

Ricardo Ildefonso de Campos

SISBI/UFU



1000220672

MON
582.737
C198i
TES/MEM

**INSETOS SOBRE PLANTAS: EFEITO DO ESTÁGIO DE
DESENVOLVIMENTO DE *Anadenanthera macrocarpa*
(MIMOSACEAE) SOBRE ASSEMBLÉIAS DE FORMIGAS E
INSETOS HERBÍVOROS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Orientador

Prof. Dr. Heraldo Luís de Vasconcelos

Co-orientador

Prof. Dr. Sérvio Pontes Ribeiro

UBERLÂNDIA
Fevereiro - 2005

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Biblioteca

SISBI/UFU

1

220672

FU00034897-3

FICHA CATALOGRÁFICA

Elaborado pelo Sistema de Bibliotecas da UFU / Setor de
Catalogação e Classificação

C1981 Campos, Ricardo Ildefonso de.
Insetos sobre plantas : efeito do estágio de desenvolvimento de *Anadenanthera macrocarpa* (Mimosaceae) sobre assembléias de formigas e insetos herbívoros / Ricardo Ildefonso de Campos. - Uberlândia, 2005.
52f. : il.
Orientador: Heraldo Luís de Vasconcelos.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.
Inclui bibliografia.
1. *Anadenanthera macrocarpa* - Teses. 2. Relação inseto-planta - Teses. 3. Mimosacea - Teses. 4. Plantas - Desenvolvimento - Teses. 5. Nectários - Teses. 6. Ontogenia - Teses. I. Vasconcelos, Heraldo Luís de. II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 582.737(043.3)

Ricardo Ildefonso de Campos

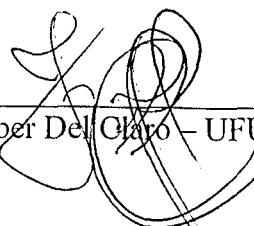
**INSETOS SOBRE PLANTAS: EFEITO DO ESTÁGIO DE
DESENVOLVIMENTO DE *Anadenanthera macrocarpa*
(MIMOSACEAE) SOBRE ASSEMBLÉIAS DE FORMIGAS E
INSETOS HERBÍVOROS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

Aprovada em 28 de fevereiro de 2005



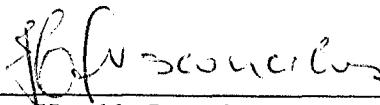
Prof. Dr. Jacques Hubert Chales Delabie – UESC-BA



Prof. Dr. Kleber Del Chiaro – UFU-MG



Prof. Dr. Kátia Gomes Facure (suplente) – UFU-MG



Prof. Dr. Heraldo Luís de Vasconcelos
Orientador

Uberlândia
Fevereiro 2005

Agradecimentos

Agradeço primeiramente ao meu orientador Prof. Dr. Heraldo Luís de Vasconcelos pela paciência, dedicação e ensinamentos que foram de fundamental importância para a realização do trabalho. Não esquecendo do meu companheiro e co-orientador Prof. Dr. Sérvio Pontes Ribeiro pelas idéias e sugestões e pela possibilidade de continuar trabalhando na Mata Atlântica, em especial no Parque Estadual do Rio Doce, que eu tanto amo. Também agradeço de coração a minha mãe Maria Aparecida Leal da Silva, ao meu pai Geraldo Ildefonso de Campos e ao meu irmão Geraldo Ildefonso de Campos Filho por todo amor e dedicação dados a mim na época do mestrado. Sem esquecer é claro uma das mais importantes mulheres em minha vida, meu atual e grande amor Kelly Cordeiro Spena pela paciência, dedicação e também pela ajuda na escrita do manuscrito. Amo-te minha linda!

Agradeço de coração todos os meus amigos que integraram a equipe de coleta no Parque (a inesquecível “equipe-então”): Frederico de Siqueira Neves, Janaína Pizzati Soares, Tereza Telles Gonçalves, Ronara de Souza Ferreira, Wesley Duarte da Rocha, os super amigos, escaladores e guardas-parque: Geraldo dos Santos Adriano, “Canela” e Rogério Marcelino Correia, “Manu Fly” e a nossa super mãe e cozinheira Maria do Carmo (a inusitada “Duca”).

A todos os amigos do LEIS e em especial a Renata Pacheco do Nascimento e Cauê Thomé Lopes pelo apoio, paciência e companhia em laboratório. Sem esquecer é claro aos meus camaradas da república Alexandre Gabriel Franchin e Ronan Caldeira Costa pelas baladas e risadas que juntamente a todos meus amigos do mestrado foram também decisivas para a realização deste trabalho.

Agradecimentos também para toda a equipe do Parque Estadual do Rio Doce que sempre nos forneceu total apoio nas coletas. Em especial; Marcus Vinícius de Freitas, diretor do parque; sem esquecer os que mais conhecem as trilhas, os guardas-parque: Marcos Lima Francisco, “Marquinhos”, Valdemar Queiroga dos Santos, “Seu Valdemar”.

Gostaria também de agradecer as entidades que tiveram grande importância para o desenvolvimento da pesquisa. São elas: o Instituto Estadual de Florestas pela permissão de coleta e pela estrutura oferecida no PERD; ao CNPq pela bolsa a mim fornecida; ao programa PELD/CNPq pelo financiamento a pesquisa; ao Laboratório de Ecologia Evolutiva de Herbívoros de Dossel e Sucessão Natural, ICEB/UFOP pelo apoio financeiro e logístico; ao Laboratório de Ecologia de Insetos Sociais (LEIS/UFU) por todo apoio relacionado a triagem e identificação do material biológico; ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais pela possibilidade de realização do curso de mestrado;

Aos colaboradores de fora, gostaria de agradecer ao Prof. Dr. Jacques Hubert Charles Delabie (CEPLAC/BA) pela identificação das formigas.

Agradeço também a todos que, não foram citados e que de uma forma ou de outra me ajudaram a cumprir mais essa meta em minha vida.

Resumo

Campos, R. I. 2005. Insetos sobre plantas: Efeito do estágio de desenvolvimento de *Anadenanthera macrocarpa* (Mimosaceae) sobre assembléias de formigas e insetos herbívoros. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. 52p.

O crescimento e a ontogenia são importantes processos do desenvolvimento das plantas. O primeiro está relacionado com a fisiologia do vegetal e consiste no incremento em altura e na complexidade da copa sem que necessariamente haja uma mudança na expressão gênica da planta. Já o segundo consiste em um caso especial e passageiro do desenvolvimento de plantas, que é gerada por uma troca na expressão gênica, ocorrendo principalmente nos meristemas de crescimento, resultando em mudanças abruptas nas estruturas vegetativas através de toda planta. Os processos de desenvolvimento de árvores podem influenciar efetivamente na distribuição de insetos arborícolas, embora estudos neste sentido sejam raros. Dessa forma, o objetivo do trabalho foi determinar o efeito do estágio de desenvolvimento de *Anadenanthera macrocarpa* (uma planta mirmecófila e homoblastica) sobre assembléias de formigas e insetos herbívoros associados, e suas potências consequências para a herbivoria da planta. O estudo foi realizado durante os meses de janeiro e fevereiro de 2004 no Parque Estadual do Rio Doce (PERD). Foram amostrados 30 indivíduos de *A. macrocarpa* em diferentes estágios de desenvolvimento, desde indivíduos jovens (maiores que 2 m de altura) até emergentes com até 40 m de altura. Para a coleta de formigas e insetos herbívoros nas plantas de diferentes tamanhos, foi utilizado o método do batimento (*beating*), sendo que especificamente para a coleta de formigas utilizou-se adicionalmente armadilhas do tipo pitfall contendo iscas de sardinha. A partir de uma série de medidas estruturais da planta, a variável altura foi escolhida como a melhor representativa de estágio de desenvolvimento de *A. macrocarpa* e então foi empregada em todas as análises. Indivíduos mais altos apresentaram tronco de maior diâmetro, copas mais volumosa e com uma arquitetura mais complexa. Houve um aumento significativo na riqueza e abundância média de formigas e insetos herbívoros por amostra com o aumento da altura da planta. Do mesmo modo, a altura da planta teve um efeito significativo sobre a composição de espécies de formigas e insetos herbívoros, sendo que a fauna de árvores de sub-bosque e dos estratos intermediários representa um subconjunto das espécies encontradas no dossel. Finalmente, observou-se uma relação negativa entre a área foliar perdida média e a abundância de formigas, independentemente da altura da planta, indicando que formigas atuam com agentes bióticos de defesa em *A. macrocarpa*. O aumento na abundância e diversidade de formigas e herbívoros em árvores maiores está relacionado ao aumento da heterogeneidade da copa e do ambiente de entorno no habitat de dossel. Embora formigas e insetos herbívoros sejam insetos com biologia bem diferentes, eles responderam de forma similar e com intensidades diferentes às mudanças atreladas ao desenvolvimento da planta.

Palavras-chave: interação inseto-planta, desenvolvimento de plantas, formigas, insetos herbívoros, herbivoria, nectários extraflorais, dossel, ontogenia.

Abstract

Campos, R. I. 2005. Insects on plants: Effect of the development stage of *Anadenanthera macrocarpa* (Mimosaceae) on ants and herbivore insects assembles. Thesis for Master degree. UFU. Uberlândia, MG, Brazil. 52p.

Growth and ontogeny are important processes in plant development. The first is related with the plant physiology and consists in the increment in crown height and in complexity without change in the plant's gene expression. The second consists of a special case of plant development that is generated by a change in gene expression, occurring mainly in the meristem, and which results in abrupt changes in the vegetative structures throughout the plant. The processes of tree development can influence the distribution of insects in crowns, although studies on this are scarce. Therefore, the aim of this work was to determine the effect of the developmental stage of *Anadenanthera macrocarpa* (a mirmecophilous and homoblastic plant) on ant and herbivore insect assemblages, and their consequences for plant herbivory. The study was conducted between January and February 2004 in the Rio Doce State Park (PERD). Ants and insect herbivores were sampled in 30 individuals of *A. macrocarpa* from different developmental stages, from young individuals (> 3 m in height) to emergent trees (up to 40 m). Ants were collected using pitfall traps and beating, while insect herbivores with beating only. Among several other measures of plant structure, the variable height was chosen as the best representative of *A. macrocarpa* development stage and then it was used in all analyses. Larger individuals presented a greater tree trunk, a larger crown and a more complex architecture. There was a significant increase in both the abundance and species richness of ants and herbivore insects with an increase in plant height. In addition, plant height had a significant effect on the species composition of ants and herbivore insects. In general, the species found in small- and medium-sized trees consisted of a subset of the species found in larger, canopy trees. There was a negative effect of ant abundance on herbivory levels, which was independent of the plant height, suggesting that ants act as biotic defense agents of *A. macrocarpa*. Although ants and herbivore insects had different biology, they responded in a similar way, although with different intensities, to the changes generate by the plant's development. It is likely that the observed increase in the abundance and species richness of ants and herbivores is related to the greater heterogeneity of the crown and surrounding environment in the canopy habitat.

Key words: ant-plant interaction, plant development, ants, insect herbivore, herbivory, extrafloral nectaries, canopy, ontogeny.

Sumário

INTRODUÇÃO.....	01
MATERIAL E MÉTODOS	
Área de estudo.....	05
Desenho amostral.....	07
Análise estatística.....	14
RESULTADOS	
Formigas.....	16
Insetos herbívoros.....	23
Formigas X Insetos herbívoros.....	31
DISCUSSÃO	
Formigas.....	32
Insetos herbívoros.....	35
Formigas X Insetos herbívoros.....	38
CONCLUSÕES.....	41
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	42

Introdução:

O crescimento e a ontogenia são importantes processos do desenvolvimento das plantas (Fortanier & Jonkers 1976). O primeiro está relacionado com a fisiologia do vegetal e consiste no incremento em altura e na complexidade da copa sem que necessariamente haja uma mudança na expressão gênica da planta. Mudanças no processo de crescimento poderão ocorrer por simples variações no habitat de entorno (p.ex. luz, umidade e disponibilidade de nutrientes), sendo independentes do genoma (Lawson & Poethig 1995). Já a ontogenia, apesar de ser um processo mais freqüente no estágio embrionário, também é importante para o desenvolvimento de organismos já formados. Para plantas a ontogenia consiste em uma troca na expressão gênica, ocorrendo principalmente nos meristemas de crescimento (Wiltshire et al. 1994), resultando em mudanças abruptas nas estruturas vegetativas através de todo o vegetal (Poethig 1990, Jones 1999). Um exemplo de mudança ontogênica acontece em plantas heteroblásticas (p.ex. *Eucalyptus* spp.), onde há uma substituição abrupta de folhas em apenas uma parte da copa. Assim, nessas plantas, as folhas da parte superior da copa passarão de folhas típicas da fase juvenil para típicas da fase adulta, sendo estas química e morfologicamente diferentes das anteriores (Waltz & Whitham 1997, Jones 1999, Lawrence et al. 2003). Um outro exemplo de ontogenia em plantas são as várias mudanças geradas pela maturação (Wiltshire et al. 1998). Neste caso, por meio de uma determinação genética partes vegetativas específicas da planta passarão a dar origem a estruturas reprodutivas (flores, frutos e sementes). A ontogenia, juntamente com os processos fisiológicos e ambientais de crescimento e envelhecimento, são considerados os fatores estruturadores do desenvolvimento de plantas (Lawson & Poethig 1995, Lawrence et al. 2003).

Os processos de desenvolvimento de árvores podem influenciar efetivamente na distribuição de insetos arborícolas, embora estudos neste sentido sejam raros (Waltz & Whitham 1997). Os poucos estudos existentes estão restritos a fauna de insetos herbívoros em

plantas heteroblásticas (Cobb & Whitham 1993, Lawrence et al. 2003) e a de formigas em plantas mirmecófitas (isto é, plantas que possuem abrigos especializados para formigas denominados domáceas). Para o primeiro caso, o aumento da qualidade das folhas para os insetos herbívoros na parte “madura” da copa das plantas, juntamente com efeitos da competição entre espécie dominantes de cada estrato, são apontados como fatores causadores do aumento da diversidade de herbívoros em plantas adultas (Waltz & Whitham 1997). Já em plantas mirmecófitas, o aumento do número de domáceas faz com que espécies de formigas com diferentes potenciais competitivos se substituam ativamente ao longo do crescimento da planta hospedeira (Vasconcelos & Davidson 2000, Fonseca & Benson 2003, Djéto-Lordon et al. 2004).

De forma geral, o efeito do crescimento da planta pode influenciar os insetos de copa de várias maneiras. Primeiro, à medida que a copa da planta atinge um estrato superior na floresta (passando do habitat de sub-bosque para o de dossel), mudanças nas características microclimáticas do habitat de entorno, tais como a intensidade luminosa e a umidade, podem agir modificando a heterogeneidade espacial do habitat e por consequência gerar efeitos sobre a fauna de insetos associados (Basset et al. 1992). Segundo, o aumento da estratificação dentro da copa (Lawton 1983, Denno e Roderick 1991, Riba 1998, Ribeiro 2003) pode trazer vantagens para os insetos, aumentando a disponibilidade de sítios de nidificação, oviposição e abrigo contra flutuações climáticas e predadores (Lawton 1983, Price 1997, Basset et al. 2003, Fonseca & Benson 2003). Terceiro, o aumento da interligação entre as copas pode gerar ao mesmo tempo uma maior heterogeneidade da folhagem e uma maior possibilidade de deslocamento da fauna, podendo assim aumentar a diversidade de insetos na copa de árvores individuais (F. S. Neves et al. 2005 dados não publicados).

Dentre os diversos artrópodes de dossel, os insetos herbívoros e as formigas despontam como principais em termos de riqueza e abundância, respectivamente (Wilson

1987, Erwin 1989a e 1989b, Davidson 1997, Kitching et al. 1997, Basset 1997, Basset et al. 2003). Em relação a esses dois grupos, alguns dos fatores gerados pelo crescimento de plantas podem ser considerados mais ou menos importantes. No caso dos insetos herbívoros, por exemplo, mudanças nas características químicas da folhagem da planta hospedeira podem ter uma influência direta sobre as espécies associadas (Lawton & Price 1979, Bernays & Minkenberg 1997, Fuchs & Bowers 2004). A quantidade de compostos secundários nas folhas de uma planta pode ser alterada em função da disponibilidade de luz e nutrientes (Waterman & Mole 1989) e, consequentemente, pode haver diferenças na quantidade destes compostos entre indivíduos de diferentes tamanhos (Waltz & Whitham 1997). Finalmente, na medida em que a planta cresce pode haver um aumento na produtividade primária, gerada através do aumento do número de folhas novas, aumentando também a diversidade de insetos herbívoros (Basset et al. 1992, 2001, Barone 2000).

Para formigas o crescimento da planta pode acarretar um aumento na quantidade e na diversidade de locais para nidificação (Fonseca & Benson 2003, Djiéto-Lordon et al. 2004). Além disso, pode haver um aumento na disponibilidade de alimentos, como por exemplo, de néctar produzido em nectários extraflorais (NEFs). Estudos realizados em plantas com NEFs têm demonstrado que um grande número de espécies de formigas é atraído pelo néctar secretado por essas glândulas (Beattie 1985, Bentley 1977, Kelly 1986, Costa et al. 1992, Del-Claro et al. 1996, De la fuente & Marquis 1999). Apesar disso, o efeito do crescimento da planta sobre o aumento do número ou da atividade dos nectários extraflorais e consequentemente sobre a assembléia de formigas é completamente desconhecido.

Também, a predação exercida pelas formigas sobre os insetos herbívoros pode modificar completamente a dinâmica de ambas as faunas (Hölldobler & Wilson 1990, Mackay 1991, Floren et al. 2002) e por consequência alterar a herbivoria foliar (Bentley 1976, Del Claro et al. 1996, Oliveira et al. 1999). Formigas arbóreas são consideradas predadores

chaves em florestas tropicais (Floren et al. 2002), afetando a diversidade de insetos herbívoros e herbivoria das plantas hospedeiras (Oliveira & Brandão 1991, Del-Claro & Oliveira 1999, Heil et al. 2001, Mody & Linsenmair 2004). Há indícios de que plantas jovens são mais bem defendidas por formigas (Heil et al. 1997). Por outro lado, o efeito das formigas sobre a herbivoria em diferentes fases de plantas ainda é pobemente estudado, sendo que os poucos estudos são voltados apenas para as plantas mirmecófitas (Itino & Itioka 2001, Del Val & Dirzo 2002).

Assim, o presente estudo teve como objetivo determinar o efeito do estágio de desenvolvimento da planta sobre as assembléias de formigas e insetos herbívoros. O estudo foi conduzido com *Anadenanthera macrocarpa* Benth. (Mimosaceae), uma árvore pioneira da Mata Atlântica popularmente conhecida como angico-vermelho (Lorenzi 1992). A escolha dessa espécie foi influenciada principalmente pelo seu tamanho, podendo chegar a 40 metros ou mais, sendo assim um bom modelo para estudos do efeito do desenvolvimento de plantas sobre a fauna associada. Além disto, *A. macrocarpa* é uma planta mirmecófila, uma vez que possui nectários extraflorais. Dessa forma, esse é o primeiro trabalho que avaliou o efeito do desenvolvimento de uma planta mirmecófila e homoblástica (árvores que apresentam mudanças graduais de jovens para adultas, Waltz & Whitham 1997) sobre assembléias de formigas e insetos herbívoros associados, e suas potencias consequências para a herbivoria da planta.

Material e Métodos

Área de estudo:

O estudo de campo foi realizado durante os meses de janeiro e fevereiro de 2004 no Parque Estadual do Rio Doce (PERD). Este parque possui a maior área de mata atlântica preservada no estado de Minas Gerais, com aproximadamente 36.000 ha e é limitado a leste pelo rio Doce e ao norte pelo rio Piracicaba, estando situado nos municípios de Timóteo, Marliéria e Dionísio entre os paralelos 19° 48'18" – 19° 29' 24" S e meridianos 42° 38'30" – 42° 28' 18" O (Figura 1).

A altitude local varia entre 230 a 515 m (SOCT & CETEC 1981). O clima é tropical úmido mesotérmico (Antunes 1986) com estações chuvosa (outubro a março) e seca (abril a setembro) bem definidas (Gilhuis 1986). Os solos predominantes nos arredores do parque são pedosolos vermelho-amarelos (ultisol), terraroxa (eutrustox) e pedosolos eutróficos vermelho-amarelos (alfisols) (Silva Jr. et al. 1995). A precipitação média anual é de 1450 mm. A vegetação predominante do PERD é do tipo floresta estacional semideciduval (Lopes 1988) sendo caracterizada por uma moderada a alta porcentagem (20 a 50%) de árvores caducifólias (Veloso et al. 1991).

O estudo foi conduzido em um trecho de floresta chamado de Trilha do Vinhático, sendo esse nome dado devido a abundância da árvore vinhático (*Plathymenia reticulata* Benth.) ao longo da trilha. Nesta trilha a densidade de árvores (DAP > 15 cm) atinge em torno de 1466 indivíduos por hectare (Lopes et al. 2002) formando um dossel razoavelmente fechado. Há baixa ocorrência de epífitas, bambus e gramíneas (Gilhuis 1986). A escolha dessa área foi determinada pela própria estrutura da floresta, pois se tratando de uma mata alta e fechada (Lopes et al. 2002) esta localidade oferece verticalmente diferentes tipos de microhabitats para insetos. Também fui influenciado pelo bom estado de conservação da área,

em regeneração desde um incêndio ocorrido no final da década de 60, e pela ampla ocorrência da espécie arbórea em estudo (*Anadenanthera macrocarpa*).

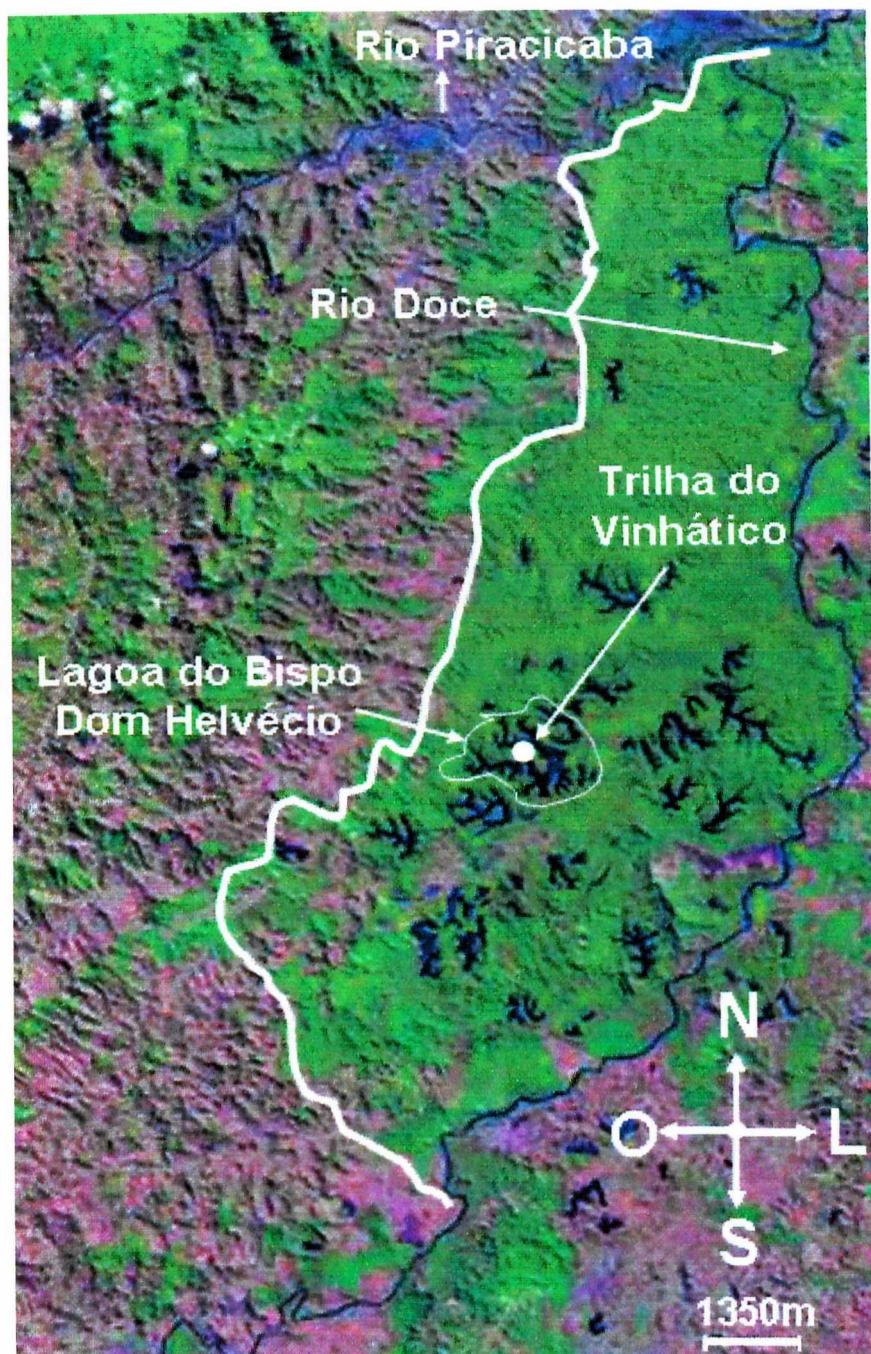


Figura 1. Imagem de satélite do Parque Estadual do Rio Doce mostrando o maior lago de Parque (Lago do Bispo Dom Helvécio) e a área de estudo (trilha do vinhático). O Parque é limitado a leste pelo rio Doce, ao norte pelo rio Piracicaba e a oeste e sul pela vegetação remanescente (delimitada pela linha branca).

Desenho amostral:

Número de árvores amostradas e medidas da arquitetura vegetal

Foram amostrados 30 indivíduos de *Anadenanthera macrocarpa* em diferentes estágios de desenvolvimento: nove indivíduos jovens de sub-bosque (entre 3 e 10 m de altura), dez indivíduos intermediários de sub-dossel (entre 11 e 20 m de altura) e onze indivíduos emergentes de dossel (entre 20 e 40 m de altura), (Figura 2).

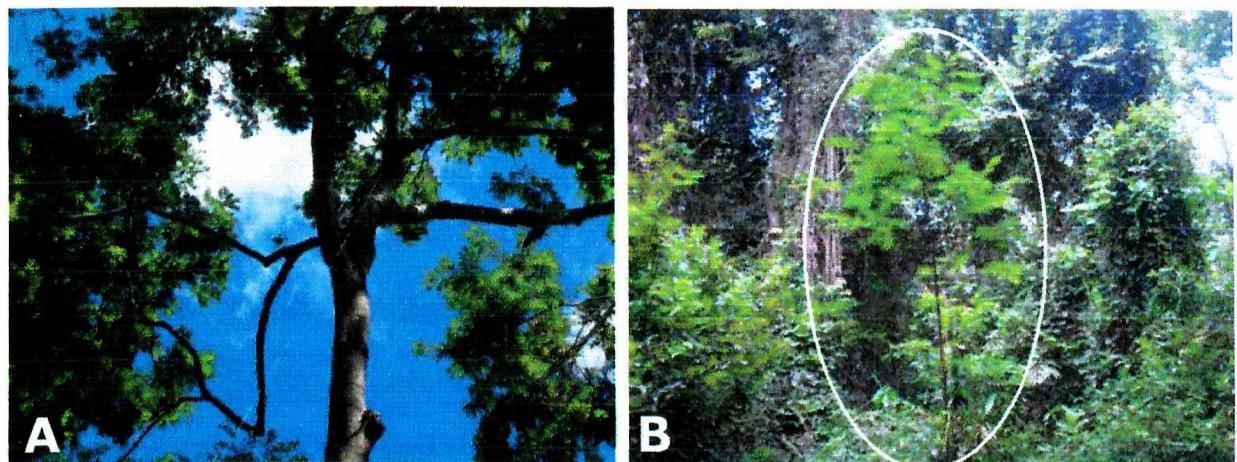


Figura 2. (A) Indivíduo adulto de *Anadenanthera macrocarpa* com 35 m de altura e (B) indivíduo jovem de sub-bosque com 3m de altura.

Para cada indivíduo arbóreo amostrado, foi feita uma série de medidas estruturais detalhadas abaixo:

1. Altura Total: Altura desde o ponto mais alto da copa até o solo, determinada através de escalada e uso de corda métrica.
2. Altura da copa: Distância do ponto mais alto da copa até a primeira ramificação central, conhecida como “fuste”, também medida com auxílio de uma corda métrica e escalada.
3. CAP: Circunferência do tronco a altura do peito (1,7m do solo). Medida feita com a utilização de uma fita métrica.

4. Número de unidades de construção finais: São as unidades de crescimento que são acumuladas e repetidas da base para o topo da planta resultando na forma adulta da árvore (Bell et al. 1999). Quando contadas apenas as unidades de construção finais, essa medida representa o volume externo da copa da árvore (Figura 3A).
5. Nível máximo de ramificações: Definido como o número de ramificações centrais da planta, contadas desde o tronco até a última ramificação. Para esta medida, foram escolhidos três locais diferentes na copa de cada árvore e depois foi tirado o valor médio. Essa medida representa a complexidade da copa como um todo representando o grau de acessibilidade ou caminhos que insetos podem ter para acessar recursos nos meristemas terminais (Figura 3B).
6. Número de ramos secundários e terciários: Consistiu em uma contagem simples do número de ramos secundários (os primeiros a saírem dos ramos que emergem do tronco e são conhecidos como ramos primários) e consequentemente o número de ramos terciários (aqueles que emergem dos secundários).
7. Número de folhas por ramo final: Consistiu em uma simples contagem do número de folhas em três ramos finais escolhidos ao acaso em cada árvore. Nesse caso também foi usado o valor médio; sendo que essa medida representa a complexidade terminal da copa.
8. Número de nectários extraflorais por folha: Consistiu em uma contagem do número médio de nectários extraflorais (ativos e não ativos) por folha adulta. Foram considerados ativos apenas aqueles nectários que seguissem os seguintes requisitos: 1 - Presença de tecidos verdes não esclerotizados; 2 - Nectários brilhantes (possível presença de néctar); 3 - Visitação por formigas (Oliveira & Leitão-Filho 1987). Com o intuito de fazer uma amostragem proporcional ao tamanho da planta, o número de folhas medidas em cada árvore foi maior nos indivíduos maiores, sendo que esse

número variou de 15 a 45 (árvores de 2 a 14 m = 15 folhas, árvores de 14 a 30 m = 30 folhas e árvores de 30 a 45 m = 45 folhas), totalizando 675 folhas contadas em 30 árvores. Foi tomado o devido cuidado para que as folhas coletadas para essa medida não tivessem sido as mesmas das submetidas a metodologia do batimento (vide pág. 11).

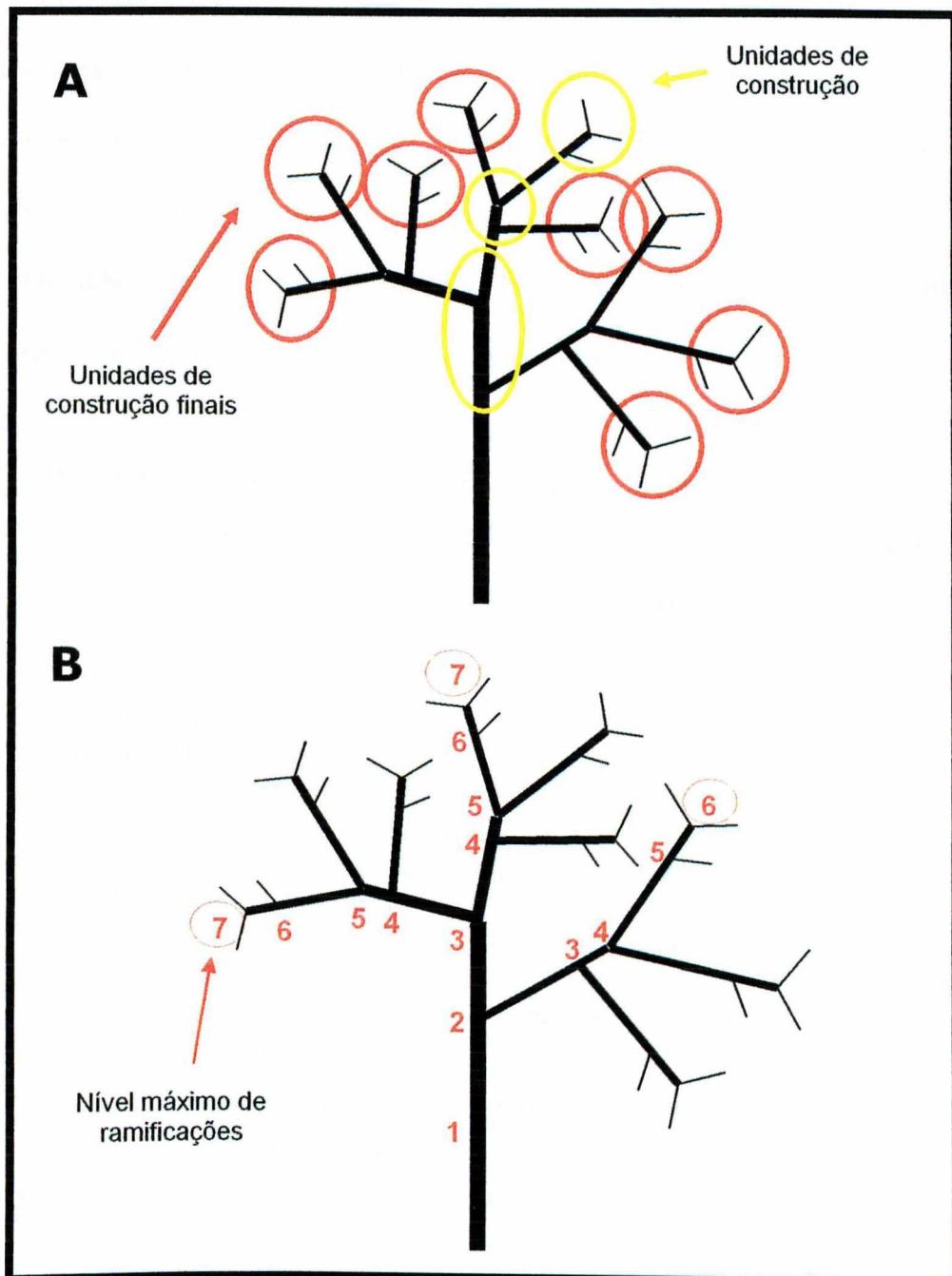


Figura 3. Desenho esquemático representando duas medidas arquitetônicas tomadas em *A. macrocarpa*: (A) - Unidades de construção finais e (B) - Nível máximo de ramificações.

Por meio de uma análise inicial (correlação simples de Pearson) foi detectada uma alta correlação entre as seguintes variáveis estruturais medidas: altura total, altura da copa, circunferência a altura do peito, número de unidades de construção finais e nível máximo de ramificações (Tabela 1). As demais variáveis (número de folhas por ramo final, número de ramos secundários e terciários e número de nectários extraflorais por folha), apesar de não apresentar forte correlação com outras variáveis (Tabela 1), apresentaram valores praticamente iguais entre os diversos indivíduos amostrados. Em função destes resultados optou-se por utilizar apenas uma variável estrutural nas análises estatísticas. Optou-se, para isto, pela altura total da planta, uma vez que esta variável correlaciona-se bem com outras medidas de tamanho e de arquitetura da planta, sendo também uma medida de fácil obtenção e entendimento, que assim pode ser usada em estudos futuros.

Tabela 1. Valores do coeficiente *r* da correlação simples de Pearson entre as diversas variáveis estruturais medidas em 30 indivíduos de *A. macrocarpa*.

	AT	AC	CAP	UCF	NMR	FRT	RS	RT	NEF	NEFA
AT	1.000									
AC	0.927	1.000								
CAP	0.954	0.877	1.000							
UC	0.887	0.803	0.827	1.000						
NMR	0.858	0.787	0.870	0.719	1.000					
FRT	0.291	0.138	0.347	0.233	0.183	1.000				
RS	-0.379	-0.370	-0.341	-0.270	-0.291	-0.182	1.000			
RT	-0.211	-0.226	-0.216	0.020	-0.265	0.060	0.474	1.000		
NEF	0.349	0.325	0.267	0.322	0.266	0.208	-0.052	-0.072	1.000	
NEFA	0.241	0.080	0.183	0.179	0.331	0.021	0.027	0.073	0.089	1.000

AT - Altura total; AC - Altura da copa; CAP - Circunferência a altura do peito; UCF - Unidades de construção finais; NMR - Nível máximo de ramificações; FRF - Número de folhas por ramo final; RS - Número de ramificações secundárias; RT - Número de ramificações terciárias; NEF - Número de nectários extraflorais por folha; NEFA - Número de nectários extraflorais ativos por folha. Em negrito os valores de *r* que obtiveram *p* < 0,05.

Coleta de formigas e insetos herbívoros

Para a coleta de formigas e insetos herbívoros nas plantas de diferentes tamanhos foi utilizado o método do batimento (*beating*), com o uso de um guarda-chuva entomológico que seguiu os padrões propostos por Basset (1999) e as modificações de Ribeiro et al. (2005). O guarda-chuva entomológico era composto de duas varetas de madeira (com 1m de comprimento por 1cm de largura e 1cm de altura) presas de forma sobreposta e perpendicular por um parafuso, formando uma armação em forma de cruz. Essa armação foi revestida por um lençol de pano branco, preso às quatro pontas das varetas de madeira. Esse lençol possuía um buraco no centro por onde eram retirados os insetos através de sacos plásticos acoplados (Figura 4A). Assim, para a coleta de batimento foi escolhida aleatoriamente uma região na copa da planta onde, com a utilização de um bastão de madeira, foram feitas 10 batidas de modo que os insetos que estivessem forrageando naquele ramo caíssem sobre o guarda-chuva.

Para a coleta de formigas utilizaram-se também armadilhas do tipo pitfall contendo iscas de sardinha. As armadilhas foram feitas com potes plásticos (12 cm de diâmetro por 9 cm de altura) que continham potes menores (3,5 cm de diâmetro por 5 cm de altura) colados em seu interior. Assim, dentro do pote grande eram colocados 100 ml de água com detergente e dentro dos potes menores uma colher de sobremesa de sardinha. Os pitfalls foram amarrados com barbante aos galhos centrais mais altos das copas superiores das plantas amostradas (Figura 4B e C). Para diminuir a influência entre metodologias, os pitfalls foram instalados a pelos menos 2 m dos locais onde foram realizados os batimentos. Depois de 48 horas as armadilhas eram retiradas e levadas ao laboratório do parque. Apenas após a retirada dos pitfalls eram realizados os batimentos. Para minimizar um possível efeito do horário do dia sobre a abundância e riqueza de insetos, as coletas foram realizadas sempre entre 9:00 e 11:00 da manhã.

Com o intuito de não sub-amostrar as árvores grandes foi realizada uma amostragem proporcional ao tamanho da planta, sendo que o número de amostras de batimentos e pitfalls por árvore foram maiores nos indivíduos arbóreos maiores. Esse número variou de um a três (árvores de 3 a 14 m uma amostra, árvores de 14 a 30 m duas amostras e árvores de 30 a 41 m três amostras) totalizando 50 batimentos e 50 pitfalls amostrados em 30 árvores. Para as análises estatísticas, essa diferença foi levada em consideração e devidamente corrigida.



Figura 4. Coleta por batimento no sub-bosque (A) e duas armadilhas do tipo pitfall instaladas em *A. macrocarpa* (B e C).

Para o acesso às folhas e ramos de árvores com até 4m de altura foi utilizada uma escada de metal. Para árvores maiores utilizou-se a técnica de escalada em cabo solteiro (“Single Rope Technic”; Perry 1978). Para isto foram utilizados equipamentos de ascensão e dissensão que foram presos a uma única corda passada em uma das ramificações centrais da copa da árvore. Um lado da corda ficava solto no chão (este é o lado por onde o escalador fazia sua ascensão e dissensão) e o outro preso na base de outra árvore vizinha de grande ou médio porte (Figura 5).



Figura 5. Fotos mostrando a técnica utilizada (“Single Rope Technic”) para o acesso às copas dos indivíduos de *A. macrocarpa* com altura superior à 4m.

Medida da área foliar perdida

Após a contagem do número de nectários, as mesmas folhas foram prensadas e levadas ao laboratório para a medida da área foliar perdida. Por se tratar de uma planta com folhas recompostas, o procedimento de medição da área foliar perdida média consistiu no sorteio de três foliolos por folha para os quais foram contados o número total de foliolos e o número de foliolos perdidos (esses últimos considerados como consumidos por herbívoros). A porcentagem de área perdida do folíolo foi calculada através da seguinte equação:

$$\text{Porcentagem de área foliar perdida} = \frac{\text{Número de foliolos consumidos} \times 100}{\text{Número de foliolos total}} \quad (1)$$

Para esse cálculo, também para não sub-amostrar as árvores grandes, o número de folhas analisadas em cada árvore foi maior nos indivíduos maiores, sendo que esse número variou de 15 a 45 (árvores de 2 a 14 m = 15 folhas, árvores de 14 a 30 m = 30 folhas e árvores de 30 a 45 m = 45 folhas), totalizando 675 folhas contadas em 30 árvores. Para as análises foi utilizada a área foliar perdida média por folha.

A observação, em campo, de um grande número de insetos herbívoros mastigando folhas (confirmada, posteriormente, pela coleta de muitos destes insetos com o batimento), assim como a alta resistência a queda apresentadas pelos foliolos de *A. macrocarpa* em laboratório, são indicativos consistentes de que os foliolos considerados como herbivorados foram de fato consumidos por herbívoros e não perdidos simplesmente pela ação do vento. Além disto, a coleta dos dados de herbivoria foi realizada em janeiro e fevereiro que são os meses mais chuvosos do ano, quando a queda natural de folíolos é bem menor do que na estação seca. As folhas utilizadas para essa medida não foram as mesmas submetidas ao batimento.

Análise estatística

Para determinar o efeito do estágio de desenvolvimento da planta sobre a riqueza e abundância de formigas e insetos herbívoros utilizaram-se modelos de regressão linear simples (Zar 1999), tendo como variável indicativa do estágio de desenvolvimento da planta, sua altura total. Os dados de riqueza e abundância de formigas utilizados nesse modelo compreenderam, respectivamente, a média do número de espécies e de indivíduos de formigas por amostra combinada (1 pitfall + 1 batimento, no mesmo ponto da copa) por árvore. Já para os insetos herbívoros calculou-se simplesmente a riqueza e abundância média de insetos por batimento por árvore.

Sabendo-se que as formigas são importantes predadores de insetos herbívoros, foi analisado se havia uma relação entre a abundância média de formigas por árvore e a quantidade de dano foliar. Para esta análise também utilizou-se um modelo de regressão simples (Zar 1999) onde a média da abundância de formigas por amostra combinada (pitfall + batimento) por árvore foi considerada a variável independente e a área foliar perdida média a variável dependente do modelo. A mesma análise foi aplicada para determinar se existe efeito da altura da planta sobre a área foliar perdida média. Para todas as análises de regressão linear simples, os dados de abundância de formigas foram logaritimizados (base 10) para se adequarem aos pré-requisitos de normalidade dos dados.

Para determinar o efeito do crescimento da planta, sobre a composição de espécies de formigas ou insetos herbívoros foi feita inicialmente uma ordenação dos dados, utilizando a técnica do escalonamento multidimensional (MDS; McGarigal et al. 2000). Como medida de dissimilaridade entre as árvores, em função da abundância relativa de espécies de formigas ou insetos herbívoros, utilizou-se o índice de Bray-Curtis. Também, para esta análise foram retiradas todas as espécies que apareceram em apenas uma árvore e também todas as árvores em que foi registrada apenas uma espécie. Os escores obtidos através do MDS (para 2 dimensões) foram então empregados como variáveis dependentes numa análise de correspondência canônica (CCA; McGarigal et al. 2000), sendo a altura de plantas utilizada como variável independente. Com o intuito retirar a possível influência do esforço amostral nos resultados, as análises de composição supracitadas foram realizadas duas vezes: uma com esforço amostral completo e outra com esforço amostral padronizado. Para o último, foi realizado um sorteio onde apenas uma amostra combinada (pitfall + batimento) por árvore foi incluída na ordenação.

Para comparar a eficiência da amostragem entre as diferentes metodologias aplicadas na coleta de formigas foram também construídas três curvas de acumulação de espécies

(batimento, pitfall, batimento + pitfall). As curvas foram geradas usando o programa Estimates 7.0 (Colwell, 2004) e para as demais análises supracitadas foi utilizado o programa estatístico Systat (SPSS 2000).

Resultados:

Formigas:

Caracterização da fauna

Foram coletados um total de 2.134 espécimens de formigas pertencentes a 37 espécies, 17 gêneros e cinco sub-famílias (Tabela 2). Entre estas se destacam as sub-famílias Myrmicinae e Formicinae com 18 e 13 espécies respectivamente, perfazendo 81,1% do número total. O gênero *Camponotus* foi o mais rico (10 espécies ou 27% do total). Das 37 espécies coletadas, apenas duas ocorreram em mais de 50% da árvores (Figura 6). São elas *Camponotus atriceps* e *Solenopsis* sp.1 que, em um total de 30 árvores, foram coletadas em 22 e 19, ocorrendo, respectivamente, em 73,3% e 63,3% do total de árvores. As demais espécies puderam ser divididas em um pequeno grupo com frequências intermediárias (seis espécies que apareceram em mais de 20% das árvores) e em outro grande grupo pouco freqüente (todas as outras, que apareceram em menos que 15% das árvores, figura 6).

A curva de acumulação de espécies de formigas não atingiu a assíntota, mas houve uma tendência a estabilização com o aumento da amostragem (Figura 7). Em relação aos métodos de coleta, a curva de acumulação de espécies mostrou que apesar do pitfall arbóreo amostrar um maior número de espécies, a combinação dos dois métodos aumenta bastante o número de espécies amostradas (Figura 7). Das 37 espécies de formigas, 27 foram coletadas através do batimento sendo 8 espécies exclusivas. Já o pitfall arbóreo amostrou 29 espécies sendo 10 espécies coletadas apenas com esse método.

Tabela 2. Espécies e número de indivíduos de formigas coletadas de acordo com o método de coleta nos 30 indivíduos de *A. macrocarpa*.

	Pitfall	Batimento	Total
Número total de amostras	50	50	100
Dolichoderinae			
<i>Azteca</i> sp.1	-	2	2
<i>Dorymyrmex</i> sp.1	1	-	1
<i>Tapinoma</i> sp.1	-	1	1
Formicinae			
<i>Brachymyrmex</i> sp.1	-	1	1
<i>Camponotus (Myrmaphaenus)</i> sp.1	2	4	6
<i>Camponotus atriceps</i>	340	-	340
<i>Camponotus balzani</i>	2	1	3
<i>Camponotus bidens</i>	-	1	1
<i>Camponotus blandus</i>	3	3	6
<i>Camponotus canescens</i>	-	2	2
<i>Campomotus cingulatus</i>	1	-	1
<i>Camponotus crassus</i>	25	6	31
<i>Camponotus novogranadensis</i>	5	-	5
<i>Camponotus sericeiventris</i>	41	8	49
<i>Myrmelachista</i> sp.1	406	17	423
Myrmicinae			
<i>Atta sexdens</i>	1	-	1
<i>Cephalotes atratus</i>	486	9	495
<i>Cephalotes maculatus</i>	1	3	4
<i>Cephalotes pavonii</i>	-	1	1
<i>Crematogaster</i> sp.1	53	13	66
<i>Crematogaster</i> sp.2	-	20	20
<i>Crematogaster</i> sp.3	15	7	22
<i>Crematogaster</i> sp.4	7	2	9
<i>Crematogaster</i> sp.5	-	1	1
<i>Mesomyrmex tristani</i>	1	5	6
<i>Pheidole</i> sp.1	11	1	12
<i>Pheidole</i> sp.2	1	2	3
<i>Pheidole</i> sp.3	8	-	8
<i>Procryptocerus schmitti</i>	1	-	1
<i>Solenopsis (Diplorhoptrum)</i> sp.1	524	22	546
<i>Solenopsis (Diplorhoptrum)</i> sp.2	25	-	25
<i>Wasmania</i> sp.1	1	-	1
Ponerinae			
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	23	3	26
<i>Pachycondyla inversa</i>	3	-	3
Pseudomyrmecinae			
<i>Pseudomyrmex elongatus</i>	1	2	3
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	2	2	4
<i>Pseudomyrmex (gr. pallidus)</i> sp.1	1	4	5
Número total	1991	143	2134

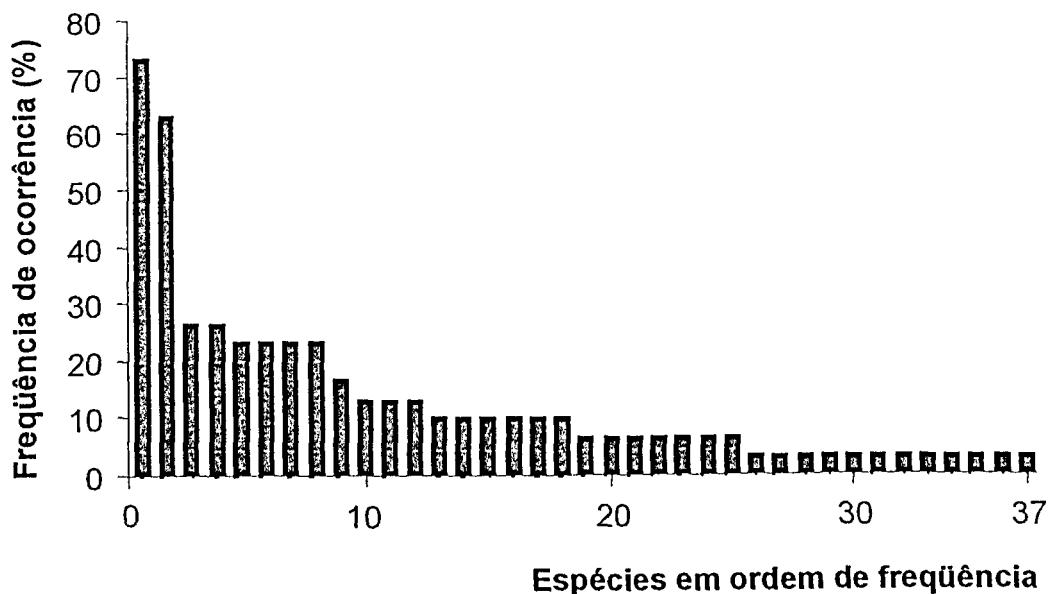


Figura 6. Curva de diversidade e freqüência de ocorrência para a fauna de formigas associada à *A. macrocarpa*. As espécies foram ordenadas em ordem decrescente de freqüência de ocorrência nas 30 árvores amostradas.

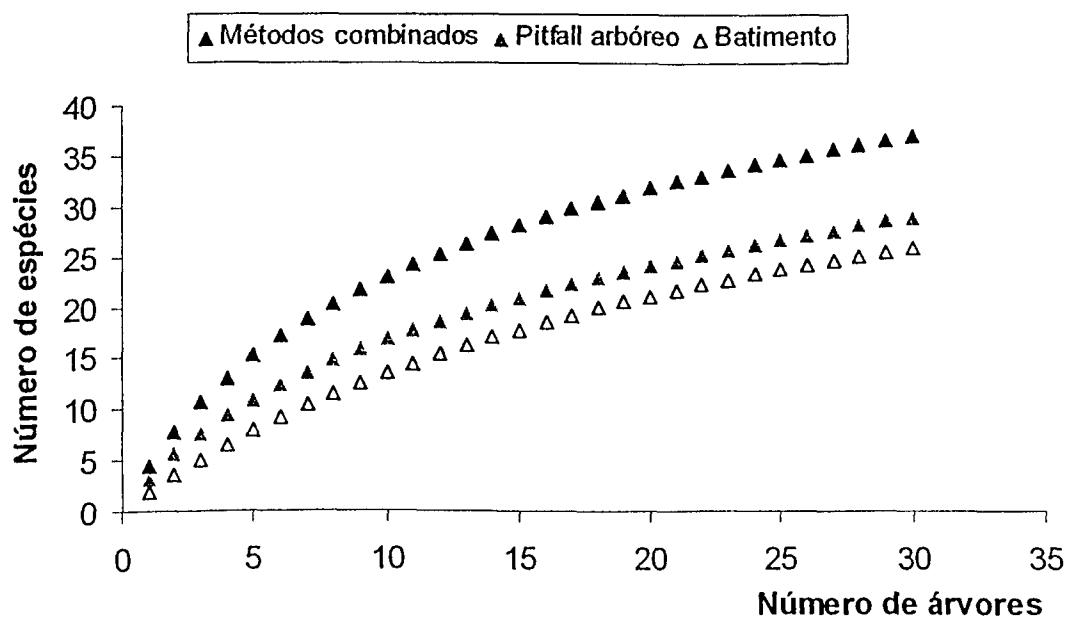


Figura 7. Curva do coletor mostrando o acúmulo de espécies de formigas nas copas de *A. macrocarpa* com o aumento do número de árvores (Batimento, pitfall arbóreo e métodos combinados).

Efeito do crescimento de A. macrocarpa sobre a assembléia de formigas

Houve um aumento significativo na riqueza média por amostra por árvore ($F_{1,28} = 5,31$; $y = 1,53 + 0,03x$; $r^2 = 0,16$; $p = 0,03$; figura 8) e na abundância média por amostra por árvore ($F_{1,28} = 7,16$; $y = 0,65 + 0,02x$; $r^2 = 0,20$; $p = 0,01$; figura 9) de formigas com o aumento da altura da planta.

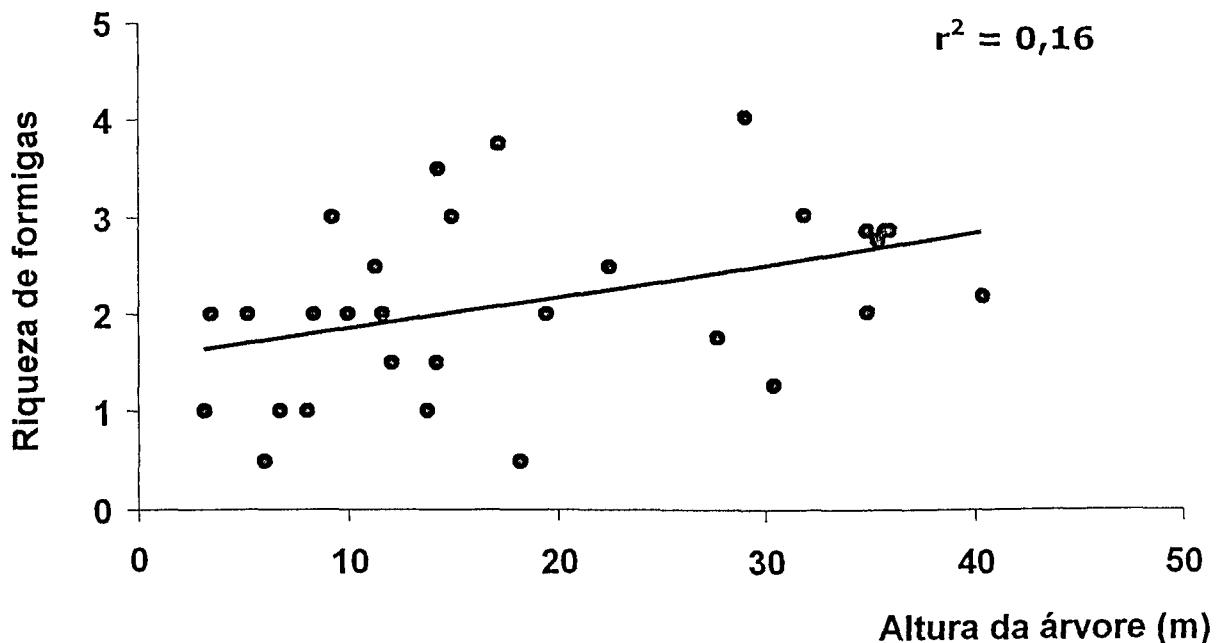


Figura 8. Relação entre a altura das árvores e o número médio de espécies de formigas por amostra (batiemento e pitfall combinados) na copa de *A. macrocarpa*.

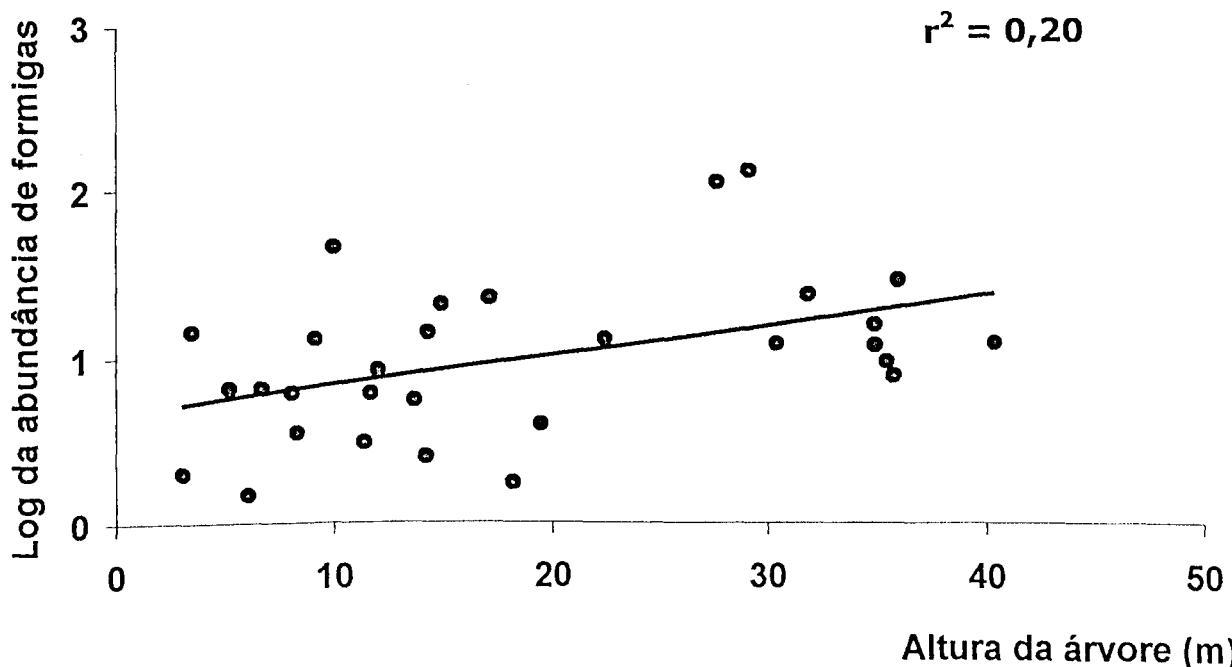


Figura 9. Relação entre a altura das árvores e o número médio de indivíduos de formiga por amostra (batiemento e pitfall combinados) na copa de *A. macrocarpa*.

Observou-se um efeito significativo da altura da planta sobre a composição de espécies de formigas (Pillai trace = 0,36; $F_{2,27} = 7,62$; $p = 0,002$), refletido pelo escore do eixo 1 da ordenação MDS ($r^2 = 0,87$; stress = 0,17; figura 10). Assim, apesar de algumas poucas árvores fugirem do padrão, existe uma tendência da composição das espécies ser mais similar em árvores pertencentes ao mesmo estrato vertical (Figura 11). Várias espécies foram observadas apenas em árvores com mais de 12 m de altura (Tabela 3). Além disto, árvores maiores tenderam a ser dominadas por *Solenopsis* sp. 1, enquanto as árvores menores por *Camponotus atriceps* (Tabela 3).

O efeito significativo da altura da planta sobre a composição de espécies de formigas foi confirmado pelo mesmo tipo de análise realizada com esforço amostral padronizado (CCA: Pillai trace = 0,54; $F_{2,25} = 14,66$; $p < 0,001$ e MDS: $r^2 = 0,77$; stress = 0,22).

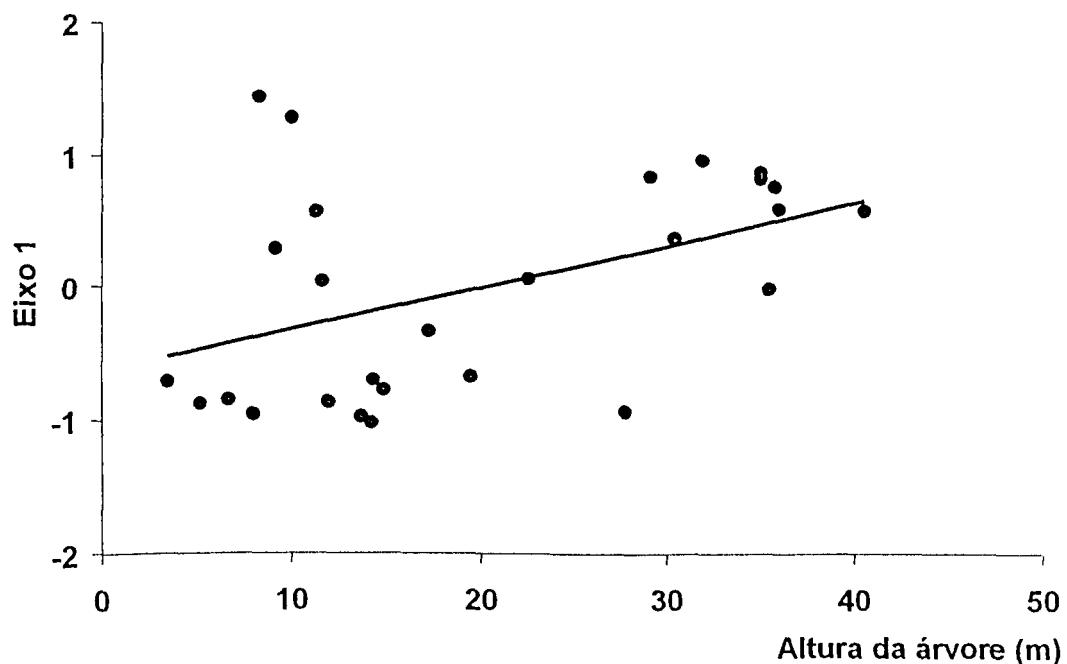


Figura 10: Relação entre os valores do eixo 1 da análise de ordenação e a altura total de *A. macrocarpa*.

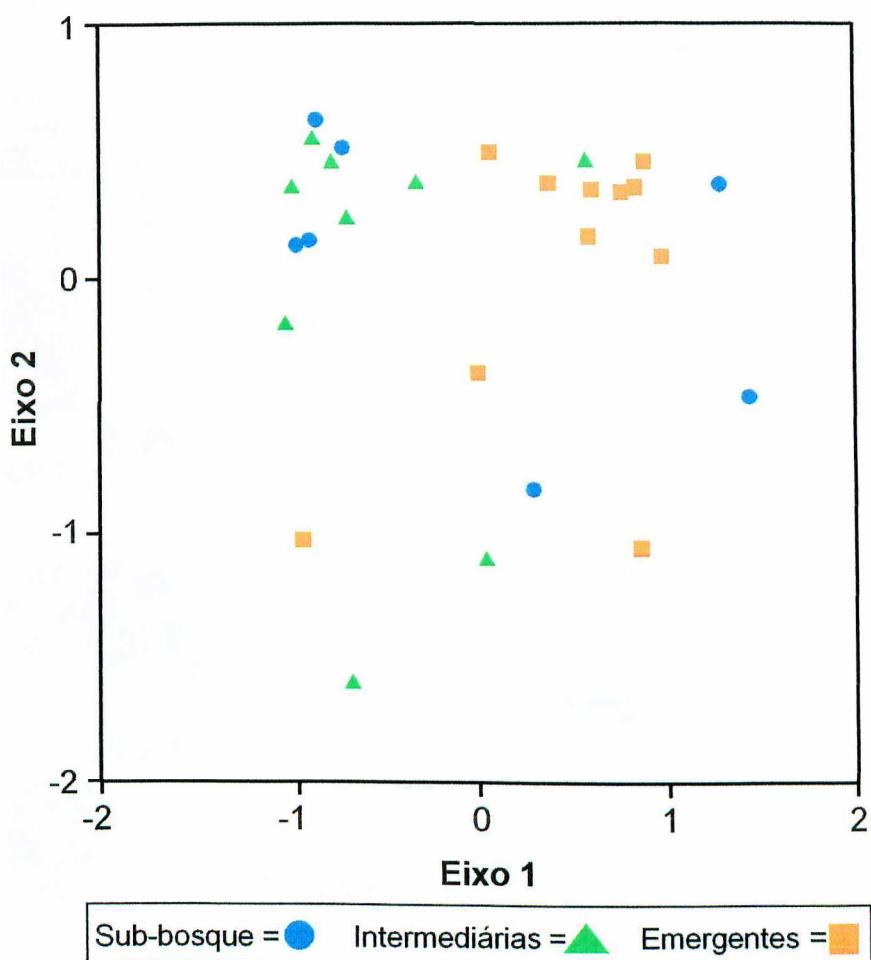


Figura 11: Escalonamento multidimensional mostrando a diferenciação da fauna de formigas associadas as copas de *A. macrocarpa* para árvores de Sub-bosque (3 - 10m), Intermediárias (11 - 20m) e Emergentes (20 - 40m).

Tabela 3. Média do número de indivíduos de formigas por amostra (pitfall e batimento) calculada para cada uma das 30 árvores. A primeira coluna apresenta a altura total de cada árvore e as demais, as espécies de formigas que ocorreram em mais de 10% das árvores amostradas.

Altura (m)	Espécies de formiga											
	Sol1	Catri	Cre3	Etub	Mtri	Cre4	Cre1	Cbla	Cseri	Ccra	Cam1	Catrat
40.5	9.7	2.3				0.3						2.7
36	40.3	6.0				0.3				1.3	0.3	8.7
35.8	7.3	0.7				0.3			1.0	1.0		0.7
35.5	1.7	2.7						0.3		0.7		
35	19.0	0.7				0.7			0.7	1.0		
35	23.7	1.3				0.7			0.7	1.4	2.0	0.7
31.9	21.5	0.5		0.5		0.5			16.5			1.0
30.4	15.5	6.0							1.0			
29.1	14.0	3.0					3.5	0.5		5.5		22.5
27.7	23.0									0.5		
22.5	2.0	2.0				0.5	0.5		1.0	2.0		0.5
19.5			1.0						1.0	2.0		
18.2												
17.2	8.0	25.0					3.0				1.0	5.0
14.9	1.0	29.0	1.0	2.0								
14.3	1.0	19.0	3.0				1.0			1.0		
14.2		1.0	1.0									2.0
13.7		5.0	4.0				5.0	0				
12		2.0				1.0						
11.6	1.0		8.0			1.0						
11.3	27.0	4.0										
10	36.0						1.0					
9.15	3.0		2.0	15.0			1.0					
8.3	1.0											
8		7.0	3.0									
6.7		0.0					1.0					
6				1.0								
5.2		7.0	2.0			1.0						
3.5	1.0	22.0				1.0						
3.1						2.0						

OBS: As células preenchidas de cinza escuro apresentam médias maiores que 10 indivíduos e as cinza claro menores que 10 indivíduos. Sol1: *Solenopsis* sp.1; Catri: *Camponotus atriceps*; Cre3: *Crematogaster* sp.3; Etub: *Ectatomma tuberculatum*; Mtri: *Mesomyrmex tristani*; Cre4: *Crematogaster* sp.4; Cre1: *Crematogaster* sp.1; Cbla: *Camponotus blandus*; Cseri: *Camponotus sericeiventris*; Ccra: *Camponotus crassus*; Cam1: *Camponotus (Myrmaphaenus)* sp.1; Catrat: *Cephalotes atratus*.

Insetos herbívoros

Caracterização da fauna

Foram coletados um total de 613 insetos herbívoros pertencentes a 125 morfoespécies, distribuídas em cinco ordens (Tabela 4). Dessas ordens destacam-se os Coleoptera adultos e as larvas de Lepidoptera (herbívoros mastigadores) e os Hemiptera, adultos e ninhas, das subordens Heteroptera e Auchenorrhyncha (herbívoros sugadores). As famílias Curculionidae (20 spp.), Cicadellidae (9 spp.), Miridae (9 spp.), Anobiidae (6 spp.), Chrysomelidae (5 spp.), e Membracidae (5 spp.) foram as mais ricas e abundantes. No entanto, poucas espécies apresentaram uma alta freqüência de ocorrência, sendo que a espécie mais freqüente foi amostrada em menos de 50% das árvores (Figura 12).

Para os insetos herbívoros, a curva de acumulação de espécies não apresentou uma tendência à estabilização (Figura 13), indicando haver uma alta riqueza de espécies associada à *A. macrocarpa*.

*Efeito do crescimento de *A. macrocarpa* sobre a assembléia de insetos herbívoros*

Assim como no caso das formigas, os resultados das regressões lineares demonstraram que houve um aumento na riqueza média por amostra por árvore ($F_{1, 28} = 10,78$; $y = 1,85 + 0,23x$; $r^2 = 0,28$; $p = 0,003$; Figura 14) e na abundância média por amostra por árvore ($F_{1, 28} = 12,70$; $y = 0,33 + 0,52x$; $r^2 = 0,31$; $p = 0,001$; Figura 15) de insetos herbívoros com o aumento da altura da árvore. Esse mesmo padrão foi observado também para a maioria das guildas de herbívoros, com exceção da guilda de insetos sugadores, para a qual a riqueza de espécies não apresentou relação com a altura da planta (Figura 16; tabela 5).

Tabela 4. Número total de morfo-espécies e indivíduos de insetos herbívoros coletados em 30 indivíduos de *A. Macrocarpa*.

Guilda/Ordem ou Família	Morfo-espécies	Indivíduos
MASTIGADORES		
Coleoptera		
Anobiidae	6	18
Bruchidae	2	3
Chrysomelidae	5	73
Cerambicidae	3	18
Curculionidae	20	120
Histeridae	1	1
Latrididae	1	31
Nitidulidae	6	27
Scolytidae	2	3
Tenebrionidae	2	50
Imaturo (larva)	5	6
Hymenoptera		
Imaturo (larva)	2	12
Lepidoptera		
Imaturo (lagarta)	20	74
Phasmidae		
Adulto	2	5
Imaturo (ninha)	1	4
SUGADORES		
Hemiptera (Auchenorrhyncha)		
Cicadellidae	9	49
Fugoridae	4	5
Membracidae	5	13
Imaturo (ninha)	10	41
Hemiptera (Heteroptera)		
Miridae	9	18
Pentatomidae	2	13
Coreidae	2	2
Imaturo (ninha)	6	46
Número total	125	613

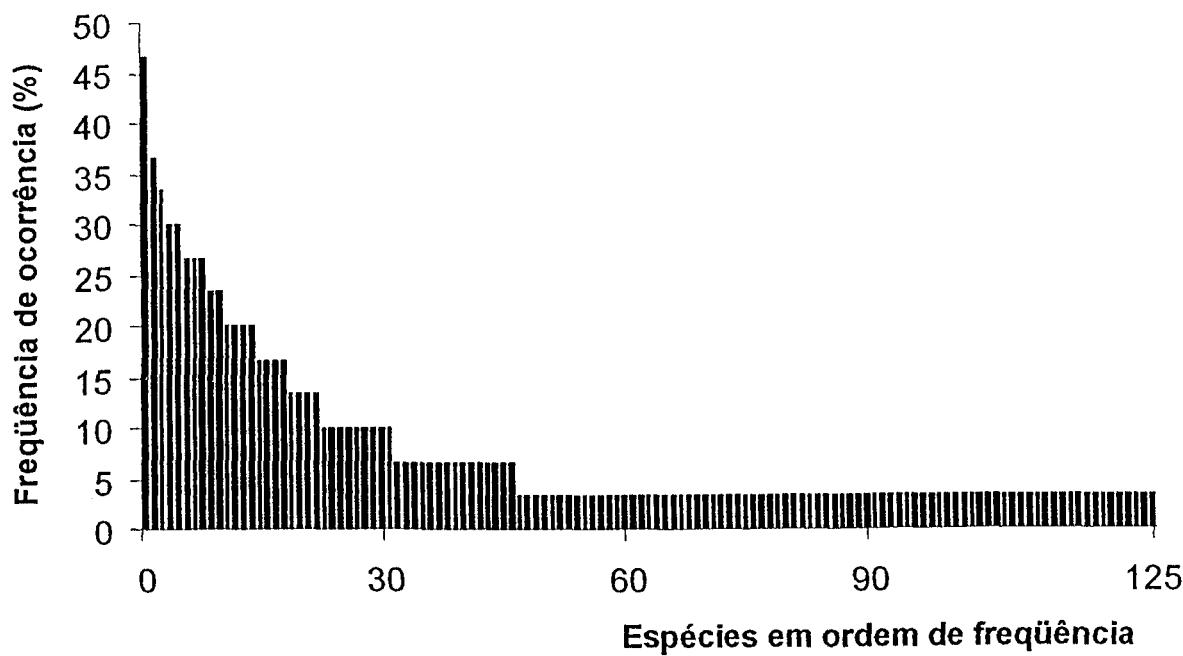


Figura 12. Curva de diversidade e frequência de ocorrência para a fauna de insetos herbívoros associada à *A. macrocarpa*. As espécies foram ordenadas em ordem decrescente de frequência de ocorrência nas 30 árvores amostradas.

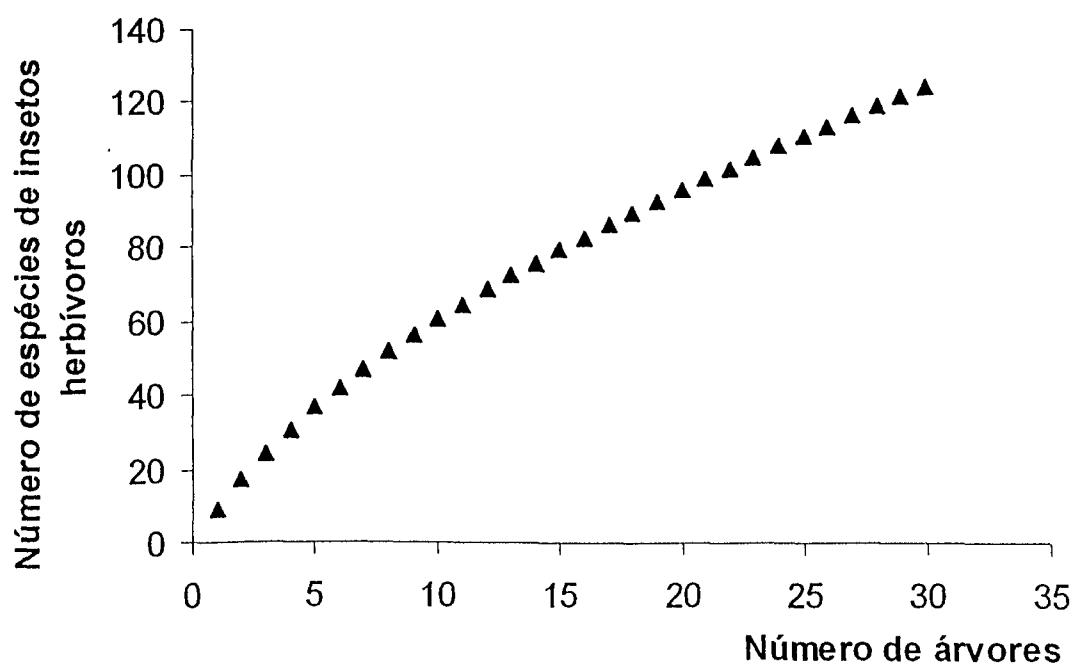


Figura 13. Curva de acumulação de espécies de insetos herbívoros nas copas de *A. macrocarpa*. No total foram realizados 50 batimentos em 30 árvores de diferentes tamanhos.

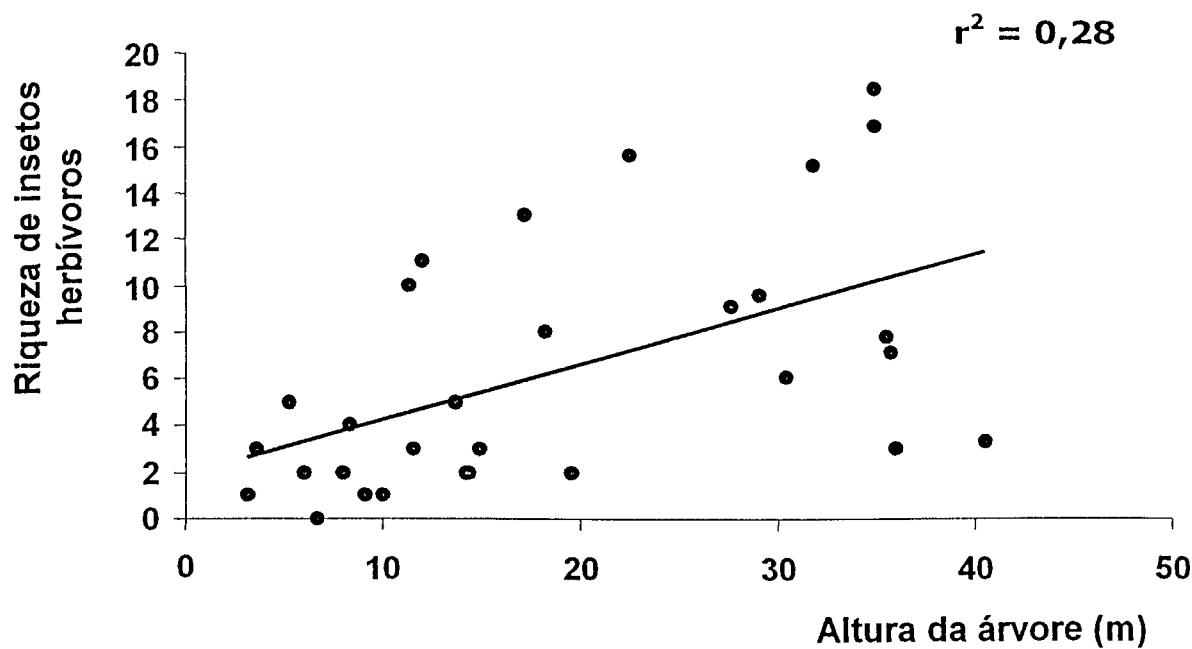


Figura 14. Relação entre a altura das árvores e a média do número de espécies de insetos herbívoros por batimento na copa de *A. macrocarpa*

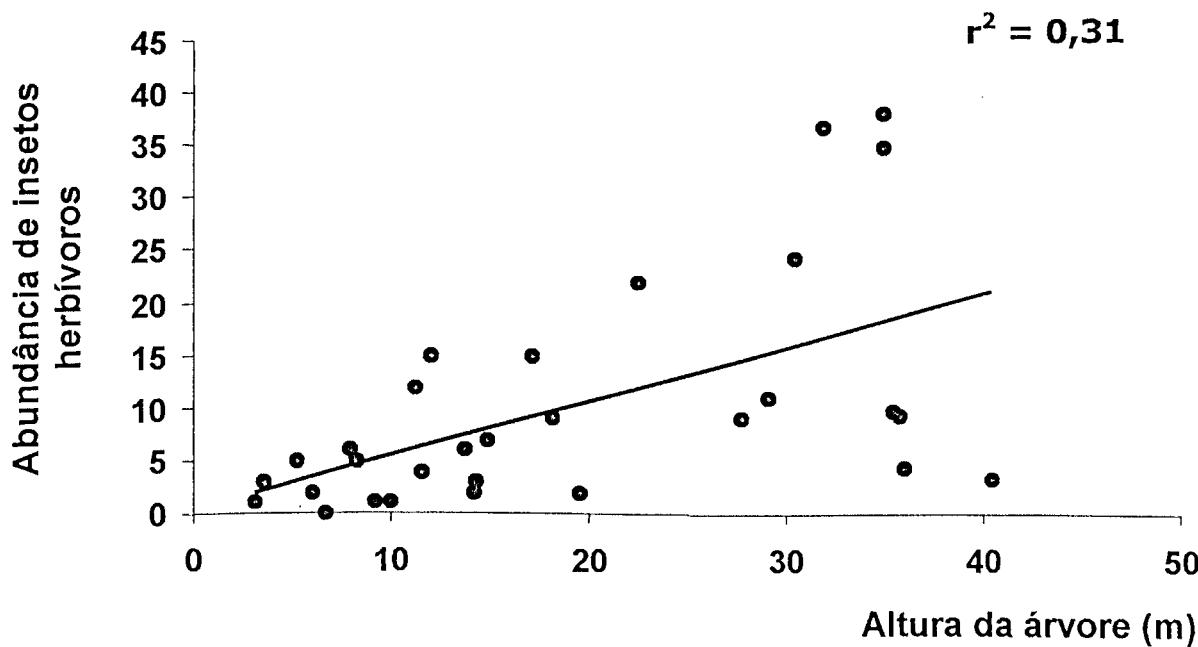


Figura 15. Relação entre a altura das árvores e a média do número de indivíduos de insetos herbívoros por batimento na copa de *A. macrocarpa*.

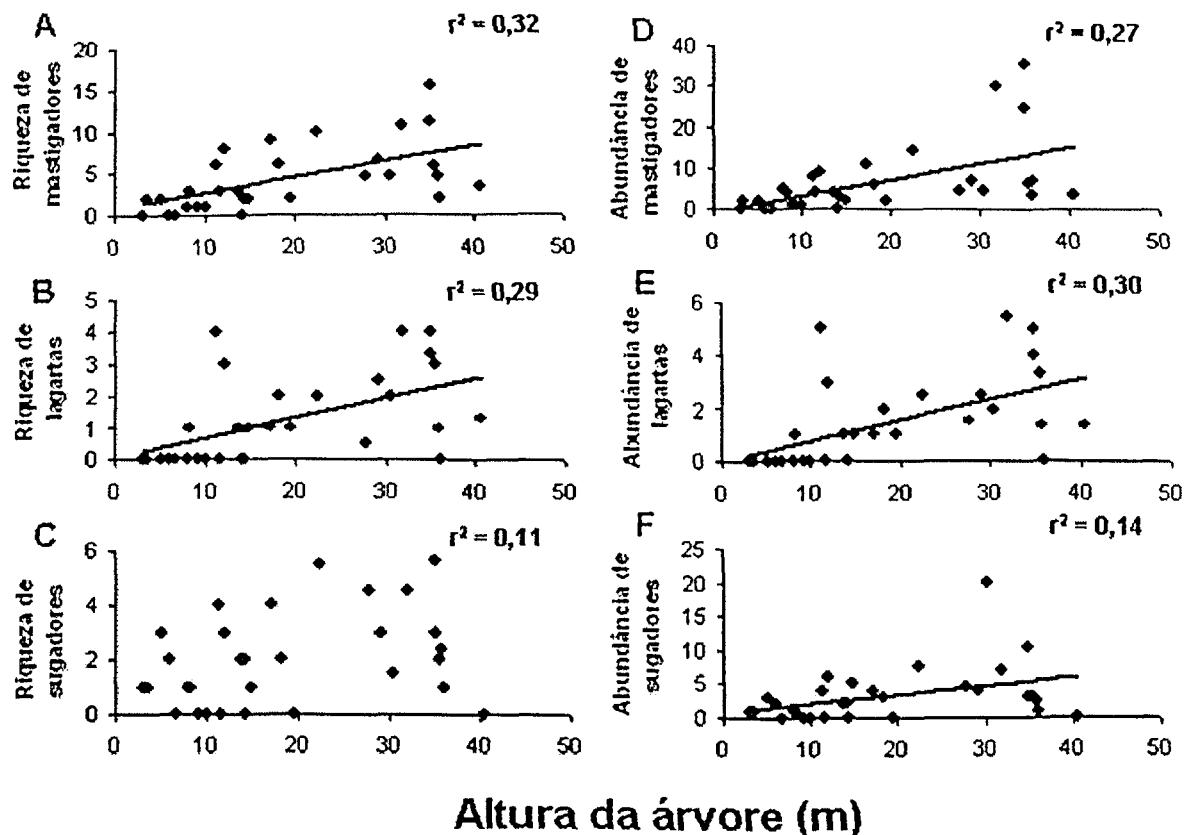


Figura 16. Relação entre a altura das árvores e a média do número de espécies e indivíduos de insetos herbívoros por batimento na copa de *A. macrocarpa*. A e D: Riqueza e abundância de mastigadores (principalmente os Coleoptera adultos); B e E: Riqueza e abundância de lagartas (larvas de Lepidoptera); C e F: Riqueza e abundância de sugadores (Heteroptera e Auchenorrhyncha).

Tabela 5. Valores de F, equação da reta, r^2 e P de seis regressões lineares simples entre a variável independente altura da planta e as variáveis dependentes riqueza e abundância das diferentes guildas de insetos herbívoros.

Variáveis dependentes	Valor de F	Equação da reta	Valor de r^2	Valor de P
Riqueza de mastigadores	13,33	$y = 0,77 + 0,19x$	0,32	0,001
Riqueza de lagartas	11,29	$y = 0,05 + 0,06x$	0,29	0,002
Riqueza de sugadores	3,52	$y = 1,08 + 0,05x$	0,11	0,071
Abundância de mastigadores	10,64	$y = 0,50 - 0,39x$	0,27	0,003
Abundância de lagartas	11,88	$y = 0,02 - 0,08x$	0,30	0,002
Abundância de sugadores	4,43	$y = 0,83 + 0,13x$	0,14	0,044

Em negrito, o valor de p significativo a 0,05%

Observou-se um efeito significativo da altura da planta sobre a composição de espécies de insetos herbívoros (Pillai trace = 0,50; $F_{2,23} = 11,63$; $p > 0,001$), refletido pelos escores dos dois eixos da ordenação MDS ($r^2 = 0,90$; stress = 0,14; Figura 17). Assim, a composição das espécies de herbívoros é claramente mais similar em árvores com alturas similares (Figura 18). As espécies de insetos herbívoros mais importantes que causaram esse padrão podem ser visualizadas através da tabela 6, que também demonstra que o principal fator de diferenciação da fauna foi a baixa ocorrência das espécies de insetos herbívoros nas árvores pequenas (apenas três espécies em árvores menores que 10m). A grande maioria das espécies (20 das 21 espécies mais importantes da amostragem) apareceram em árvores maiores que 30 m (Tabela 6) sendo que as árvores menores tenderam a apresentar um subconjunto das espécies presentes nas árvores maiores.

Assim, como no caso das formigas, o efeito significativo da altura da planta sobre a composição de espécies de insetos herbívoros foi confirmado pelo mesmo tipo de análise realizada com esforço amostral padronizado (CCA: Pillai trace = 0,30; $F_{2,22} = 4,66$; $p = 0,02$ e MDS: $r^2 = 0,95$; stress = 0,11).

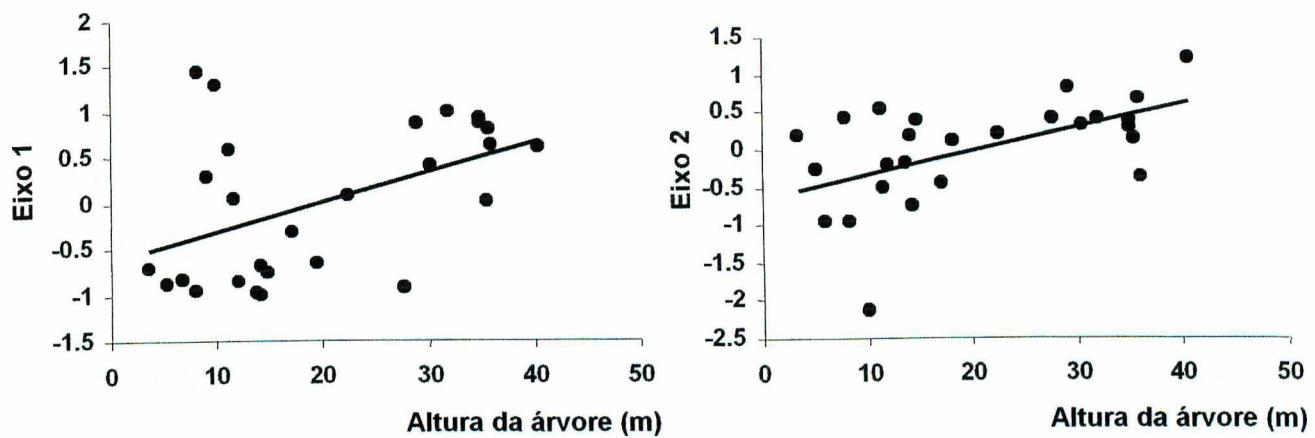


Figura 17: Relação entre os valores dos eixos 1 e 2 da análise de correspondência canônica e a altura total de *A. macrocarpa*.

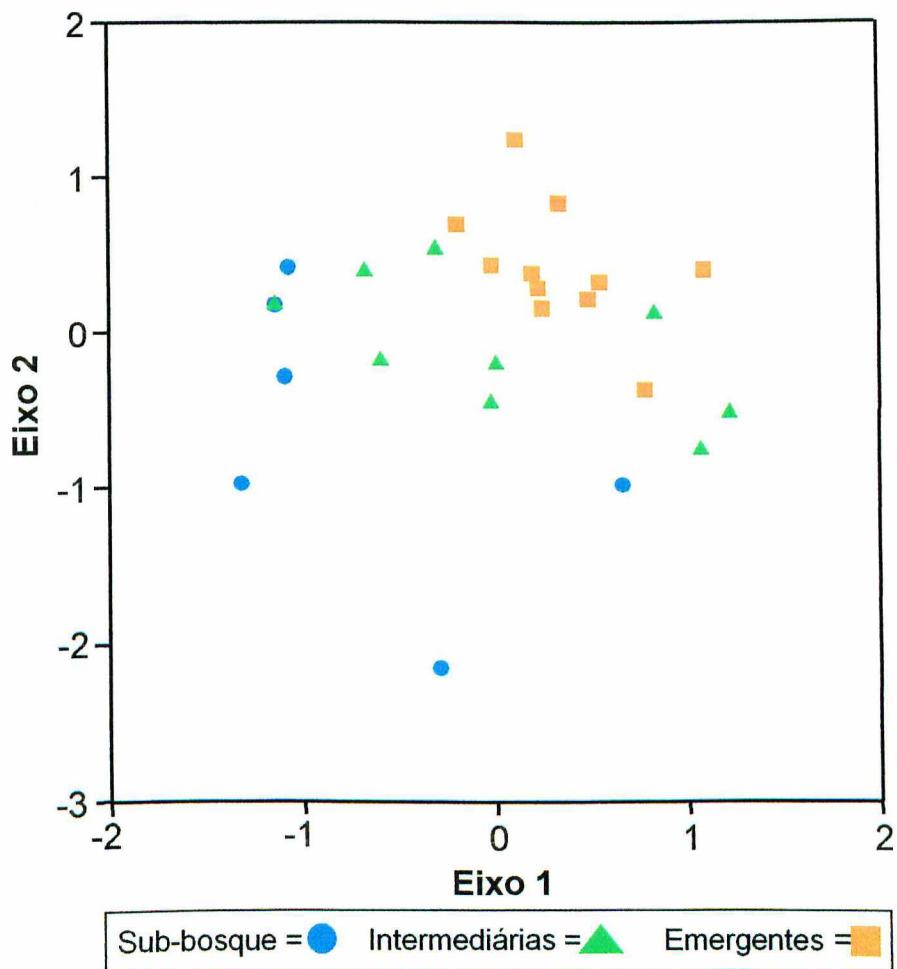


Figura 18: Escalonamento multidimensional mostrando a diferenciação da fauna de insetos herbívoros associadas as copas de *A. macrocarpa* para árvores de Sub-bosque (3 - 10m), Intermediárias (11 - 20m) e Emergentes (20 - 40m).

Tabela 6. Média do número de indivíduos de insetos herbívoros por amostra (batimento) calculada para cada uma das 30 árvores. A primeira coluna apresenta a altura total de cada árvore e as demais, as espécies de insetos herbívoros que ocorreram em mais de 10% das árvores amostradas.

Altura (m)	Espécies de insetos herbívoros																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
40.5	0.7			0.7												0.7				0.3	
36.0									0.3									2.3			
35.8	1.3			0.3							0.3					0.3	0.3			1.0	0.3
35.5		0.3	0.3	0.7	0.3	0.7	0.3	0.3	1.7							0.7	0.3	0.7			
35.0	0.3	0.7	0.3		0.7	0.7		3.3		6.3					0.7	0.7		5.3	8.3	0.3	0.3
35.0		0.3		1.7	1.0	0.3	3.3	1.7	1.0	0.3					6.3	0.3	2.3	0.3	0.7	0.3	0.3
31.9	0.5		1.5	1.5				6.5		1.0					3.0		0.5	0.5	8.0	1.0	2.5
30.4	0.5		0.5		1.5	0.5			0.5	0.5							0.5	0.5			
29.1			0.5	0.5	1.5			2.5		1.0									0.5		0.5
27.7		0.5				0.5	0.5				0.5					1.0	1.0	1.0	1.5		
22.5		0.5			1.5	1.5	0.5	1.5	3.0	1.0	0.5	1.0					2.5	0.5			
19.5																					
18.2			10	10	10			10				20				10	10				
17.2			1.0					1.0			1.0	1.0	1.0	3.0							
14.9			1.0						1.0												
14.3		2.0					1.0														
14.2																					
13.7															10	20	1.0				
12.0		1.0					1.0	2.0		1.0	1.0										
11.6			1.0					2.0	1.0												
11.3		1.0	1.0		2.0	1.0	1.0														
10.0																					
9.2																					
8.3			10	2.0																	
8.0		5.0																			
6.7																					
6.0																					
5.2																					
3.5																					
3.1																					

1: Nitidulidae sp.1; 2: Lagarta de Lepidoptera sp.2; 3: Cerambicidae; 4: Lagarta de Lepidoptera sp.1; 5: Larva Hymenoptera sp.1; 6: Cicadelidae sp.5; 7: Curculionidae sp.3; 8: Curculionidae sp.18; 9: Chrysomelidae sp.1; 10: Latrididae sp.1; 11: Cicadelidae sp.1; 12: Curculionidae sp.1; 13: Curculionidae sp.2; 14: Curculionidae sp.8; 15: Cicadelidae sp.8; 16: Pentatomidae sp.1; 17: Chrysomelidae sp.2; 18: Lagarta de Lepidoptera sp.7; 19: Tenebrionidae sp.3; 20: Lagarta de Lepidoptera sp.13; 21: Anobiidae.

Formigas versus herbívoros: Efeito das formigas sobre a herbivoria

Houve uma relação negativa entre a abundância de formigas e a área foliar perdida média ($F_{1,28} = 9,52$; $y = 35,48 - 5,6x$; $r^2 = 0,19$; $p = 0,016$; figura 19). Por outro lado, não houve relação entre a área foliar perdida e a altura de plantas ($F_{1,28} = 1,86$; $y = 32,01 - 0,16x$; $r^2 = 0,06$; $p = 0,18$).

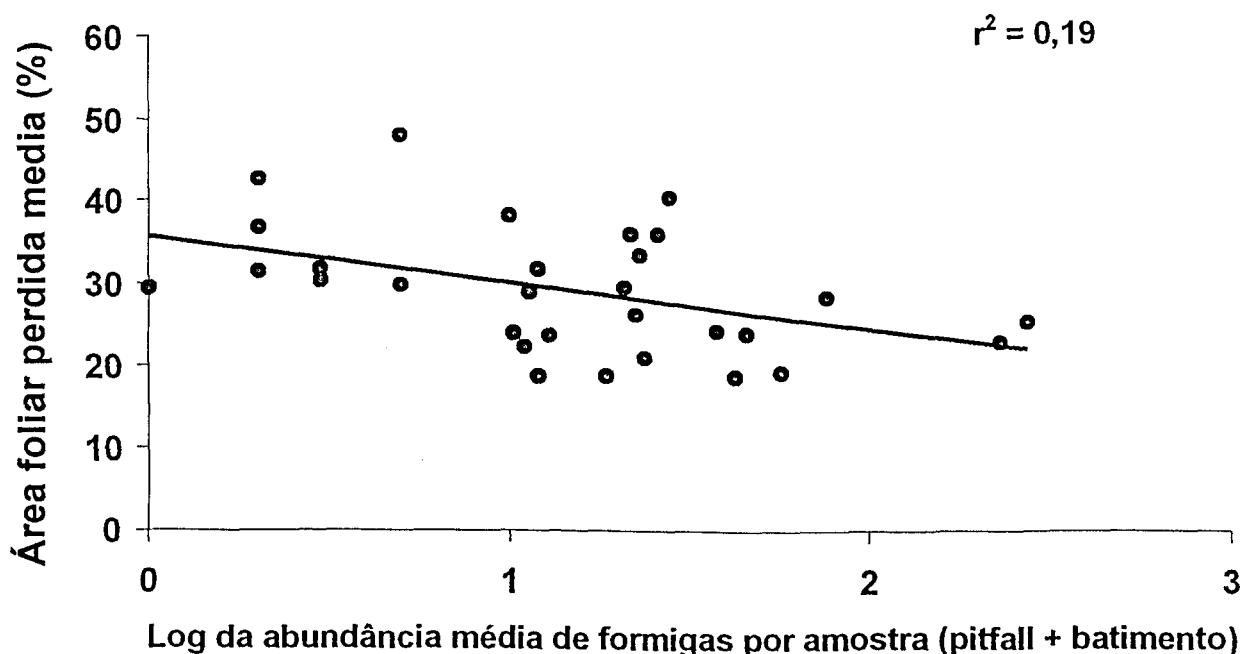


Figura 19. Relação entre o logaritmo do número de indivíduos de formigas por amostra combinada (pitfall + batimento) por árvore sobre a área foliar perdida média em 30 indivíduos de *A. macrocarpa*.

Discussão

Formigas

Caracterização da fauna de formigas

As duas sub-famílias mais importantes no estudo, Myrmecinae e Formicinae também mostraram-se dominantes em outros estudos realizados em habitat de copa (Majer 1990, Majer et al. 1994, Brühl et al. 1998, Dejean & Gibernau 2000 e Morini et al. 2004). Já ao nível de gênero, *Camponotus*, foi o mais rico da amostragem reforçando que espécies desse grupo colonizam com muito sucesso o habitat arbóreo em florestas tropicais (Brühl et al. 1998), sendo também um gênero muito diverso em outros ambientes (Mariano et al. 2003). Em um levantamento de dois anos realizado em duas espécies arbóreas pioneiras nesse mesmo parque, o gênero *Camponotus* também se mostrou ser o mais rico em espécies (R. I. Campos, dados não publicados).

Em relação à metodologia de coleta de formigas, este trabalho inova ao testar um conjunto metodológico (pitfall arbóreo + batimento), que além de ter sido complementar, (o batimento aumentou em cerca de 30% o número de espécies coletado) se mostrou eficiente em gerar dados comparativos sobre os padrões de distribuição das espécies. Assim, a despeito do conjunto metodológico aqui utilizado não ser tão eficiente no levantamento global de espécies quanto o *fogging* (p.ex. Wilson 1987), os dados obtidos são estatisticamente robustos, dentro do limite de acessibilidade ao dossel.

*Efeito do crescimento de *A. macrocarpa* sobre a assembleia de formigas*

Os resultados do estudo indicam que árvores maiores têm em média uma maior riqueza e abundância de formigas. Do mesmo modo, pesquisas realizadas em outras florestas tropicais apontam o dossel como ambiente mais rico em espécies de formigas que o sub-bosque (Basset et al. 1992, Yanoviak & Kaspari 2000). Por outro lado, Brühl et al. (1998)

encontraram uma riqueza de espécies de formigas similar entre esses dois estratos florestais. Por sua vez, em um trabalho também utilizando técnicas de batimento, foi concluído que a abundância de formigas é maior no sub-bosque (Basset et al. 2001). Apesar da controvérsia, é preciso lembrar que todos os trabalhos citados acima realizaram amostragem em copas de diferentes espécies arbóreas no sub-bosque e no dossel, sendo esse o primeiro estudo que aborda mudanças contínuas na diversidade de formigas entre indivíduos arbóreos da mesma espécie em diferentes estratos de mata.

Ao menos três fatores podem ser apontados como influenciadores do aumento de riqueza e abundância de formigas em árvores de dossel. Primeiro, a maior disponibilidade de sítios de nidificação (p.ex. casca e ocos de troncos) pode facilitar o estabelecimento de ninhos em árvores maiores (Hölldobler & Wilson 1990, Dejean et al. 2000). De fato algumas espécies de formigas parecem necessitar de ocos em grandes troncos para nidificar como é o caso, por exemplo, de *Camponotus sericeiventris* e *Cephalotes atratus* que são espécies que foram coletadas quase que exclusivamente em plantas maiores (Tabela 4) e que apresentam ter uma preferência em nidificar em árvores grandes (Mann 1916). Um segundo fator que pode também ser apontado é a mudança microclimática sobre *A. macrocarpa* no ambiente de dossel (Nadkarni 1994, Parker 1995). Como Formicidae é um táxon termofílico (Hölldobler & Wilson 1990), a maior temperatura e intensidade luminosa encontrados no dossel em relação ao sub-bosque podem aumentar a diversidade de formigas no primeiro habitat (Basset et al. 1992). Em terceiro e último lugar, a maior disponibilidade de alimento para formigas em plantas maiores, também pode explicar o padrão encontrado. Alguns estudos demonstram que os NEFs e as excretas açucaradas de hemípteros (em inglês, *honeydew*) são considerados itens alimentares fundamentais na estruturação da comunidade de formigas em copas de árvores (Blüthgen et al. 2000, Davidson et al. 2003, Del-Claro 2004). Além disso, as formigas são consideradas predadores chaves no habitat arbóreo (Floren et al. 2002) e possuem como item

importante de sua dieta os insetos herbívoros. Para o presente estudo, apesar de o número de NEFs (ativos ou não), não ter aumentado em plantas maiores, houve um aumento significativo na abundância de insetos herbívoros potencialmente vulneráveis a predação por formigas (ex. lagartas de Lepidoptera; Adlung 1966, Fowler & Macgavin 1985), (Figura 16). Apesar desses resultados, não foram feitas observações específicas para as interações entre formigas e herbívoros sendo esses fatores meramente especulativos.

Em relação à composição da fauna de formigas, os resultados sugerem que a fauna das plantas de sub-bosque e intermediárias (árvore menores que 20 m), representa um sub-conjunto da fauna de dossel (árvore maiores que 20 metros). Onze das 12 espécies de formigas mais freqüentes (coletadas em mais de 10% das árvores) ocorreram em plantas de dossel, sendo que dessas, apenas seis ocorreram em árvores de sub-bosque e intermediárias (Tabela 3).

Por outro lado, houve a presença de duas espécies altamente freqüentes e abundantes (*Camponotus atriceps* e *Solenopsis* sp.1) que através da formação de um mosaico, podem estar influenciando toda a estrutura da assembléia de formigas nas plantas amostradas (Leston 1978, Dejean et al. 1994). Por exemplo, pode ser observado na tabela 3 que *Camponotus atriceps* e *Solenopsis* sp.1 não foram coletadas juntas em alta abundância (abundância média maior que 10) na mesma planta, demonstrando possivelmente competição por interferência na isca entre espécies dominantes. Estudos apontam que interações competitivas entre formigas dominantes são especialmente freqüentes no habitat de dossel (Tobin 1997, Yanoviak & Kaspari 2000). Pode ser observado também que *Camponotus atriceps*, na maioria das vezes, se sobressaiu em árvores mais baixas e *Solenopsis* sp.1 nas mais altas. Isso pode indicar, pela primeira vez em plantas mirmecófilas, que apesar das espécies de formiga não se substituirem ativamente ao longo do crescimento da planta, como acontece em plantas mirmecófitas (Vasconcelos & Davidson 2000, Fonseca & Benson 2003, Djie-to-Lordon et al. 2004), as

espécies dominantes têm seus potenciais competitivos influenciados pelo crescimento da árvore. Por outro lado, apesar dessa idéia ser completamente plausível, é preciso ressaltar que a mudança de dominância entre as duas espécies, pode ter sido causada meramente por variações em seus respectivos sítios de nidificação.

Insetos herbívoros

Caracterização da fauna de insetos herbívoros

Ao nível taxonômico de ordem, Coleoptera adultos, larvas de Lepidoptera e Hemiptera (adultos e ninhas das subordens Heteroptera e Auchenorrhyncha) foram as mais ricas em espécies. Levando em consideração a mesma metodologia de coleta, salvo a falta de espécies da sub-ordem Sternorrhyncha, resultados similares foram encontrados por outro trabalhos (Basset et al. 2001). A família mais rica e abundante de insetos herbívoros foi marcadamente Curculionidae (Tabela 4). Esse resultado não difere de outros realizados em florestas tropicais. Basset et al. (2001), que também utilizaram coletas por batimento obtiveram uma amostragem dominada por indivíduos das famílias Chrysomelidae e Curculionidae. Ainda, vários outros estudos (e.g. Hammond et al. 1996) realizados em diferentes florestas e utilizando outros métodos de coleta, também concordaram com o presente trabalho, mostrando que a família mais representativa em termos de abundância foi Curculionidae.

*Efeito do crescimento de *A. macrocarpa* sobre a assembléia de insetos herbívoros*

Assim como no caso das formigas, os resultados encontrados indicam que árvores maiores têm em média um maior número de espécies e indivíduos de insetos herbívoros. Corroborando com esses dados, um trabalho também utilizando batimento em floresta tropical encontrou um maior número de espécies de insetos herbívoros no dossel do que no sub-bosque (Basset et al. 2001). Em relação a abundância, em um trabalho realizado em uma

floresta tropical na África, foi encontrado em média três vezes mais indivíduos de insetos herbívoros no dossel do que sub-bosque (Basset et al. 1992) também concordando com o presente estudo. Por outro lado, Barone (2000) trabalhando com espécies de planta do gênero *Alseis* encontrou em média uma maior densidade de indivíduos de lagartas de lepidópteros e insetos mastigadores em plantas de sub-bosque. Mais uma vez, é preciso ressaltar que nenhum desses trabalhos comparou a fauna de insetos herbívoros de forma contínua, sempre utilizando comparações categóricas entre árvores de dossel e sub-bosque.

De forma geral, o efeito positivo do crescimento da planta sobre insetos herbívoros foi mais intenso do que sobre as formigas. Esse resultado pode ser explicado pelo fato de os herbívoros se alimentarem diretamente de folhas sendo influenciados de forma mais direta por diversos fatores. Em primeiro lugar, a maior produtividade primária no dossel, gerada por meio de uma maior intensidade luminosa pode ser apontada como um importante fator (Basset et al. 1992). Assim, em árvores emergentes, o aumento no número de folhas novas, que são também mais nutritivas para herbívoros (veja Mattson 1980), estaria aumentando o número desses insetos. Isso se torna ainda mais significativo, ao passo em que as coletas foram realizadas no início da estação chuvosa, onde a produtividade primária do sub-bosque começa a aumentar e a do dossel já se encontra alta (Leight et al. 1982). Segundo, o aumento da interligação entre as copas nas plantas de dossel pode aumentar a heterogeneidade da folhagem e atrair diferentes espécies de insetos generalistas (Neves et al. 2005 dados não publicados). Terceiro, como no caso das formigas, mudanças microclimáticas no dossel, tais como a maior iluminação e temperatura podem aumentar a atividade de forrageamento de insetos herbívoros adultos, aumentando dessa forma a oviposição e a densidade de herbívoros neste habitat (Basset et al. 1992). Por último, as folhas de sol e de sombra podem ser bioquimicamente diferentes, sendo as folhas das árvores emergentes, expostas diretamente ao sol, mais nutritivas a insetos herbívoros (Basset et al. 1992).

Em relação a composição de insetos herbívoros, a baixa sobreposição de fauna encontrada entre as plantas de diferentes tamanhos foi determinada primariamente pela baixíssima presença de insetos herbívoros em plantas pequenas concomitantemente com a alto número de espécies nas plantas emergentes. Assim, de uma forma ainda mais clara que no caso das formigas, na medida em que a planta cresce, aumenta-se gradativamente o número de espécies novas (Tabela 6). Desse modo, consequentemente, a fauna de insetos herbívoros de sub-bosque também representa um mero subconjunto da rica fauna de dossel, repleta de espécies restritas a esse estrato. Além disso, a baixa dominância apresentada pelos insetos herbívoros parece indicar uma alta presença de herbívoros generalistas. Tal fato pode gerar uma diminuição na competição e também influenciar na presença de uma alta riqueza de insetos em plantas grandes, mesmo levando-se em consideração o aumento da disponibilidade de recursos. Ao contrário disso, Barone (2000), em um trabalho realizado com duas espécies arbóreas de floresta tropical, constatou uma alta porcentagem de herbívoros especialistas, encontrando uma alta similaridade de fauna (86 e 73%) entre dossel e sub-bosque. Por outro lado, corroborando os dados do presente trabalho, a sobreposição de fauna entre dossel e sub-bosque também foi baixa em um estudo realizado com técnicas de batimento em uma floresta tropical no Gabão (Basset et al. 2001). Além disso, naturalistas vem demonstrando a existência de espécies particulares de insetos herbívoros associados a plantas de certa idade ou tamanho (Lawton 1983).

Formigas versus herbívoros: Efeito das formigas sobre a herbivoria

Houve uma diminuição da herbivoria em árvores com uma maior abundância de formigas independentemente do tamanho da árvore, demonstrando que as formigas são efetivas na defesa de plantas de todos os tamanhos. As formigas são consideradas insetos altamente agressivos sendo que vários trabalhos apontam uma alta pressão de predação de artrópodes geradas por formigas tanto em plantas sem atrativos especializados (Floren et al. 2002), quanto mirmecófilas (Bentley 1976 e 1977, Costa et al. 1992, Del Claro et al. 1996, De la fuente & Marquis 1999, Oliveira et al. 1999, Sobrinho et al. 2002) e mirmecófitas (Janzen 1966, Fonseca 1994, Gaume et al. 1997, Bronstein 1998, Heil et al. 2001). Assim, as formigas, por meio de um comportamento agressivo e predatório de patrulhamento acabam propiciando uma proteção efetiva contra inimigos naturais das plantas, se tornando um dos principais agentes bióticos de defesa contra herbivoria (Bentley 1976 e 1977, Oliveira & Pie 1998). No entanto, a função defensiva que as formigas podem exercer sobre uma planta, será diretamente proporcional a agressividade das formigas e a sensibilidade dos herbívoros (Huxley 1991, Floren et al. 2002). Assim, a grande presença de herbívoros considerados importantes causadores de danos foliares e mais sensíveis a predação por formigas (p.ex. lagartas de Lepidoptera, veja Floren et al. 2002) é mais um indicativo do importante papel das formigas na redução da herbivoria no sistema estudado.

Por outro lado, não foi encontrada influência do tamanho da planta sobre o nível de herbivoria, indicando que em média, plantas maiores, apesar de terem mais herbívoros não sofrem mais herbivoria. No caso do presente estudo, fatores metodológicos podem provavelmente explicar, ao menos em parte, esse padrão. Primeiramente, o fato das coletas terem sido realizadas no início da estação chuvosa, pode ter superestimado a quantidade de herbívoros e subestimado a herbivoria. De fato, nas coletas, houve grande abundância de insetos imaturos (183 indivíduos, ou 30% do total), indicando um estágio inicial de consumo

de folhas na presença de um já alto número de herbívoros (Basset et al. 2001). Assim, é possível que em um momento futuro a herbivoria passe a se relacionar significamente com o número de herbívoros e responda de forma mais clara o real efeito indireto do tamanho da planta sobre a área foliar perdida. Além disso, a metodologia empregada para a medida da herbivoria foi estimada com uma medida instantânea (nível de herbivoria, como em Ribeiro & Brown 1999, Vasconcelos & Davidson 2000), não levando em consideração a escala de tempo em que a herbivoria foi acumulada (taxa de herbivoria, como em Coley et al. 1985). Esse tipo de medida faz com que não se possa responder com certeza, se o dano causado as folhas foi mesmo gerado pelos herbívoros atuais (Coley & Barone 1996). Assim, provavelmente, devido à característica dinâmica da relação entre número de herbívoros e herbivoria (Lowman 1984, Barone 2000) não foi detectado relação entre essas variáveis em uma medida de herbivoria única no tempo.

Um outro fator que pode estar influenciando na herbivoria, e independe da metodologia empregada, é a ausência de espécies de insetos herbívoros muito freqüentes, prováveis especialistas. Vários estudos indicam que a grande maioria da área foliar consumida em plantas é gerada por herbívoros especialistas (Coley & Barone 1996, Ribeiro & Brown 1999, Barone 2000, Lawrence et al. 2003).

Os poucos trabalhos que abordaram esse tema na literatura, apresentam resultados controversos. Corroborando com os dados do presente estudo, não foi observada mudança na herbivoria foliar entre indivíduos de sub-bosque e dossel (Barone 2000). Em outros trabalhos realizados com plantas mirmecófitas também foi concluído que a herbivoria independe do tamanho da planta (Fowler 1993, Vasconcelos & Davidson 2000). Por outro lado, alguns trabalhos indicam que plantas mais jovens e menores possuem menos herbivoria do que plantas mais velhas e maiores (Dirzo 1984, Marquis 1984, Itino & Itioka 2001, Del Val &

Dirzo 2002) e que plantas de sub-bosque são mais atacadas por herbívoros do que plantas de dossel (Coley & Barone 1996).

Outro fator diretamente relacionado à planta que deve também ser levado em consideração, é a presença de compostos secundários (Abrahamson et al. 1991), que são considerados chaves para a taxa de herbivoria em florestas tropicais (Coley & Borone 1996). Apesar de não ter sido medida a quantidade de compostos secundários nos indivíduos amostrados, estudos indicam que plantas homoblásticas, como é o caso de *A. macrocarpa*, podem ter um aumento na quantidade de compostos químicos inibidores de herbivoria na medida em que crescem (Fuchs & Bowers 2004). Plantas menores e mais jovens possuem menos compostos secundários provavelmente devido a uma demanda evolutiva conflitante entre crescer e se defender (Coley et al. 1985, Ribeiro 2003).

Conclusões:

1. Embora formigas e insetos herbívoros sejam insetos com biologia bem diferentes, eles responderam de forma similar às variações no tamanho da planta, e consequentemente em sua arquitetura.
2. Por outro lado, apesar das respostas das formigas e insetos herbívoros serem parecidas, a intensidade do efeito do estágio de desenvolvimento de *A. macrocarpa* foi mais forte sobre os insetos herbívoros, possivelmente porque estes últimos são mais diretamente dependentes da planta.
3. Mudanças na arquitetura e tamanho da planta ocasionaram um aumento na diversidade e abundância de insetos herbívoros e formigas.
4. Finalmente, o fato de que para *A. macrocarpa*, a fauna de sub-bosque nada mais é do que um subconjunto da fauna de dossel indica a importância do habitat de dossel como um reservatório de biodiversidade.

Referências Bibliográficas

- Abrahamson, W. G., K. D. McCREA, A. J. Whitwell, & L. A. Vernieri. 1991. The role of phenolics in goldenrod ball gall resistance and formation. *Biochemical Systematics and Ecology* **19**:615-622.
- Adlung, K. G. 1966. A critical evaluation of the European research on the use of red wood ants (*Formica rufa* Group) for the protection of forests against harmful insects. *Zeitschrift Fuer Angewanate Entomologie*. **57**:167-189.
- Antunes, F. Z. 1986. Caracterização climática do estado de Minas Gerais. *Informativo Agropecuário* **12**: 1-13.
- Barone, J. A. 2000. Comparison of herbivores and herbivory in the canopy and understory for two tropical tree species. *Biotropica* **32**:307-317.
- Basset, Y. 1997. Species-abundance and body size relationship in insect herbivores associated with New Guinean forest trees, with particular reference to insect host-specificity. Páginas 237-264 *in* N. E. Stork, J. Adis & R. K. Didham, editors. *Canopy Arthropods*. Chapman & Hall, London, UK.
- Basset, Y. 1999. Diversity and abundance of insect herbivores foraging on seedlings in a rainforest in Guyana. *Ecological Entomology* **24**:245-259.
- Basset, Y., H. P. Aberlenc, G. Delvare. 1992. Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest of Cameroon. *Ecological Entomology* **17**, 310-318.
- Basset, Y., H. P. Aberlenc, H. Barrios, G. Curletti, J. M. Berenger, J. P. Vesco, P. Causse, A. Haug, A. S. Hennion, L. Lesobre, F. Marques, & R. O'Meara. 2001. Stratification and diel activity of arthropods in a lowland rainforest in Gabon. *Biological Journal of the Linnean Society* **72**:585-607.

- Basset, Y., V. Novotny, S. E. Miller, & R. L. Kitching. 2003. Arthropods of tropical forests – Spatio-temporal dynamics and resource use in canopy. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Beattie, A. J. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bell, A. D., A. Bell, & T. D. Dines. 1999. Branch construction and bud defence status at the canopy surface of a West African rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society* **66**:481–499.
- Bentley, B. L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* **57**:815-820.
- Bentley, B. L. 1977. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). *Journal of Ecology* **65**:27-38.
- Bernays, E. A., & O. P. J. M. Minkenberg. 1997. Insect herbivores: Different reasons for being a generalist. *Ecology* **78**:1157-1169.
- Blüthgen, N., M. Verhaagh, W. Goitia, K. Jaffe, W. Morawetz, & W. Barthlott. 2000. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia* **125**:229-240.
- Bronstein, J. L. 1998. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica* **30**:150-161.
- Brühl, C. A., G. Gunsalam, & K. E. Linsenmair. 1998. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* **14**:285-297.
- Cobb, N. S., & T. G. Whitham. 1993. Herbivore deme formation on individual trees - a test-case. *Oecologia* **94**:496-502.

- Coley, P. D., & J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305-335.
- Coley, P. D., J. P. Bryant, & F. S. Chapin. 1985. Resource availability and plant ant herbivore defense. *Science* 230:895-899.
- Colwell R. K. 2004: EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples, version 7.0. User's guide and application published temporarily at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>, acessado em 20 de dezembro de 2004.
- Costa, F. M. C. B., A. T. Oliveira Filho, & P. S. Oliveira. 1992. The role of extrafloral nectaries in *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in limiting herbivory: an experiment of ant protection in cerrado vegetation. *Ecological Entomology* 17:363-365.
- Davidson, D. W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society* 61:153-181.
- Davidson, D. W., S. C. Cook, R. R. Snelling, and T. H. Chua. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300:969-972.
- De la fuente, M. A. S., & R. J. Marquis. 1999. The role of ant-tended extrafloral nectaries in the protection and benefit of a neotropical rainforest tree. *Oecologia* 118:192-202.
- Dejean, A., & M. Gibernau. 2000. A rainforest ant mosaic: the edge effect (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35:385-401.
- Dejean, A., A. Akoa, C. Djietolordon, & A. Lenoir. 1994. Mosaic ant territories in an African secondary rain-forest (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology* 23:275-292.
- Dejean, A., D. McKey, M. Gibernau, & M. Belin. 2000. The arboreal ant mosaic in a Cameroonian rainforest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35:403-423.
- Del-Claro, K. 2004. Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas. *Neotropical Entomology* 33:665-672.

- Del Claro, K., & S. Oliveira. 1999. Ant-homoptera interactions in a neotropical savanna: the honeydew-producing treehopper, *Guayaquila xiphias* (Membracidae), and its associated ant fauna *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). *Biotropica* **31**:135-144.
- Del Claro, K., V. Berto, & W. Reu. 1996. Effect of herbivore deterrence by ants on the fruit set of an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). *Journal of Tropical Ecology* **12**:887-892.
- Del Val, E., & R. Dirzo. 2002. Does ontogeny cause changes in the defensive strategies of the myrmecophyte *Cecropia peltata*? *Plant Ecology* **169**:35-41.
- Denno, R. F., & G. K. Roderick. 1991. Influence of patch size, vegetation texture, and host plant architecture on the diversity, abundance, and life history styles of sap-feeding herbivores. Páginas 169-196 in S. S. Bell, E. D. McCoy & H. R. Mushinsky, editors. *Habitat Structure – The physical arrangement of objects in space*. Chapman & Hall, London, UK.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. Páginas 141-165 in R. Dirzo & J. Sarukàn, editors. *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Djiéto-Lordon, C., A. Dejean, M. Gibernau, M. Hossaert-McKey, & D. McKey. 2004. Symbiotic mutualism with a community of opportunistic ants: protection, competition, and ant occupancy of the myrmecophyte *Barteria nigritana* (Passifloraceae). *Acta Oecologica* **26**:109–116.
- Erwin, T. L. 1989a. Canopy arthropod biodiversity: A chronology of sampling techniques and results. *Revista Peruana de Entomología* **32**:71-77.
- Erwin, T. L. 1989b. Sorting tropical forest canopy samples. *Insect Collection News*. **2**:8.
- Floren, A., A. Biun, & K. E. Linsenmair. 2002. Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. *Oecologia* **131**:137-144.

- Fonseca, C. R. 1994. Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. *Journal of Ecology* **82**:833-842.
- Fonseca, C. R., & W. W. Benson. 2003. Ontogenetic succession in Amazonian ant trees. *Oikos* **102**:407-412.
- Fortanier, E. J. & H. Jonkers. 1976. Juvenility and maturity of plants as influenced by their developmental & physiological aging. *Acta Orticulturae* **56**:37-43.
- Fowler, H. G. 1993. Herbivory and assemblage structure of myrmecophytous understory plants and their associated ants in the central Amazon. *Insectes Sociaux* **40**:137-145.
- Fowler, S. V., & M. Macgarvin. 1985. The impact of hairy wood ants, *Formica lugubris*, on the guild structure of herbivorous insects on birch, *Betula pubescens*. *Journal of Animal Ecology* **54**:847-855.
- Fuchs, A., & M. D. Bowers. 2004. Patterns of iridoid glycoside production and induction in *Plantago lanceolata* and the importance of plant age. *Journal of Chemical Ecology* **30**:1723-1741.
- Gaume, L., D. McKey, & M. C. Anstett. 1997. Benefits conferred by "timid" ants: active anti-herbivore protection of the rainforest tree *Leonardoxa africana* by the minute ant *Petalomyrmex phylax*. *Oecologia* **112**:209-216.
- Gilhuis, J. P. 1986. Vegetation survey of the Parque Florestal Estadual do Rio Doce, MG, Brasil. Master Thesis, Wageningen Agricultural University, Wageningen, Netherlands.
- Hammond, P. M., R. L. Kitching, & N. E. Stork. 1996. The composition and richness of the tree-crown coleopteran assemblage in an Australian subtropical forest, *Ecotropica* **2**:99-108.
- Heil, M., B. Fiala, K. E. Linsenmair, G. Zotz, P. Menke, & U. Maschwitz. 1997. Food body production in *Macaranga triloba* (Euphorbiaceae): a plant investment in anti-herbivore defense via symbiotic ant partners. *Journal of Ecology* **85**:847-861.

- Heil, M., B. Fiala, U. Maschwitz, & K. E. Linsenmair. 2001. On benefits of indirect defense: short- and long-term studies of ant herbivore protection via mutualistic ants. *Oecologia* **126**:395-403.
- Hölldobler, B., & E. O. Wilson. 1990. *The ants*. The Belknap Press of Harvard University press, Massachusetts, USA.
- Huxley, C. R. 1991. Ants and plants: a diversity of interections. Páginas 1-11 *in*: C. R. Huxley & D.F.Cutler, editors. *Ant-Plant Interactions*, Oxford University Press, Oxford, UK.
- Itino, T., & T. Itioka. 2001. Interspecific variation and ontogenetic change in antiherbivore defense in myrmecophytic *Macaranga* species. *Ecological Research* **16**:765-774.
- Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* **20**:249-275.
- Jones, C. S. 1999. An essay on juvenility, phase change, and heteroblasty in seed plants. *International Journal of Plant Sciences* **160**:S105-S111.
- Kelly, C. A. 1986. Extrafloral nectaries: ants herbivores and fecundity in *Cassia fasciculata*. *Oecologia* **69**:600-605.
- Kitching, R. L., H. Mitchell, G. Morse, & C. Thebaud. 1997. Determinants of species richness in assemblages of canopy arthropods in rainforests. Páginas 131-150 *in* N. E. Stork, J. Adis & R. K. Didham, editors. *Canopy Arthropods*. Chapman & Hall, London, UK.
- Lawrence, R., B. M. Potts, & T. G. Whitham. 2003. Relative importance of plant ontogeny, host genetic variation, and leaf age for a common herbivore. *Ecology* **84**:1171-1178.
- Lawson, E. J. R., & R. S. Poethig. 1995. Shoot Development in Plants - Time for a Change. *Trends in Genetics* **11**:263-268.
- Lawton, J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* **28**:23-39.

- Lawton, J. H., & P. W. Price. 1979. Species richness of parasites on hosts - Agromyzid flies on the British Umbelliferae. *Journal of Animal Ecology* **48**:619-637.
- Leigh, E. G., Jr., A. S. Rand, & D. M. Windsor. 1982. *Ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington DC., USA.
- Leston, D. 1978. Neotropical ant mosaic. *Annals of the Entomological Society of America* **71**:649-653.
- Lopes, W. P. 1988. *Florística e fitosociologia de um trecho de vegetação arbórea no Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais*. Tese de mestrado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brasil.
- Lopes, W. P., A. F. Silva, A. L. Souza, & J. A. A. Meira Neto. 2002. Estrutura fitossociológica de um trecho de vegetação arbórea no Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais. *Acta Botânica Brasílica* **16**:443-456.
- Lorenzi, H. 1992. *Árvores Brasileiras. Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Vol. 1. Editora Plantarum Ltda, São Paulo, Brasil.
- Lowman, M. D. 1984. An assessment of techniques for measuring herbivory - is rainforest defoliation more intense than we thought. *Biotropica* **16**:264-268.
- Mackay, D. A. 1991. The effects of ants on herbivory and herbivore numbers on foliage of the mallee eucalypt, *Eucalyptus incrassata* Labill. *Australian Journal of Ecology* **16**:471-483.
- Majer, J. D. 1990. The abundance and diversity of arboreal ants in northern Australia. *Biotropica* **22**:191-199.
- Majer, J. D., J. H. C. Delabie, & M. R. B. Smith. 1994. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica* **26**:73-83.
- Mann, W. M. 1916. The Stanford expedition to Brazil, 1911, John C. Branner, Director. The ants of Brazil. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **60**:399-490.

- Mariano, C. S. F., J. H. C. Delabie, L. A. O. Campos, & S. G. Pompolo. 2003. Trends in karyotype evolution in the ant genus *Camponotus* (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology* **42**:831-839.
- Marquis, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* **226**:537-539.
- Mattson, W. J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen-content. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**:119-161.
- McGarigal, K., S. Cushman, & S. Stafford. 2000. Multivariate statistics for wildlife and Ecology research. Springer-Verlag, New York, USA.
- Mody, K., & K. E. Linsenmair. 2004. Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not necessarily herbivory. *Ecological Entomology* **29**:217-225.
- Morini, M. S. D., L. M. Kato, & O. C. Bueno. 2004. The ant (Hymenoptera: Formicidae) community in two species of the Euphorbiaceae, *Alchornea sidifolia* and *Croton floribundus*, in an area of the Atlantic Forest of Brazil. *Sociobiology* **43**:467-475.
- Nadkarni, N. M. 1994. Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. *American Zoologist* **34**:70-78.
- Oliveira, P. S., & H. F. Leitão-Filho. 1987. Extrafloral Nectaries - Their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of cerrado vegetation in southeast Brazil. *Biotropica* **19**:140-148.
- Oliveira, P. S., & C. R. F. Brandão. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. Páginas 198-212 *in* C. R. Huxley & D. F. Cutler, editors. *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Oliveira, P. S., & M. R. Pie. 1998. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in cerrado vegetation. *Annais da Sociedade Entomológica do Brasil* **27**: 161-176.

- Oliveira, P. S., V. Rico-Gray, C. Diaz-Castelazo, & C. Castillo-Guevara. 1999. Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Functional Ecology* **13**:623-631.
- Parker, G. G. 1995. Structure and microclimate of forest canopies. Páginas 431–455 *in*: M. D. Lowman & N. M. Nadkarni, editors. *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego, USA.
- Perry, D. R. 1978. Method of access into crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* **10**:155-157.
- Poethig, R. S. 1990. Phase change and the regulation of shoot morphogenesis in plants. *Science* **250**:923-930.
- Price, P. W. 1997. *Insect Ecology*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Riba, M. 1998. Effects of intensity and frequency of crown damage on resprouting of *Erica arborea* L. (Ericaceae). *Acta Oecologica - International Journal of Ecology* **19**:9-16.
- Ribeiro, S. P. 2003. Insect herbivores in the canopies of savannas and rainforests. Páginas 348-359 *in* Y. Basset, V. Novotny, S. Miller & R. Kitching, editors. *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ribeiro, S. P. & V. K. Brown. 1999. Insect herbivory within tree crowns of *Tabebuia aurea* and *T. ochracea* (Bignoniaceae): contrasting the Brazilian cerrado with the wetland “Pantanal Matogrossense”. *Selbyana* **120**: 159-170.
- Ribeiro, S. P., P. P. Borges, C. Gaspar, C. Melo, A. R. M. Serrano, J. Amaral, C. Aguiar, G. Andre, J. A. Quartau. 2005. Canopy insect herbivores in the Azorean laurisilva forests: key host plant species in a highly generalist insect community. *Ecography* in press.

- Silva Jr., M. C., F. R. Scarano, & F. S. Cardel. 1995. Regeneration of an Atlantic forest formation in the understorey of a *Eucalyptus grandis* plantation in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 11:147-152.
- Sobrinho, T. G., J. H. Schoereder, L. L. Rodrigues, & R. G. Collevatti. 2002. Ant visitation (Hymenoptera: Formicidae) to extrafloral nectaries increases seed set and seed viability in the tropical weed *Triumfetta semitriloba*. *Sociobiology* 39:353-368.
- SOCT & CETEC 1981. Programa de pesquisas ecológicas no Parque Estadual do Rio Doce. Sistema Operacional de Ciência e Tecnologia – SOCT & Fundação Centro Tecnológico de Minas Gerais - CETEC: Belo Horizonte, Brasil.
- SPSS Inc. 2000. Systat for Windows, Version 10.0. SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA.
- Tobin, J. E. 1997. Competition and coexistence of ants in a small patch of rainforest canopy in Peruvian Amazonia. *Journal of New York Entomological Society* 105:105-112.
- Vasconcelos, H. L., & D. W. Davidson. 2000. Relationship between plant size and ant associates in two Amazonian ant-plants. *Biotropica* 32:100-111.
- Veloso H. P., A. L. R. Rangel Filho & J. C. Lima. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- Waterman, P. & S. Mole, 1989. Extrinsic factors influencing production of secondary metabolites in plants. Páginas 107–134, *in* E. A. Bernays, editor. *Insect-Plant Interactions*, Vol. 1. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Waltz, A. M., & T. G. Whitham. 1997. Plant development affects arthropod communities: Opposing impacts of species removal. *Ecology* 78:2133-2144.
- Wilson, E. O. 1987. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. *Biotropica* 19:245-251.

- Wiltshire, R. J., I. C. Murfet, & J. B. Reid. 1994. The genetic control of heterochrony: evidence from development mutants of *Pisum sativum* L. *Journal of Evolutionary Biology* 7:447-465.
- Wiltshire, R. J., B. M. Potts, & J. B. Reid. 1998. Genetic control of reproductive and vegetative phase change in the *Eucalyptus risdinnii* - *E. tenuiramis* complex. *Australian Journal of Botany* 46:45-63.
- Yanoviak, S. P., & M. Kaspari. 2000. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. *Oikos* 89:259-266.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.

FU00034897-3