹ ano ⁻¹)	0,056	0,0347	0,064	0,0818	0,0984	0,0809	0,0789	0,0586
Porcentagem de biomassa foliar consumida (%)	2,14	1,47	2,88	3,77	3,42	3,71	3,31	2,93

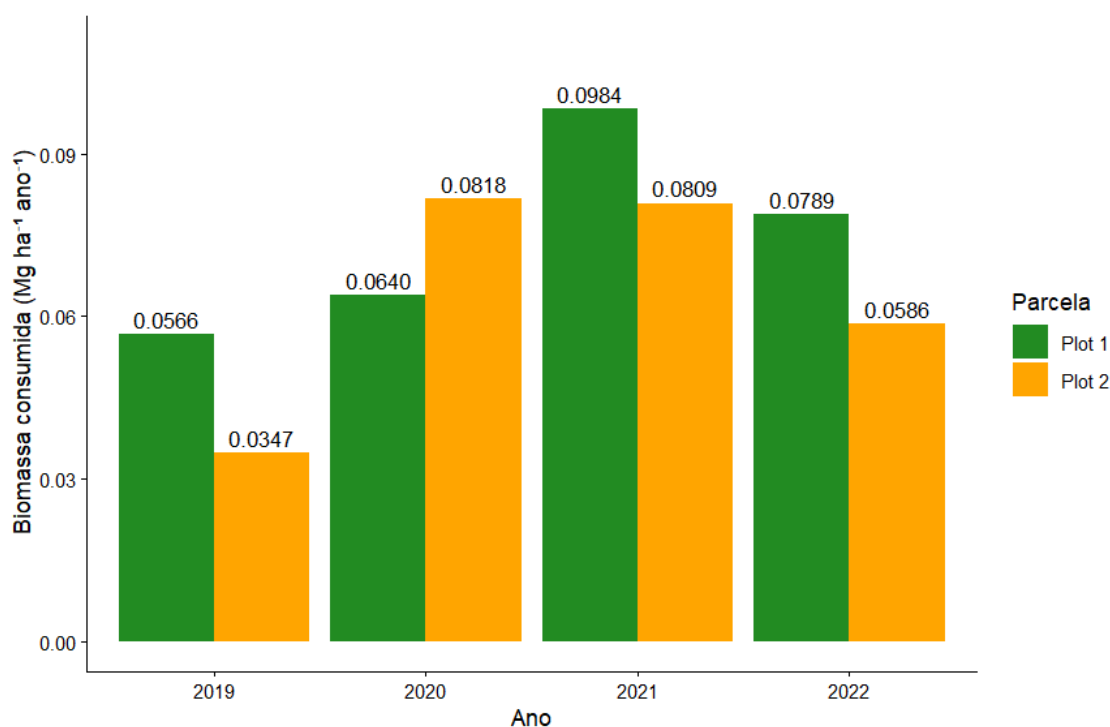


Figura 10. Biomassa foliar consumida por herbivoria ($\text{Mg ha}^{-1} \text{ano}^{-1}$) ao longo do período de 2019 a 2022 em duas parcelas experimentais. As barras representam os valores anuais de biomassa foliar consumida, estimados a partir da área foliar consumida e da massa foliar por área (LMA). As cores indicam as parcelas amostradas (verde = Plot 1; laranja = Plot 2). Os valores apresentados sobre as barras correspondem às estimativas anuais de biomassa consumida. Dados obtidos em uma área de floresta madura do Programa AmazonFACE, Amazônia Central (Manaus, AM).

5.9 Variação das variáveis climáticas ao longo do período de estudo

A precipitação acumulada em 2019 foi de $4593 \pm 95,6$ mm, com temperatura média do ar de $27,7 \pm 0,76$ °C e umidade relativa média de $74,2 \pm 6,47\%$; em 2020, a precipitação total foi de $4389 \pm 129,0$ mm, a temperatura média de $27,8 \pm 0,87$ °C e a umidade relativa média de $75,7 \pm 6,42\%$; em 2021, registrou-se a maior precipitação do período, com $4741 \pm 107,0$ mm, enquanto a temperatura média foi de $27,1 \pm 0,86$ °C e a umidade relativa média de $78,4 \pm 5,15\%$; e, em 2022, a precipitação total foi de $4455 \pm 213,0$ mm, com temperatura média de $27,8 \pm 1,17$ °C e umidade relativa média de $73,4 \pm 6,89\%$.

Tabela 5. Estatísticas descritivas das variáveis climáticas mensais (precipitação, temperatura e umidade relativa do ar) no período de 2019 a 2022.

Variável	2019	2020	2021	2022
Precipitação total (mm)	4593 ± 95.6	4389 ± 129.0	4741 ± 107.0	4455 ± 213.0
Temperatura média (°C)	27.7 ± 0.76	27.8 ± 0.87	27.1 ± 0.86	27.8 ± 1.17
Umidade média (%)	74.2 ± 6.47	75.7 ± 6.42	78.4 ± 5.15	73.4 ± 6.89

5.10 Efeito das variáveis climáticas sobre a produção foliar e a herbivoria

As variáveis climáticas tiveram efeito sobre as variáveis resposta, no entanto, observou-se que esse efeito era consistente ao considerar a condição climática dos dois meses anteriores ($\text{lag} = 2$). Portanto, neste trabalho, nos modelos apresentados, foi considerado que os padrões sazonais observados na produção de biomassa foliar e de herbivoria estão associados às condições climáticas de dois meses anteriores (Tabela S1).

A área foliar remanescente apresentou relação significativa apenas com a precipitação acumulada ($\beta = -0,00221$; $p = 0,0026$), indicando redução da área foliar remanescente com o aumento da precipitação dois meses antes. (Figura 11.a). Observou-se que a temperatura média anterior não apresenta efeito estatisticamente significativo ($\beta = -0,249$; $p = 0,212$). De forma semelhante, a umidade relativa do ar também não apresentou efeito significativo ($\beta = -0,029$; $p = 0,341$).

A área foliar total apresentou relação significativa apenas com a precipitação acumulada com defasagem de dois meses ($\beta = -0,00247$; $p < 0,001$) (Figura 11.b), indicando efeito negativo dessa variável sobre a área foliar. A temperatura média ($\beta = -0,216$; $p = 0,399$) e a umidade relativa do ar ($\beta = -0,012$; $p = 0,743$) não apresentaram efeitos significativos. Em conjunto, os resultados indicam que a precipitação ocorrida nos dois meses anteriores foi o principal fator climático associado à variação da área foliar total no período analisado.

Embora a área foliar consumida não tenha apresentado relação significativa com as variáveis climáticas (Tabela S1), a análise da proporção de área foliar perdida por herbivoria revelou relações significativas. A proporção de área consumida por herbivoria está relacionada positivamente com a precipitação acumulada dos meses anteriores ($\beta =$

0,00080; $p < 0,001$, Figura 11.c), enquanto a temperatura média e a umidade relativa do ar não apresentaram efeitos estatisticamente significativos (temperatura: $\beta = 0,164$; $p = 0,237$; umidade: $\beta = 0,010$; $p = 0,561$).

Observou-se efeito negativo da temperatura média na produção de biomassa foliar ($\beta = -0,325$; $p = 0,035$, Figura. 11.d). De forma semelhante, a umidade relativa do ar também apresentou efeito negativo significativo sobre a produção de biomassa foliar ($\beta = -0,059$; $p = 0,027$, Figura. 11.e). Por outro lado, a precipitação acumulada não apresentou efeito estatisticamente significativo ($\beta = -0,00083$; $p = 0,110$), apesar de apresentar tendência negativa.

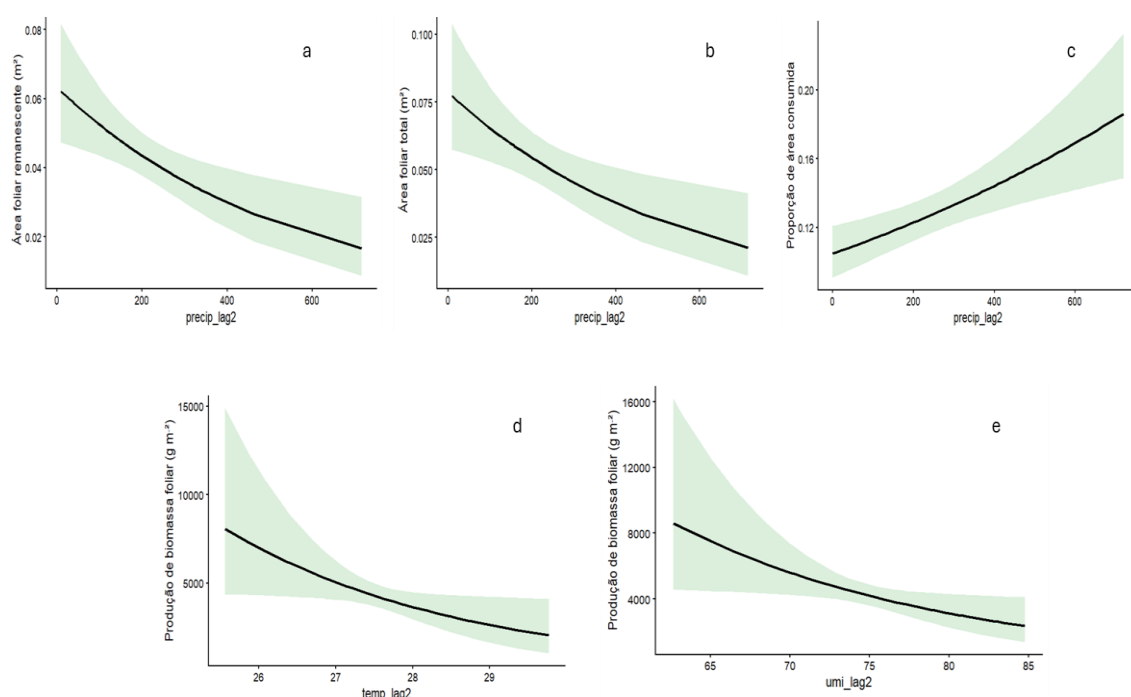


Figura 11. Efeito das variáveis climáticas sobre as variáveis resposta relacionadas à dinâmica foliar em uma floresta amazônica. Os painéis apresentam as relações entre as variáveis climáticas com defasagem temporal de dois meses (precipitação acumulada, temperatura média do ar e umidade relativa do ar) e as variáveis resposta: (a) área foliar remanescente, (b) área foliar total, (c) proporção de área foliar consumida por herbivoria e (d–e) produção de biomassa foliar. As linhas representam os ajustes dos modelos lineares generalizados mistos (GLMM), com bandas sombreadas indicando os intervalos de confiança. Os modelos incluem a parcela (Plot) como efeito aleatório. Dados obtidos

em uma área de floresta madura do Programa AmazonFACE, Amazônia Central (Manaus, AM).

6. DISCUSSÃO

A produção de serapilheira, especialmente do componente foliar, constitui um dos principais determinantes da produtividade primária líquida em florestas tropicais. No entanto, estimativas baseadas na coleta de folhas abscindidas em armadilhas tendem a subestimar a produção foliar total, uma vez que desconsideram a fração consumida por herbívoros. Nesse contexto, este estudo avaliou a relação entre a produção de serapilheira foliar e a herbivoria, bem como a influência da sazonalidade climática sobre esses processos. Esperávamos observar variação interanual na produção de serapilheira e na herbivoria, com padrões semelhantes entre ambas em um mesmo ano, além de variação sazonal associada às condições climáticas. Contudo, não se esperava que a produção de biomassa foliar e o percentual de perda por herbivoria apresentassem seus maiores valores simultaneamente no mesmo período sazonal, uma vez que a maior atividade herbívora poderia ocorrer em meses mais chuvosos, enquanto a produção foliar tende a ser maior durante a estação seca. Em contraste com a primeira hipótese, a produção de biomassa foliar não apresentou variação entre os anos, enquanto a herbivoria variou, com destaque para 2020. Em relação à segunda hipótese, a produção de serapilheira respondeu à variação climática, porém com efeitos contrastantes entre área e biomassa, enquanto a herbivoria apresentou o padrão sazonal esperado.

6.1 Sazonalidade intra-anual e interanual da produção de biomassa foliar

A produção de biomassa foliar entre 2019 e 2022 apresentou uma variação sazonal bem definida, com picos concentrados principalmente durante a estação seca. Esse padrão é amplamente descrito para florestas tropicais úmidas, especialmente na Amazônia Central, onde a queda de folhas tende a aumentar em períodos de menor disponibilidade hídrica (Wright e Cornejo, 1990; Malhi et al., 2004; Restrepo-Coupe et al., 2013). Em escala intra-anual, a elevada variabilidade mensal e a ocorrência de pulsos de deposição foliar indicam que a produção de serapilheira não ocorre de forma contínua, mas em eventos associados a mudanças ambientais, como déficit hídrico e aumento da radiação (Brando et al., 2010). Nesse contexto, os resultados indicam que a abscisão foliar é mais concentrada quando precedida por meses mais secos (menor precipitação, Figura 10.a e

10.b). Esse padrão pode ser interpretado como uma estratégia adaptativa que permite às plantas reduzir a perda de água e manter o balanço hídrico durante períodos secos (Nepstad et al., 2002; Chave et al., 2010).

Em contraste, a ausência de variação interanual significativa indica que, apesar dessa forte sazonalidade intra-anual, a produção total de biomassa foliar se manteve relativamente estável ao longo dos anos estudados, mesmo que tenha ocorrido uma variação climática entre eles (Tabela 5). Esse resultado sugere que a floresta apresenta elevada resiliência funcional, mantendo o balanço de produção mesmo diante de variações climáticas interanuais moderadas (Malhi et al., 2004; Doughty et al., 2015). Esse padrão evidencia que a principal resposta do sistema ao clima não ocorre por mudanças na quantidade total de biomassa produzida, mas sim pela reorganização temporal desses fluxos ao longo do ano. Assim, a sazonalidade anual atua como principal regulador da dinâmica foliar em escala local, enquanto as variações interanuais observadas não foram suficientes para alterar significativamente a magnitude da produção.

Do ponto de vista ecológico, essa reorganização temporal pode ter implicações importantes para outros componentes do ecossistema. Alterações na sincronia entre produção foliar, herbivoria e decomposição podem influenciar diretamente a disponibilidade de recursos e a ciclagem de nutrientes, uma vez que o funcionamento do sistema depende do acoplamento entre esses processos (Restrepo-Coupe et al., 2013; Wright et al., 2004). Nesse sentido, o padrão fenológico observada ajuda a explicar a concorrência entre produção de biomassa foliar e percentual de perda por herbivoria registrada neste estudo. Folhas jovens, produzidas durante os períodos de maior atividade foliar, apresentam maior valor nutricional e menor investimento em defesas estruturais, tornando-se mais suscetíveis ao consumo por herbívoros (Coley e Barone, 1996; Kursar e Coley, 2003). Dessa forma, a sobreposição temporal entre produção e consumo reflete a interação entre estratégias fenológicas das plantas e a dinâmica de exploração dos herbívoros.

6.2 Sazonalidade intra-anual e interanual da herbivoria foliar e biomassa consumida

Em escala intra-anual, os resultados indicam que a herbivoria foi mais intensa em meses com maior precipitação, evidenciando um padrão sazonal durante o ano. Esse

comportamento difere um pouco do esperado na literatura, que associa a dinâmica fenológica das florestas de terra firme da Amazônia Central à renovação foliar mais intensa na estação seca, período em que uma maior proporção das árvores produz folhas novas (Chave et al. 2010; 2014; Aleixo et al., 2019). A produção antecipada de folhas jovens em um período de escassez de água estaria associada a um escape temporal da herbivoria, uma vez que folhas jovens que apresentam maior valor nutricional e menor investimento em defesas estruturais e químicas tornam-se mais suscetíveis ao consumo por herbívoros (Coley e Barone, 1996; Kursar e Coley, 2003). Embora a hipótese da fuga temporal proponha que a produção de folhas durante a estação seca possa reduzir a pressão de herbivoria (Lieberman et al., 1982), os resultados deste estudo não sustentam esse padrão. Ao contrário, a maior intensidade de herbivoria foi observada nas folhas abscindidas após o período seco, sugerindo que a produção foliar e o consumo por herbívoros não ocorreram simultaneamente, mas apresentaram um possível descompasso temporal.

Nesse contexto, a herbivoria, expressa como proporção da área foliar total consumida, apresentou variação significativa entre os anos e parcelas, com valores relativamente baixos (entre aproximadamente 7% e 15%) (Tabela 2), consistentes com estimativas clássicas para florestas tropicais (Coley e Barone, 1996; Kursar e Coley, 2003). Esses valores indicam que, embora a herbivoria represente uma fração limitada da biomassa foliar total produzida, pequenas variações relativas podem refletir mudanças ecológicas importantes. Em escala interanual, a herbivoria indica que a intensidade de consumo foliar não se manteve constante ao longo do período, respondendo a mudanças nas condições ambientais. O aumento observado a partir de 2020, seguido pela manutenção de valores elevados nos anos subsequentes, sugere uma alteração nas condições do sistema que favoreceu a herbivoria, seja por maior disponibilidade de folhas jovens, seja por mudanças na dinâmica populacional dos insetos. Esse tipo de resposta é consistente com a influência de variações climáticas interanuais sobre a produção foliar e sua qualidade nutricional, fatores que afetam diretamente a atividade dos herbívoros (Malhi et al., 2004; Wolda, 1988).

Em termos ecossistêmicos, esses resultados indicam que a herbivoria atua como um componente importante no funcionamento da floresta. O consumo foliar não representa apenas perda de tecido vegetal, mas um mecanismo de redistribuição de energia e matéria, desviando parte da biomassa produzida diretamente para a cadeia

trófica e alterando o tempo de permanência do material no sistema (Barlow et al., 2007; Brando et al., 2016). Dessa forma, a herbivoria modifica a conversão da produção primária em serapilheira, atuando como um componente intermediário nos fluxos ecológicos e que deve ser considerado nos cálculos de produtividade primária líquida (PPL).

6.3 Relação entre produção de biomassa foliar e herbivoria e sua integração com variáveis climáticas

Compreender a relação entre produção de biomassa foliar e herbivoria, bem como o papel das variáveis climáticas na modulação desses processos, é essencial para interpretar os fluxos de matéria e energia ao longo do tempo na floresta amazônica. Neste sentido, diferente do que esperado quando os efeitos climáticos foram analisados de forma isolada nos modelos estatísticos, observou-se que tanto a temperatura quanto a umidade relativa apresentaram efeitos negativos sobre a produção de biomassa foliar. Esse padrão deve ser interpretado com cautela, uma vez que reflete relações estatísticas no conjunto de dados analisado e pode estar associado a interações não capturadas no modelo, bem como a condições específicas do ambiente estudado.

Temperaturas elevadas podem reduzir a produção de biomassa, uma vez que intensificam a demanda evaporativa da atmosfera, promovem o fechamento estomático e limitam a entrada de CO₂, resultando em menor assimilação líquida de carbono (Lambers et al., 2008; Taiz et al., 2017). Além disso, o aumento da temperatura eleva a respiração autotrófica, intensificando o consumo de carbono para manutenção metabólica e reduzindo a fração disponível para crescimento (Lambers et al., 2008; Bonan, 2008). No caso da umidade relativa, o efeito negativo observado pode estar relacionado a períodos de maior nebulosidade e menor incidência de radiação solar, o que reduz a disponibilidade de energia para a fotossíntese. (Bonan, 2008; Fisher et al., 2013).

Assim, em ecossistemas tropicais, a produtividade pode ser mais limitada pela disponibilidade de luz do que pela água, especialmente em períodos de alta umidade e nebulosidade. (Restrepo-Coupe et al. 2013). Adicionalmente, condições mais úmidas podem influenciar a fenologia foliar, reduzindo a sincronização na produção e queda de folhas, o que pode resultar em menor acúmulo de biomassa foliar observada na serapilheira ao longo do tempo (Reich, 2014; Wright et al., 2004). Assim, os efeitos

negativos observados refletem tanto limitações fisiológicas diretas, como restrições à fotossíntese e aumento da respiração, quanto mudanças nas condições ambientais que afetam o balanço de carbono e a dinâmica fenológica das plantas (Wright et al., 2004; Reich, 2014).

Em relação à herbivoria, os modelos indicaram relação significativa com a precipitação, sugerindo que a disponibilidade hídrica influencia a atividade dos insetos herbívoros. Em regiões tropicais, a umidade exerce papel fundamental na dinâmica desses organismos, afetando diretamente sua sobrevivência, desenvolvimento e reprodução, além de influenciar a disponibilidade e a qualidade dos recursos vegetais (Wolda, 1988; Novotny e Basset, 2005). Entretanto, esse efeito não se traduz necessariamente em maior herbivoria durante os períodos mais chuvosos. A precipitação pode atuar de forma contrastante, uma vez que eventos de chuva intensa podem limitar a atividade de forrageamento dos insetos, reduzindo o tempo de alimentação, dificultando a locomoção sobre as folhas e aumentando o risco de mortalidade, especialmente em estágios larvais mais vulneráveis (Basset et al., 2012; Filho et al., 2002). Além disso, a chuva pode promover a remoção mecânica de herbívoros e alterar características físicas das folhas, reduzindo a eficiência do consumo (Wolda, 1988).

Assim, a maior herbivoria observada no período seco sugere que, no sistema estudado, a disponibilidade de folhas jovens e a eficiência de forrageamento exercem papel mais determinante do que a precipitação isoladamente. Esse padrão reforça que a herbivoria resulta da interação entre fatores bióticos e abióticos, sendo modulada tanto pela disponibilidade de recursos quanto pelas condições ambientais que permitem sua exploração ao longo do tempo. Em conjunto, os resultados indicam que produção de biomassa foliar e herbivoria respondem a diferentes controles ambientais e não são perfeitamente sincronizadas. Enquanto a produção foliar reflete principalmente limitações fisiológicas relacionadas ao clima, a herbivoria depende da interação entre disponibilidade de recurso e respostas comportamentais dos insetos (Coley e Barone, 1996; Wolda, 1988).

Outro aspecto relevante evidenciado neste estudo foi o efeito significativo da precipitação sobre a dinâmica da área foliar. A área foliar total apresentou relação negativa com a precipitação, indicando que períodos mais úmidos estão associados a uma redução subsequente do acúmulo de área foliar na serapilheira. Esse resultado sugere que,

sob condições de maior disponibilidade hídrica, podem ocorrer processos mais intensos de renovação foliar, senescência e abscisão, resultando em maior *turnover* da biomassa foliar ao longo do tempo. Embora em diversos estudos na Amazônia Central a maior disponibilidade de água esteja associada ao aumento da produtividade primária, a dinâmica da área foliar na serapilheira reflete não apenas a produção, mas também a taxa de perda e substituição foliar (Luizão, 1989; Malhi et al., 2004; Saleska et al., 2003; Brando et al., 2010). Assim, a precipitação atua como um importante modulador da dinâmica foliar, influenciando simultaneamente tanto os processos de perda de tecido vegetal quanto a intensidade das interações planta-herbívoro no sistema.

6.4 Defasagem temporal e desacoplamento dos processos

Um aspecto fundamental observado neste estudo é a existência de uma defasagem temporal entre os processos de herbivoria e a produção de serapilheira, o que contribui para o desacoplamento entre essas variáveis ao longo do ano. Os insetos herbívoros atuam diretamente sobre as folhas ainda no dossel, enquanto os efeitos desse consumo só se tornam evidentes posteriormente na serapilheira, quando folhas danificadas, senescentes ou estruturalmente comprometidas são progressivamente abscindidas da planta. Esse atraso temporal é amplamente reconhecido em ecossistemas florestais tropicais, nos quais a serapilheira funciona como um integrador dos processos ecológicos ocorridos previamente no dossel (Barlow et al., 2007; Brando et al., 2016; Chave et al., 2010).

Esse desacoplamento temporal ajuda a explicar a ausência de sincronia consistente entre os picos de herbivoria e de produção de serapilheira observados neste estudo. A herbivoria responde de forma relativamente imediata às condições ambientais, especialmente à precipitação, que influencia diretamente a atividade, sobrevivência e mobilidade dos insetos herbívoros (Wolda, 1988; Basset, 1996; Novotny e Basset, 2005). Em contraste, a produção de serapilheira reflete processos mais integrados e de resposta mais lenta, associados à fenologia foliar, à senescência e ao acúmulo de estresse fisiológico ao longo do tempo (Wright et al., 2004; Malhi et al., 2004).

Dessa forma, a serapilheira não representa apenas uma resposta imediata às condições climáticas, mas sim um sinal cumulativo de processos que ocorrem no dossel ao longo de semanas a meses. Entre esses processos, destacam-se a senescência foliar induzida por estresse hídrico, a dinâmica fenológica das plantas e os danos bióticos

acumulados pela herbivoria, que juntos determinam o padrão observado de deposição de biomassa no solo (Lanuza et al., 2018; Brando et al., 2016; Chave et al., 2010).

7. CONCLUSÃO

Os resultados obtidos neste estudo não corroboram integralmente a primeira hipótese proposta, que previa um aumento da herbivoria associado aos períodos de maior produção de serapilheira, especialmente durante a estação seca. Embora a produção de biomassa foliar tenha apresentado variação sazonal consistente, com maior intensidade na estação seca, a herbivoria não acompanhou esse padrão de forma sincrônica. Ao contrário do esperado, os modelos lineares mistos (GLMM) indicaram que a herbivoria esteve positivamente associada à precipitação, sugerindo maior intensidade desse processo em condições mais úmidas. Esse resultado indica que a herbivoria não está diretamente acoplada aos picos de produção de serapilheira, mas responde principalmente às condições ambientais que modulam a atividade dos herbívoros, especialmente a disponibilidade hídrica e as condições microclimáticas.

Além disso, os padrões observados indicam apenas uma concorrência parcial entre produção foliar e herbivoria ao longo do ano, sem evidência de sincronia consistente entre os processos. Isso sugere que, embora ambos sejam influenciados pela sazonalidade climática, eles respondem a mecanismos ecológicos distintos, como fenologia foliar no dossel e dinâmica populacional de insetos herbívoros. A segunda hipótese também foi apenas parcialmente corroborada. A produção de serapilheira apresentou maior intensidade em períodos de menor disponibilidade hídrica, confirmando o papel da sazonalidade climática como principal regulador desse processo. No entanto, a expectativa de redução da herbivoria em condições de menor precipitação não foi confirmada, uma vez que a herbivoria apresentou resposta positiva à precipitação, indicando que sua dinâmica está mais relacionada às condições favoráveis à atividade dos herbívoros do que diretamente à disponibilidade de serapilheira.

Este estudo evidencia que a dinâmica foliar em floresta tropical é fortemente modulada pela sazonalidade climática, mas resulta da interação entre múltiplos processos ecológicos que não atuam de forma sincronizada. Os padrões observados indicam que a variação na produção e na perda de folhas não pode ser explicada por um único fator climático isolado, mas sim por um conjunto de respostas fisiológicas das plantas e de

interações bióticas ao longo do tempo. Ao integrar esses processos com variáveis climáticas, este estudo contribui para compreender como os ecossistemas tropicais respondem às variações ambientais no tempo e no espaço. Esse conhecimento é essencial para avaliar a resiliência das florestas frente às mudanças climáticas e para subsidiar previsões sobre o funcionamento futuro das florestas tropicais.

8. MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Resultados dos modelos (GLMM) com lag de 2 meses.

Variável resposta	Variável climática	Estimativa (β)	p-valor	Significativo
Proporção de área consumida	Temperatura	0,164	0,237	Não
	Precipitação	0,00080	<0,001	Sim
	Umidade	0,010	0,561	Não
LMA (g m^{-2})	Temperatura	4,597	0,639	Não
	Precipitação	0,0147	0,641	Não
	Umidade	-0,227	0,883	Não
Biomassa foliar (g m^{-2})	Temperatura	-0,325	0,035	Sim
	Precipitação	-0,00083	0,110	Não
	Umidade	-0,059	0,027	Sim
Massa perdida (g)	Temperatura	-0,113	0,480	Não
	Precipitação	-0,00051	0,359	Não
	Umidade	-0,034	0,172	Não
Área consumida (m^2)	Temperatura	6,026	0,890	Não
	Precipitação	0,247	0,130	Não
	Umidade	-0,640	0,924	Não
Área foliar total (m^2)	Temperatura	-0,216	0,399	Não
	Precipitação	-0,00247	<0,001	Sim
	Umidade	-0,012	0,743	Não
Área foliar remanescente (m^2)	Temperatura	-0,012	0,236	Não
	Precipitação	-0,000082	0,013	Sim
	Umidade	-0,00167	0,286	Não

Tabela S2. Variação interanual das variáveis estudadas em duas parcelas de uma Floresta da Amazônia Central entre 2019 e 2022.

Plot	Variável	Unidade	2019	2020	2021	2022
1	LMA	g m ⁻²	123.0	99.9	105.0	94.0
	Área consumida	m ² ha ⁻¹	459	640	936	839
	Área foliar total	m ² ha ⁻¹	5049	8239	7754	8009
	Área remanescente	m ² ha ⁻¹	4590	7599	6818	7170
	Biomassa consumida	Mg ha ⁻¹ ano ⁻¹	0.0566	0.0640	0.0984	0.0789
	Biomassa foliar	Mg ha ⁻¹ ano ⁻¹	2.65	2.22	2.88	2.38
	Folhas processadas	n	1203	1974	1815	1848
	Percentual consumido	%	9.10	7.77	12.1	10.5
2	LMA	g m ⁻²	128.0	127.0	119.0	113.0
	Área consumida	m ² ha ⁻¹	271	645	681	518
	Área foliar total	m ² ha ⁻¹	3771	5297	5656	5084
	Área remanescente	m ² ha ⁻¹	3500	4652	4975	4565
	Biomassa consumida	Mg ha ⁻¹ ano ⁻¹	0.0347	0.0818	0.0809	0.0586
	Biomassa foliar	Mg ha ⁻¹ ano ⁻¹	2.36	2.17	2.18	2.00
	Folhas processadas	n	742	1511	1198	795
	Percentual consumido	%	7.17	12.2	12.0	10.2

9. REFERÊNCIAS

- AGRAWAL, A. A. Current trends in the evolutionary ecology of plant defence. *Functional Ecology*, v.25,n.2, p.420-432, 2011. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2010.01796.x
- ALEIXO, Izabela. *Padrões fenológicos e mortalidade de árvores de terra firme na Amazônia Central*. 2019. Tese (Doutorado em Ecologia) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Manaus, 2019. 201 p.
- ALVES, A. R.; FERREIRA, R. L. C.; SILVA, J. A. A.; DUBEUX JÚNIOR, J. C. B.; SALAMI, G. Nutrientes na biomassa aérea e na serapilheira em áreas de caatinga em Floresta, PE. *Pesquisa Florestal Brasileira*, v. 37, n. 92, 2017. DOI: 10.4336/2017.pfb.37.92.1060
- ANDERSON, J. T.; GEZON, Z. J. Plasticity of phenology in plant–insect interactions under climate change. *Ecology Letters*, 2015. DOI: 10.1111/ele.12452
- ARAGÃO, L. E. O. C. et al. Above- and below-ground net primary productivity across Amazonian forests. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2009. DOI: 10.5194/bg-6-2759-2009.
- ALLEN, J. C.; BENTZ, B. J.; MOORE, J. A. Climate-induced forest stress and insect outbreaks: mechanisms and feedbacks. *Environmental Entomology*, 1988. (
- ALLBEE, Samantha A.; ROGERS, Haldre S.; SULLIVAN, Lauren L. The effects of dispersal, herbivory, and competition on plant community assembly. *Ecology*, v. 103, n. 9, 2022. DOI: 10.1002/ecy.3859.
- BAGCHI, R. et al. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature*, v. 506, p. 85–88, 2014. DOI: 10.1038/nature12911.
- BALE, J. S. et al. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, v. 8, n. 1, p. 1–16, 2002. DOI: 10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x.
- BASSET, Y. et al. Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, v. 338, n. 6113, p. 1481–1484, 2012. DOI: 10.1126/science.1226727.
- BARTON, K. E.; HANLEY, M. E. Seedling herbivory in forests: ecological and evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 44, p. 123–145, 2013. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135914.
- BEER, C. et al. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. *Science*, v. 329, p. 834–838, 2010. DOI: 10.1126/science.118498.
- BERHIN, A.; NAWRATH, C.; HACHEZ, C. Subtle interplay between trichome development and cuticle formation in plants. *New Phytologist*, v. 233, n. 3, p. 1016–1024, 2022. DOI: 10.1111/nph.17827.

- BEZEMER, T. M.; JONES, T. H. Plant–insect interactions in elevated atmospheric CO₂: quantitative and qualitative changes in herbivory. *Global Change Biology*, 1998. DOI: 10.1046/j.1365-2486.1998.00101.x.
- BRANDO, P. M. et al. Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: results of a throughfall reduction experiment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, v. 363, n. 1498, p. 1839–1848, 2008. DOI: 10.1098/rstb.2007.0031.
- BRANDO, P. M. et al. Seasonal and interannual variability of climate and vegetation indices across the Amazon. *Biogeosciences*, v. 7, p. 3175–3190, 2010. DOI: 10.5194/bg-7-3175-2010.
- BRIENEN, R. J. W. et al. Long-term decline of the Amazon carbon sink. *Nature*, v. 519, p. 344–348, 2015. DOI: 10.1038/nature1428.
- CHAMBERS, J. Q. et al. The steady-state mosaic of disturbance and succession across an old-growth Central Amazon forest landscape. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 109, n. 10, p. 3949–3954, 2012. DOI: 10.1073/pnas.1202894110.
- CHAPMAN, Samantha K. et al. Insect herbivory increases litter quality and decomposition: an extension of the acceleration hypothesis. *Ecology*, v. 84, n. 11, p. 2867–2876, 2003. DOI: 10.1890/02-0046.
- CHAVE, J. et al. Regional and seasonal patterns of litterfall in tropical South America. *Biogeosciences*, v. 7, p. 43–55, 2010. DOI: 10.5194/bg-7-43-2010.
- CHEN, C. et al. Heavy rainfall affects survival and development of insect herbivores: the ghost of climate change? *Ecology*, v. 100, n. 11, e02819, 2019. DOI: 10.1002/ecy.2819.
- COLEY, P. D.; BARONE, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 27, p. 305–335, 1996. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.27.1.305.
- COLEY, P. D.; KURSAR, T. A. On tropical forests and their pests. *Science*, v. 343, p. 35–36, 2014. DOI: 10.1126/science.1248110.
- COLEY, P. D.; BRYANT, J. P.; CHAPIN, F. S. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, v. 230, p. 895–899, 1985. DOI: 10.1126/science.230.4728.895.
- CORNELISSEN, J. H. C. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, v. 51, n. 4, p. 335–380, 2003. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- CORRÊA, P. G. et al. Herbivoria e anatomia foliar em plantas tropicais brasileiras. *Ciência e Cultura*, São Paulo, v. 60, n. 3, p. 54–57, 2008.
- COTRUFO, M. F.; INESON, P.; SCOTT, A. Elevated CO₂ reduces nitrogen concentration in plant tissues. *Global Change Biology*, 1998. DOI: 10.1046/j.1365-2486.1998.00101.x.

- CUNHA, S. et al. Herbivory and leaf expansion of *Cyathea phalerata* Mart. (Cyatheaceae) in subtropical Atlantic Forest, southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 83, e245386, 2023. DOI: 10.1590/1519-6984.245386.
- DESPRÉS, L.; DAVID, J.-P.; GIAUFFRET, C. The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 22, n. 6, p. 298–307, 2007. DOI: 10.1016/j.tree.2007.02.010.
- DEGUINES, N.; BRASHARES, J. S.; PRUGH, L. R. Rainfall alters interactions in a grassland ecological community. *Journal of Animal Ecology*, v. 86, n. 2, p. 262–272, 2017. DOI: 10.1111/1365-2656.12614.
- EHRlich, P. R.; RAVEN, P. H. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 1964. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1964.tb01674.x.
- FACELLI, J. M.; PICKETT, S. T. A. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review*, v. 57, n. 1, p. 1–32, 1991.
- FALKOWSKI, P. et al. The global carbon cycle: a test of our knowledge of Earth as a system. *Science*, v. 290, p. 291–296, 2000. DOI: 10.1126/science.290.5490.291.
- FIGUEIREDO FILHO, A. et al. Avaliação estacional da deposição de serapilheira em uma floresta ombrófila mista localizada no sul do estado do Paraná. *Ciência Florestal*, Santa Maria, v. 13, n. 1, p. 11–18, 2003.
- FRANKS, S. J. et al. Plasticity and adaptation in plant phenology under climate change. *Proceedings of the Royal Society B*, 2014. DOI: 10.1098/rspb.2014.1115.
- FROST, C. J.; HUNTER, M. D. Herbivore-induced plant responses and climate change interactions. *Annual Review of Entomology*, 2008. DOI: 10.1146/annurev.ento.53.103106.093412.
- GARCÍA, M. B.; EHRLÉN, J. Linking plant traits to herbivory: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, v. 97, n. 4, p. 743–752, 2009. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2009.01520.x.
- HAMANN, E. et al. Climate change alters plant–herbivore interactions. *New Phytologist*, v. 229, n. 4, p. 1894–1910, 2021. DOI: 10.1111/nph.17036.
- HOFHANSL, F. et al. Impact of climate extremes on carbon cycling in tropical forests. *Scientific Reports*, 2020. DOI: 10.1038/s41598-020-61868-5.
- HUETE, A. R. et al. Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. *Geophysical Research Letters*, v. 33, n. 6, 2006. DOI: 10.1029/2005GL025583.
- KARBAN, R.; BALDWIN, I. T. *Induced responses to herbivory*. Chicago: University of Chicago Press, 1997.
- LIEBERMAN, D. et al. Tropical forest structure and composition on a large-scale altitudinal gradient in Costa Rica. *Journal of Ecology*, v. 70, n. 3, p. 553–578, 1982. DOI: 10.2307/2261350.

LOPES, J. C. A. et al. Produção de serapilheira e ciclagem de nutrientes de uma floresta estacional semidecidual em zona ripária. *Revista Árvore*, v. 28, n. 6, p. 851–858, 2004. DOI: 10.1590/S0100-67622004000600004.

MALHI, Y. et al. Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 106, p. 20610–20615, 2009. DOI: 10.1073/pnas.0804619106.

MARQUIS, R. J. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Ecology*, v. 65, n. 2, p. 437–444, 1984. DOI: 10.2307/1941408.

MATTSON, W. J. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 11, p. 119–161, 1980. DOI: 10.1146/annurev.es.11.110180.001003.

METCALFE, D. B. et al. Herbivory contributes significantly to carbon and nutrient cycles in tropical forest ecosystems. *Ecology Letters*, 2013. DOI: 10.1111/ele.12233.

MORELLATO, L. P. C. et al. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica*, v. 32, n. 4b, p. 811–823, 2000.

NASCIMENTO, A. F. J. et al. Produção e aporte de carbono, nitrogênio e fósforo na serapilheira foliar do Parque Nacional Serra de Itabaiana = Production and supply of carbon, nitrogen and phosphorus in the leaf litter of National Park Serra de Itabaiana. *Ciência Florestal*, v. 28, n. 1, jan./mar. 2018. DOI: 10.5902/1980509831573.

NEPSTAD, D. C. et al. The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, v. 107, 2002. DOI: 10.1029/2001JD000360.

NEGRÓN-JUÁREZ, R. I. et al. Estudos sobre mortalidade de árvores e fluxos de carbono em florestas tropicais sob eventos de seca e distúrbios. *Global Change Biology / Ecology*, 2015. DOI: 10.1007/s00442-004-1676-2.

OWEN-SMITH, N. *Adaptive herbivore ecology: from resources to populations in variable environments*. Cambridge: Cambridge University Press, 2002.

PAIVA, J. M. V. et al. Produção de serapilheira e ciclagem de nutrientes de uma floresta estacional semidecidual em zona ripária. *Revista Árvore*, v. 28, n. 6, p. 793–800, nov./dez. 2004. DOI: 10.1590/S0100-67622004000600004.

PAN, Y. et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, v. 333, p. 988–993, 2011. DOI: 10.1126/science.1201609.

PRICE, P. W. Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research*, v. 17, p. 241–247, 2002. DOI: 10.1046/j.1440-1703.2002.00483.x.

PREISSER, E. L.; BOLNICK, D. I.; BENARD, M. F. Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator–prey interactions. *Ecology*, v. 86, p. 501–509, 2005. DOI: 10.1890/04-0719.

- QUERINO, Carlos Alexandre Santos et al. Efeitos de elementos climáticos na deposição e decomposição da serapilheira de Mata Atlântica no Estado de Alagoas. *Revista do Departamento de Geografia (USP)*, v. 43, 2023. DOI: 10.11606/eISSN.2236-2878.rdg.2022.182631.
- REICH, P. B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, v. 102, n. 2, p. 275–301, 2014. DOI: 10.1111/1365-2745.12211.
- REICH, PB, Uhl, C., Walters, MB, Prugh, L. e Ellsworth, DS (2004), Demografia e fenologia foliar na floresta tropical amazônica: um censo de 40.000 folhas de 23 espécies de árvores. *Ecological Monographs*, 74: 3-23. <https://doi.org/10.1890/02-4047>
- RESTREPO-COUPÉ, N. et al. Seasonality of tropical precipitation and leaf area index. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, v. 118, p. 1–14, 2013.
- LINCOLN, D. E.; FAJER, E. D.; JOHNSON, R. H. Plant–insect herbivore interactions in elevated CO₂ environments. *Oecologia*, 1993. DOI: 10.1007/BF00329035.
- LUIZÃO, F. J. Produção e decomposição de liteira em floresta de terra firme da Amazônia Central. Aspectos químicos e biológicos da lixiviação e remoção dos nutrientes da liteira. Manaus, 1982. Tese (Doutorado em Ecologia) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) / Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 1982. 107 p.
- LUIZÃO, F. J.; SCHUBART, H. O. R. Litter production and decomposition in a Terra Firme Forest of Central Amazonia. *Experientia*, v. 43, p. 259–265, 1987.
- RICHARDSON, A. D. et al. Terrestrial biosphere models need better representation of vegetation phenology. *Global Change Biology*, v. 18, p. 566–584, 2012. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02562.x.
- RINKER, H. B. et al. Canopy herbivory and soil ecology: the top-down impact of forest processes. *Ecology*, v. 82, n. 3, p. 701–714, 2001.
- SALESKA, S. R. et al. Amazon forests green-up during 2005 drought. *Science*, v. 318, n. 5850, p. 612, 2007. DOI: 10.1126/science.1146663.
- SCRIBER, J. M.; SLANSKY, F. The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology*, v. 26, p. 183–211, 1981. DOI: 10.1146/annurev.en.26.010181.001151.
- SHAW, R. G.; ETTERSON, J. R. Rapid climate change and plant–insect interactions: evolutionary and ecological responses. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2012.
- SILVA, A. P.; FRIZZAS, R. M.; OLIVEIRA, C. M. Seasonality in insect abundance in the “Cerrado” of Goiás State, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, v. 55, n. 1, p. 79–87, 2011.
- STILING, P.; CORNELISSEN, T. How does elevated carbon dioxide (CO₂) affect plant–herbivore interactions? A field experiment and meta-analysis. *Global Change Biology*, v. 13, p. 1823–1842, 2007. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2007.01392.x.

- STRAUSS, S. Y.; AGRAWAL, A. A. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 14, n. 5, p. 179–185, 1999. DOI: 10.1016/S0169-5347(98)01576-6.
- TORRES, F. R.; MADI-RAVAZZI, L. Seasonal variation in natural populations of *Drosophila* spp. (Diptera) in two woodlands in the State of São Paulo, Brasil. *Iheringia, Série Zoológica*, v. 96, n. 4, p. 437–444, 2006.
- VIDAL, M. M. et al. Produção de serapilheira em floresta Atlântica secundária numa paisagem fragmentada (Ibiúna, SP): importância da borda e tamanho dos fragmentos. *Brazilian Journal of Botany*, v. 30, n. 3, p. 521–532, 2007. DOI: 10.1590/S0100-84042007000300016.
- VITOUSEK, P. M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*, v. 65, n. 1, p. 285–298, 1984. DOI: 10.2307/1939481.
- ZÜST, T.; AGRAWAL, A. A. Trade-offs between plant growth and defense. *Annual Review of Plant Biology*, v. 68, p. 513–534, 2017. DOI: 10.1146/annurev-arplant-042916-040856.
- WARDLE, D. A. et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, v. 304, n. 5677, p. 1629–1633, 2004. DOI: 10.1126/science.1094875.
- WANG, D. et al. As características climáticas e da serapilheira afetam a resposta da decomposição da serapilheira à fauna do solo. *BMC Research Notes*, v. 16, art. 321, 2023. DOI: 10.1186/s13104-023-06601-x.
- WRIGHT, S. J. The future of tropical forests. *Annals of the New York Academy of Sciences*, v. 1195, p. 1–27, 2010. DOI: 10.1111/j.1749-6632.2010.05455.x.
- WRIGHT, S. J. et al. The links between leaf economics and canopy structure in a tropical forest. *Nature*, v. 428, p. 821–824, 2004. DOI: 10.1038/nature02403.
- WRIGHT, S. J. Plant responses to seasonal drought in tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 46, p. 211–231, 2015. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-112414-05421.
- WRIGHT, S. J.; VAN SCHAIK, C. P. Light and the phenology of tropical trees. *The American Naturalist*, v. 143, n. 1, p. 192–199, 1994. DOI: 10.1086/285600.
- WOOD, K. A. et al. Herbivore regulation of plant abundance in aquatic ecosystems. *Biological Reviews*, v. 92, n. 2, p. 1128–1141, 2017. DOI: 10.1111/brv.12272.
- WOLDA, H. Seasonality of tropical insects: why? *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 19, p. 1–18, 1988.