



**Universidade Federal de Uberlândia
Instituto de Biologia
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Conservação de Recursos Naturais**



**Ecologia da interação entre *Cerconota achatina* (Zeller)
(Lepidoptera: Oecophoridae) um “engenheiro de ecossistema” e
sua planta, *Byrsonima intermedia* (A. Juss.) (Malpighiaceae) em
vegetação de Cerrado.**

Mariana Velasque Borges

2013

Mariana Velasque Borges

**ECOLOGIA DA INTERAÇÃO ENTRE *CERCONOTA*
ACHATINA (Zeller) (LEPIDOPTERA:
OECOPHORIDAE) UM “ENGENHEIRO DE
ECOSSISTEMA” E SUA PLANTA, *BYRSONIMA*
INTERMEDIA (A. Juss) (MALPIGHIACEAE) EM
VEGETAÇÃO DE CERRADO.**

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. Kleber Del Claro

UBERLÂNDIA
Agosto- 2013

Mariana Velasque Borges

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

B732e Borges, Mariana Velasque, 1989-
2013 Ecologia da interação entre *Cerconota Achatina* (Zeller) (Lepidoptera: oecophoridae) um “engenheiro de ecossistema” e sua planta, *Byrsonima intermedia* (a. Juss) (malpighiaceae) em vegetação de cerrado / Mariana Velasque Borges. -- 2013.
79 f. : il.

Orientador: Kleber Del Claro.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Inclui bibliografia.

1. Ecologia - Teses. 2. Fenologia vegetal - Teses. 3. Ecossistemas. - Teses. I. Del Claro, Kleber. II. Universidade de Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. III. Título.

CDU: 574

**ECOLOGIA DA INTERAÇÃO ENTRE *CERCONOTA*
ACHATINA (Zeller) (LEPIDOPTERA:
OECOPHORIDAE) UM “ENGENHEIRO DE
ECOSSISTEMA” E SUA PLANTA, *BYRSONIMA*
INTERMEDIA (A. Juss.) (MALPIGHIACEAE) EM
VEGETAÇÃO DE CERRADO.**

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 23 de agosto de 2013

Profa. Dra. Helena Maura Torezan Silingardi

Universidade Federal de Uberlândia

Dra. Graziella Diogenes Vieira Marques Erdogmus

Universidade Federal de Uberlândia

Prof. Dr. Kleber Del Claro
UFU
(Orientador)

UBERLÂNDIA
Agosto-2013

ÍNDICE

	Página
RESUMO.....	iii
ABSTRACT.....	iv
INTRODUÇÃO.....	02
MÉTODOS GERAIS.....	20
OBJETIVOS GERAIS DA DISSERTAÇÃO.....	28
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	28
ARTIGO.....	45
1-INTRODUCTION.....	46
2- MATERIAL AND METHODS.....	50
3- RESULTS.....	54
3- RESULTS.....	56
4- DISCUSSION.....	64
5- REFERENCES.....	68

AGRADECIMENTOS

Embora a Resposta para a Pergunta Fundamental da Vida, do Universo e Tudo o Mais seja 42¹, ainda procuramos pequenas respostas para nossas perguntas mais, ou menos, urgentes. Na pesquisa científica tive, e terei, a oportunidade de ser sujeito ativo desta busca. Agradeço imensamente aos meus mestres que me possibilitaram começar e seguir em frente. Aos meus pais Eloá e Elias, que mesmo com extremas divergências de opinião sempre me apoiaram no que eles achavam certo e o melhor para mim. Aos meus avós pela força de vontade e disciplina que sempre cobraram de mim.

Um especial agradecimento ao meu mestre, amigo e professor Kleber Del Claro por confiar na minha capacidade como pesquisadora, me aceitando no Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações (LECI), ao qual sempre irei fazer parte. Obrigada por seus conselhos, suas críticas construtivas e seus puxões de orelha nos momentos mais adequados. Sei que ainda teremos muitas oportunidades para trabalharmos juntos. A professora Helena Maura Torezan-Silingard, pela força e auxílio nesta etapa e nas futuras.

Sou especialmente grata ao professor Paulo Enrique Cardoso Peixoto (UEFS). Sei que boa parte do que está por vir não seria possível sem seu apoio Paulinho, obrigada!

Aos meus amigos Fernanda, Risely e Henrique por me tirarem o foco da dissertação. A todos os meus amigos e conhecidos que direta ou indiretamente colaboraram com a realização deste trabalho. Muito obrigada pelo incentivo, apoio e amizade. Aos meus colegas de trabalho

¹ ADAMS, Douglas. O guia do mochileiro das galáxias. Tradução de Carlos Irineu da Costa e Paulo Henriques Britto. Rio de Janeiro: Sextante. 2004.

Alexandra Bächtold, Andréia Andrade Vilela, a Ceres Belchior, a Denise Lange e a todos os outros alunos colegas de laboratório, pela companhia no campo e dicas.

Aos pesquisadores que me antecederam, fornecendo bases para um trabalho mais sólido e estruturado.

À Universidade Federal de Uberlândia, pela oportunidade de realização do mestrado.
À CAPES, pelo apoio financeiro concedido.

ÍNDICE

	Página
Resumo.....	ii
Abstract.....	iii
I- Introdução	1
1. Introdução: Interações ecológicas.....	1
Herbívoro-planta.....	1
2. Defesas anti-herbivoria.....	2
Fenologia: a fuga no tempo.....	9
3. Engenheiros de Ecossistemas.....	11
O uso da Engenharia de Ecossistemas para a conservação da Biodiversidade.....	15
4. O bioma Cerrado.....	16
5. Interação entre <i>Byrsonima intermedia</i> e <i>Cerconota achatina</i>	18
II- Métodos Gerais.....	23
Objetivos	23
III- Referências Bibliográficas	24
Artigo.....	40
1- Introduction.....	42
2- Material and Methods.....	46
Study site.....	46
Study species.....	47
Experimental design: protective efficacy of shelters.....	49
Ecosystem engineers and associated fauna.....	51
Additional information about statistics.....	51
3- Results.....	52
4- Discussion.....	60
5- Conclusion.....	63
6- References.....	63

RESUMO

Velasque, Mariana. 2013. Ecologia da interação entre *Cerconota achatina* (Lepidoptera: Oecophoridae) um “engenheiro de ecossistema” e sua planta, *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae) em vegetação de cerrado. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. 73p.

As plantas apresentam uma provável redução na sua aptidão ao serem consumidas por herbívoros. Por isso as plantas apresentam várias formas de defesa anti-herbivoria. As principais formas são: a produção de defesas químicas e físicas, escape no tempo e no espaço, a tolerância a herbivoria e a defesa indireta (que leva a atração de inimigos naturais à planta). A fuga no tempo, ou defesa fenológica, compreende as características relacionadas com a velocidade de crescimento de partes a serem consumidas pelos herbívoros. Estudos de fenômenos biológicos cíclicos em uma planta são chamados de fenologia. De forma semelhante, os herbívoros desenvolveram características que permitem um melhor uso da planta hospedeira, a construção de abrigos foliares é uma das formas mais comuns de manipulação do hospedeiro. Estas modificações alteram o micro-habitat, modificando as condições bióticas e abióticas e com isso alteram a comunidade associada às plantas hospedeiras e aumentam a sobrevivência de seus ocupantes. Esta modificação ambiental é denominada de engenharia de ecossistemas e apresenta um efeito potencializado em ambientes sazonais como o Cerrado. O presente estudo foi realizado na Reserva Ecológica do Caça e Pesca do Itororó de Uberlândia, na cidade de Uberlândia, MG entre os anos de 2008 a 2011. O objetivo deste estudo foi investigar a interação da lagarta *Cerconota achatina*, construtora de abrigos foliares em *Byrsonima intermedia* e seu padrão de agregação, com as variações climáticas e a fenologia da planta. Também observamos a importância da lagarta como engenheiro de ecossistema. Utilizamos 60 indivíduos de *B. intermedia* e realizamos acompanhamentos quinzenais nestas plantas, quantificando o número de folhas (maduras e novas), inflorescências, infrutescências, herbívoros e abrigos foliares. Para observar o efeito da engenharia na comunidade associada à *Byrsonima intermedia*, quantificamos os efeitos bióticos pela sobrevivência da fase larval do herbívoro quando exposta fora do abrigo, e os fatores abióticos pela diferença da temperatura entre o meio interno e externo. Para avaliar o efeito da engenharia de ecossistemas na comunidade oferecemos abrigos artificiais em *B. intermedia* para serem colonizados. A planta apresenta baixa sazonalidade na produção de seus órgãos vegetativos (folhas novas) e média sazonalidade de seus eventos reprodutivos (inflorescências e frutos). O herbívoro dominante (*Cerconota achatina*) apresentou uma forte tendência à sazonalidade. Foi encontrada uma intensa variação na produção de folhas novas, inflorescências e frutos, no decorrer dos três anos amostrados. Os abrigos foliares estão presentes em quase todo o ano na planta, podendo aumentar a sobrevivência de seu produtor (defesa contra predadores e parasitoides e contra variações climáticas) e serem associados com o aumento da qualidade nutricional das plantas. Os abrigos foliares amenizaram os fatores bióticos (predação e parasitismo) e abióticos (temperatura) dos organismos ocupantes, além de aumentar significativamente a diversidade e abundância de animais associados à *B. intermedia*. Por estarem presentes todo o ano, inclusive no período seco, os abrigos foliares construídos por *C. achatina* influenciam profundamente o Cerrado, fornecendo suporte para várias espécies durante o período seco e aumentando a abundância e diversidade de artrópodes na região.

Palavra-chave: fenologia; engenharia de ecossistemas; abrigo foliar.

ABSTRACT

Velasque, Mariana. 2013. Ecology of the the interaction between *Cerconota achatina* (Lepidoptera: Oecophoridae) an 'ecosystem engineer "and its plant, *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae) in a cerrado vegetation. Master Thesis in Ecology and Conservation of Natural Resources. UFU. Uberlândia-MG. 73p.

When they are consumed on by herbivores, plants have a likely reduction in on fitness. Therefore there are several forms of plant defense antiherbivory. The principal forms are: the production of chemical and physical defenses, escape in time and space, tolerance to herbivory and indirect defense (which leads to attracting natural enemies to the plant). The escape in time, or phenological defense, comprises the features related to the rate of growth of parts to be consumed by herbivores. Studies of cyclical biological phenomena in a plant are called phenology. Similarly, the herbivores have developed features that allow for a better usage of host plants, the construction of leaf shelters is one of the most common forms of manipulation of the host. These changes alter the micro-habitat, modifying the biotic and abiotic conditions and thus changing the community associated with host plants, increasing the survival of its occupants. This modification is characterized as environmental engineering ecosystems and a feature has a bigger effect in seasonal environments such as the Cerrado. This study was conducted at Reserva Ecológica do Caça e Pesca do Itororó de Uberlândia, in the city of Uberlândia, MG between the years 2008-2011. The aim of this study was to investigate the interaction of the caterpillar *Cerconota achatina*, builder of leaf shelters on *Byrsonima intermedia* and its aggregation pattern, climate variability and plant phenology. We relate the phenological patterns of the plant with climatic variations and patterns of aggregation. We also observed the importance of the caterpillar as ecosystem engineer. We used 60 individuals of *Byrsonima intermedia* and monitoring conducted fortnightly, we quantified the number of leaves (mature and new), inflorescences, infructescences, herbivores and leaf shelters. In order to observe the effect of engineering, we quantify the amelioration of biotic and abiotic events. We quantify the effects of biotic factors measuring the survival of the caterpillar when exposed outside the shelter, and the abiotic factors comparing the difference in the temperature between the internal (inside the shelter) and external environment. In order to evaluate the effect of ecosystem engineering in the community, we provide artificial shelters in *B. intermedia* to be colonized. The plant presents low seasonality in the production of their vegetative organs (new leaves) and median seasonality of their reproductive aspects (inflorescences and fruits). The dominant herbivore (*Cerconota achatina*) had a strong tendency to seasonality. There was a high variation in the production of new leaves, inflorescences and fruits, during the three sampled years probably caused by a large variation in rainfall. The leaf shelters are present in almost all year at the plant, which could increase the survival of its producer (defense against predators and parasitoids and against climatic variations) and they are associated with increasing of the nutritional quality of plants. The leaf shelters caused a amelioration of the biotic (predation and parasitisms) and abiotic (temperature) animals that occupy them, as well significantly increase the diversity and abundance of animals associated with *B. intermedia*. They are present all year, even in the dry season, the leaf shelters constructed by *C. achatina* cause a profound influence at the Cerrado, providing support for various species during the dry season and increasing the abundance and diversity of arthropods in the region.

Keyword: phenology, ecosystems engineering; leaf shelter.

1. INTRODUÇÃO: INTERAÇÕES ECOLÓGICAS

HERBÍVORO-PLANTA

“A Terra é Azul”! Foi o que Yuri Gargarin, o primeiro homem a viajar ao espaço, disse ao ver a atmosfera que recobre nosso planeta. Ao compararmos a Terra com os planetas vizinhos, é impossível não notar a diferença, mas porque ela ocorre? Essa diferença é resultado da ação da vida que recobre cada canto do nosso planeta e causa profundas modificações na crosta da Terra, dando a este, um aspecto diferente de seu vizinho, Marte (Berkner & Marshall 1965). E foi exatamente com o surgimento da vida a cerca de 3,5 bilhões de anos atrás que a atmosfera foi sendo lentamente modificada até atingir a coloração azul cintilante atual (Morisaki et al. 1993).

A primeira grande alteração na atmosfera da Terra foi causada pelos organismos fotossintetizantes, as cianobactérias, que liberaram grandes quantidades de oxigênio na mesma (Brix 1994). Essa transformação na composição química da atmosfera, pode ter dado origem a um evento conhecido como “Explosão Cambriana” (Ohno 1997). Este episódio é caracterizado pelo surgimento de todos os filos de animais conhecidos (inclusive os precursores dos vertebrados), em um curto espaço de tempo na escala geológica (aproximadamente 5 milhões de anos; Ohno 1997). Este período também foi marcado por uma intensa atividade tectônica, que reorganizou as placas continentais, alterando o nível dos oceanos e conseqüentemente a distribuição geográfica dos organismos (Zunino & Zullini 2003). A reorganização provocou um evento de glaciação que levou a uma dramática redução no nível do mar (Dalziel 1997) sendo, provavelmente, o fator que impulsionou a conquista do meio terrestre pelas plantas seguida pelos animais, em especial dos artrópodes (Brown & Lomolino 1998, Lomolino et al. 2006). Este fato consolidou uma das mais importantes forças

evolutivas entre plantas e artrópodes: a herbivoria, sendo os insetos a porção mais significativa desta interação (Labandeira 2007).

2. DEFESAS ANTI-HERBIVORIA

Inicialmente, a interação entre insetos e plantas tinham um caráter antagônico. Especula-se que os insetos visitavam as plantas em busca de alimentos e ao consumirem o pólen, presente nas partes reprodutivas atuavam indiretamente como polinizadores (Grimaldi 2005). Nesta associação, os animais teriam acesso ao alimento enquanto as plantas à um aumento de sua diversidade genética e um menor gasto na produção de pólen (quando comparado com a anemofilia; (Jain 1976). Esse evento foi decisivo na evolução das angiospermas de tal forma que aproximadamente 90% da polinização atual é realizada por animais, em especial insetos (Kearns & Inouye 1993).

Desde o início, esta associação apresentou um caráter dinâmico, estando sujeita a contínuas variações ao longo do tempo (Grimaldi 2005). Isto se deve, principalmente, a uma redução potencial da aptidão (diminuição da sobrevivência e quantidade e qualidade da prole, conhecido como *fitness*) das plantas quando consumidas por herbívoros (Trumble et al. 1993). Desta forma, plantas que apresentassem uma maior capacidade de resistir e/ou reduzir o ataque de insetos teriam mais chance de sobreviver (Fürstenberg-Hägg et al. 2013). Com isso houve um desenvolvimento gradual de vários mecanismos de defesa anti-herbivoria, tais como barreiras químicas e físicas e via interação com os inimigos naturais dos insetos herbívoros (Turley et al. 2013). Da mesma forma, herbívoros que apresentassem características que lhes permitissem ultrapassar as defesas das plantas, foram selecionados (Ehrlich & Raven 1964). Esta evolução simultânea é conhecida como coevolução (Ehrlich & Raven 1964).

Um dos modelos mais aceitos de coevolução é a “Hipótese da Rainha Vermelha” (Red Queen hypothesis; vanValen 1973). Este termo é utilizado como referência a uma fala da Rainha Vermelha no livro “Alice Através do Espelho”, escrito por Lewis Carroll, “É preciso correr o máximo possível, para permanecermos no mesmo lugar”. Em um contexto evolutivo, esta frase pode ser interpretada como a necessidade de uma alteração constante (evolução como sinônimo de mudança) e contínua entre dois (ou mais) organismos interagentes, como resposta adaptativa à uma pressão seletiva gerada pelo surgimento de novos caracteres em uma das partes da interação (vanValen 1973).

A hipótese da Rainha Vermelha explica a constante corrida armamentista (arm race coevolution, Dawkins & Krebs 1979) em que herbívoros e plantas estão inseridos. Uma vez que, o desenvolvimento de adaptações defensivas pelas plantas resulta em pressão seletiva nos herbívoros, para que se tornem capazes de transpor as novas defesas (Whitney & Federle 2013). Desta forma, as plantas apresentam uma série de características que reduzem o impacto dos herbívoros, como descrita na Teoria de Defesa das Plantas Contra a Herbivoria por Rasmann & Agrawal (2009). De acordo com essa teoria a produção de defesas químicas e físicas, a tolerância à herbivoria, a defesa indireta (que leva a atração de inimigos naturais a planta) e escape no tempo e no espaço são as principais formas de defesa dos vegetais (Marquis 2012).

O desenvolvimento das defesas químicas em plantas, está ligado ao surgimento de substâncias que não estão diretamente envolvidas nas atividades essenciais para a fotossíntese, crescimento, desenvolvimento e reprodução (Fraenkel 1959). Estes compostos são sintetizados a partir de compostos primários e posteriormente recebem o nome de compostos secundários, exercendo importantes papéis na defesa contra herbívoros (Fraenkel 1959, Ehrlich & Raven 1964, Whittaker 1970). A forma de atuação destes compostos varia em

função de sua classificação podendo ser qualitativa ou quantitativa (Coley et al. 1985, Nishida 2002).

Compostos qualitativos são toxinas presentes em baixas concentração na planta que interferem no metabolismo do consumidor (Levin 1976). A atuação destes compostos é, em geral, via bloqueio de reações químicas dos organismos, sendo que o efeito varia em função da quantidade ingerida (Wittstock et al. 2004). Entretanto, parte desta defesa somente apresenta eficácia contra herbívoros generalistas (Levin, 1976), já que, como previsto pela Hipótese da Rainha Vermelha, herbívoros especialistas desenvolvem adaptações que os permitem explorar com maior sucesso a planta hospedeira (vander Meijden 1996, Müller-Schärer et al. 2004, Reymond et al. 2004). Os compostos quantitativos atuam de forma dependente da quantidade ingerida pelo herbívoro e portanto, estão presentes em altas concentrações nas plantas (Wittstock et al. 2004) apresentando eficácia contra generalistas e especialistas (Levin, 1976). O princípio químico está na diminuição da digestibilidade, uma vez que uma alta ingestão pode resultar em um menor aproveitamento do recurso, no caso, um menor aproveitamento do tecido vegetal (Berenbaum 1995).

Enquanto as defesas físicas são chamadas de defesas estruturais, elas atuam como uma barreira física contra a herbivoria, impedindo o acesso ao recurso ou dificultando a sua exploração (Hanley et al. 2007). A presença de tricomas (Levin 1973, Hanley et al. 2007), a dureza foliar (Fürstenberg-Hägg et al. 2013) e a arquitetura da planta (organização tridimensional das folhas no caule; Costes et al. 2013) são exemplos de defesas físicas.

Folhas, ao sofrerem danos podem liberar no ar compostos voláteis, que são utilizados por predadores e parasitoides, como pista química da presença de um herbívoro na planta (Dicke et al. 1990, Paré & Tumlinson 1999, Reddy & Guerrero 2004, Mumm & Hilker 2006). A presença de abrigos, como domáceas e o oferecimento de recursos alimentares, como néctar extrafloral, auxiliam na atração de inimigos naturais (formigas, aranhas e vespas; Torezan-

Silingardi 2011, Nahas et al. 2012), que ao visitarem as plantas hospedeiras, buscando esses recursos, acabam por preda os herbívoros ali presentes (Del-Claro & Oliveira 1993). Por indiretamente atuarem na defesa da planta, este tipo de defesa química é classificada como indireta (Kessler & Baldwin 2001). As defesas químicas e físicas estão normalmente presentes nas partes vegetais, apresentando uma maior produção após o dano (Price et al. 1980).

A tolerância à herbivoria é uma outra estratégia de defesa da planta contra a herbivoria. As plantas que a possui é capaz de reduzir os efeitos negativos no valor adaptativo (fitness) causados pelos consumidores (Rosenthal & Kotanen 1994, Strauss & Agrawal 1999, Tiffin 2000). Para isto, diversos mecanismos de recuperação da área danificada foram desenvolvidos, tais como o aumento na taxa fotossintética, crescimento compensatório, mudanças fenológicas (escape no tempo), uso de reservas nutritivas, realocação de recursos e aumento na captação de nutrientes (Rosenthal & Kotanen 1994, Strauss & Agrawal 1999, Tiffin 2000). A fotossíntese nas plantas, em geral, ocorre abaixo de sua capacidade máxima (Trumble et al. 1993). Esta característica permite o incremento de suas taxas em folhas não danificadas, sendo um importante mecanismo de tolerância (Trumble et al. 1993, Strauss & Agrawal 1999). Este efeito, juntamente com a realocação de recursos podem possibilitar a recuperação da área perdida da planta através da rebrota ou do desenvolvimento de novos meristemas apicais (Tiffin 2000, Suwa & Maherali 2008, Wise & Abrahamson 2008). Neste caso, é possível que a planta recupere uma área de proporção similar à perdida (compensação), inferior a área perdida (sub compensação), ou uma área superior à danificada (sobre compensação; (Rosenthal & Kotanen 1994). Este último é muito comum quando o meristema apical é danificado, inibindo a dominância apical e ativando o crescimento dos meristemas axilares, aumentando a ramificação da planta (Trumble et al. 1993, Wise & Abrahamson 2008).

Assim, o efeito final da herbivoria na planta irá variar em função do número e distribuição dos meristemas, a forma como são ativados, nutrição da planta, eficiência fotossintética e a extensão e frequência do dano (Stowe et al. 2000). Ele também pode ser intensificado, pela redução da aptidão do indivíduo, se houver uma alteração na fenologia da planta em função de atrasos no crescimento, a floração e produção de frutos provocados por danos excessivos (Tiffin 2000).

Desta forma, a defesa contra a herbivoria é variável, diferindo em função do ambiente e da história de vida do organismo (Denno 1983). A Hipótese da Aparência de Plantas (Plant Apparency Hypothesis; Feeny 1976) prevê diferentes formas e intensidades de defesa variando em função da facilidade em que a mesma pode ser encontrada pelos herbívoros (Feeny 1976). Plantas de vida curta e de estágios sucessionais iniciais, por serem imprevisíveis, são consumidas principalmente por generalistas (Feeny 1976). Portanto, presença de alguma forma de defesa, normalmente compostos químicos, irá conferir vantagem a elas (Kessler & Baldwin 2001). Isto ocorre porque, segundo a Hipótese da Rainha Vermelha, é necessário o desenvolvimento contínuo de características entre as espécies interagentes e a imprevisibilidade da planta, que dificultando o desenvolvimento de características apropriadas presentes em herbívoros especialistas (Feeny 1976).

Por outro lado, plantas de vida longa necessitam de uma série de condições e recursos necessários para se desenvolverem, apresentando uma localização relativamente previsível (comum em plantas de estágios sucessionais mais tardios) e consequentemente uma maior vulnerabilidade contra especialistas, elevando o custo na produção de toxinas (Edmunds Jr & Alstad 1981). Plantas de vida longa, em geral, apresentam altas concentrações de compostos secundários, o que implica em altos custos de produção (Herms & Mattson 1992, Thaler et al. 1999, Fine et al. 2004).

Vias não letais, por apresentarem uma atuação com menor dependência da concentração e portanto, energeticamente mais baratas, foram priorizadas pela seleção natural (Levin 1976, Howe & Schaller 2008). São exemplos dessa atuação a redução do valor nutricional e de nutrientes disponíveis associados a redutores de digestibilidade e defesas quantitativas (taninos, resinas, sílica, enzimas e tricomas; (Levin 1976, Howe & Schaller 2008). Ao prolongar o desenvolvimento do consumidor primário atuam diretamente no terceiro nível trófico, aumentando a eficácia de inimigos naturais. Além disso reduzem a resistência dos herbívoros contra patógenos, produzindo um efeito conhecido como base-topo (Bowlby & Roff 1986, Hunter & Price 1992).

A densidade da planta hospedeira também influencia no terceiro nível trófico; com o aumento da densidade ocorre um aumento no número de herbívoros, criando uma resposta dependente de densidade do predador (Pimentel 1961). Plantas que ocorrem em áreas com baixa densidade, são menos parasitadas por herbívoros especialistas (Janzen 1975).

Uma outra forma de defesa anti-herbivoria é o escape no tempo e no espaço. A riqueza e a abundância de insetos herbívoros apresentam uma grande influência da temperatura, precipitação e umidade, ocorrendo portanto, de forma sazonal (Wolda 1988). Assim, mudanças na herbivoria podem ser previsíveis, permitindo à planta adaptação à presença do herbívoro através da modificação dos eventos fenológicos, caracterizando o escape no tempo (Lill & Marquis 2001). Escapar no espaço implica que a probabilidade de encontro com o recurso, pelo herbívoro, é otimizada porque a sua localização é reduzida (efeito de diluição) ou a sua presença é efêmera (Lill & Marquis 2001).

De forma semelhante, os herbívoros possuem características que permitiram um melhor uso da plantas hospedeira (Karban & Agrawal 2002). Dentre elas, destacam-se as adaptações mecânicas (Hochuli 1996), adaptações bioquímicas (Jongsma & Bolter 1997), sequestro de compostos químicos da planta (Duffey 1980), adaptações comportamentais

(Harris et al. 2003) e manipulação do hospedeiro (Lill & Marquis 2003). Ao longo da história evolutiva com as plantas hospedeiras, os insetos desenvolveram uma grande variedade de estruturas que auxiliam o consumo do tecido vegetal (Bernays et al. 1991). Neste grupo, as adaptações mecânicas estão intimamente ligadas à história de vida, sendo um reflexo do tipo de alimento consumido (Bernays et al. 1991), como no caso de grilos, que apresentam a uma grande capacidade de mastigação, quando comparado com outros grupos (Thompson 1992).

As adaptações bioquímicas dos herbívoros incluem todas as características que aumentem a capacidade de reduzir a toxicidade de metabólitos secundários (Snyder & Glendinning 1996). Em geral, isto ocorre pela produção de enzimas especializadas, que ao entrarem em contato com estes compostos neutralizam o efeito tóxico (Feyereisen 1999). Uma outra forma de defesa contra os compostos químicos é o sequestro dos mesmos pelo animal, que ao invés de quebrar as toxinas, inativando-as, passam a armazenar-las, conferindo aos herbívoros proteção contra os predadores (Huheey 1984).

Ao escaparem no tempo e no espaço, as plantas podem evitar os danos da herbivoria. De forma semelhante, os generalistas podem evitar as defesas das plantas selecionando-as no tempo e no espaço (Marquis 2012). Assim, é possível maximizar o consumo de nutrientes e reduzir o efeito das defesas das plantas através da seleção ativa de organismos com maior “qualidade” (Hagen & Chabot 1986).

Herbívoros podem manipular seus hospedeiros a fim de maximizar o uso dos recursos (Lill & Marquis 2003). A forma mais comum de manipulação do hospedeiro incluem a criação de micro habitats (Lill & Marquis 2003). Por exemplo, algumas lagartas da família *Pyralidae* enrolam as folhas de suas plantas hospedeiras construindo abrigos foliares (Cappuccino 1993). Esse processo reduz a incidência de luz solar sobre o limbo foliar, impedindo a maturação de alguns metabólitos secundários, como o tanino (Sagers 1992). Uma outra consequência desta manipulação é a redução da dureza foliar, manutenção da

qualidade nutricional da folha e a amenização de fatores abióticos (umidade, temperatura, insolação e ventos) e fatores bióticos (redução do risco de predação e parasitismo). As modificações das condições bióticas e abióticas podem ter um efeito sobre a comunidade associada às plantas hospedeiras, aumentando a sobrevivência dos organismos quando ocupados (Jones et al. 1994). Esta modificação ambiental é caracterizada como engenharia de ecossistemas, apresentando um efeito potencializado em ambientes sazonais como o Cerrado (Dyer et al. 2007).

FENOLOGIA: A FUGA NO TEMPO

Plantas, em geral, são sésseis após seu estabelecimento (Foster & Janson 1985), isto implica que elas devem ter mecanismos de defesa diferenciados dos animais, seus consumidores (Gershenzon 1994). Desta forma, ao longo do tempo evolutivo, insetos e plantas desenvolveram estratégias de consumo e defesa, em um mecanismo denominado como corrida armamentista (Bernays 1998). Essas defesas anti-herbivoria podem ser classificadas em três tipos: de defesa através da presença de compostos químicos e físicos que limitam a quantidade de tecido vegetal a ser consumida; (Fürstenberg-Hägg et al. 2013), de tolerância (permite que a plantas se recupere após o dano (Turley et al. 2013) e de escape alteram a capacidade do herbívoro de encontrar a planta (Turley et al. 2013).

As características que reduzem a capacidade da planta ser encontrada pelos herbívoros são denominadas características de escape (Marquis 2012). As plantas podem se esquivar da herbivoria através da fuga no tempo e no espaço (Carmona et al. 2011). Escapar no espaço significa que os herbívoros terão mais dificuldade de encontrar suas plantas hospedeiras devido à localização das mesmas (Marquis 2012). Plantas de início de sucessão, por serem efêmeras e inconstantes escapam de herbívoros especialistas, necessitando de poucos

compostos químicos e físicos, uma vez que elas apresentam poucos herbívoros conhecidos (Feeny 1976, Hartmann 2008).

A fuga no tempo, ou defesa fenológica, compreende as características relacionadas com a velocidade de crescimento de partes a serem consumidas pelos herbívoros (Pearse 2011). Por exemplo, as folhas jovens por apresentarem maiores quantidades de nutrientes e água (Hill 1980) são preferíveis para consumo. Neste caso, a herbivoria sobre estas partes, pode ser evitada pela produção das mesmas em períodos menos favoráveis à seu consumidor (Lieberman & Lieberman 1984, Aide 1992). Esta fuga é relacionada com a fenologia foliar (Lieberman & Lieberman 1984, Aide 1992). Existem duas formas de escape via alteração da fenologia foliar, a produção de folhas novas em um período de menor incidência da fenologia ou via produção simultânea de folhas, flores ou frutos (Aide 1988). Em climas com forte sazonalidade, é comum a primeira forma de escape, pois os períodos menos favoráveis aos herbívoros são determinados pelo clima (ex. Aide 1992, Murali & Sukumar 1994). Neste caso, existe um escape sazonal, com indivíduos de uma população produzindo partes vegetativas e reprodutivas na estação seca, quando comparado com indivíduos de outra população não sujeita à herbivoria (ver exemplo em Aide 1992, Murali & Sukumar 1994). A segunda forma de alteração na fenologia foliar, com a sincronidade na brotação ocorre principalmente em ambientes tropicais (ver exemplo em Lieberman & Lieberman 1984). Esta fuga dilui o efeito de herbívoros generalistas, reduzindo o dano em cada planta (Moles & Westoby 2000).

A fenologia das plantas também pode ser influenciada por fatores climáticos, como a precipitação (Opler et al. 1976), irradiação (Wright & vanSchaik 1994) e o foto período (Borchert & Rivera 2001). Assim, em florestas tropicais fortemente sazonais, ocorre uma seleção para a existência de eventos repetitivos e a sincronização destes eventos dentro de uma população (Coley & Aide 1991). O estudo destes eventos biológicos repetitivos de uma

planta é conhecido como fenologia (Morellato & Leitão-Filho 1990). Seu estudo em combinação com as mudanças nos meios abióticos e bióticos, ajuda a compreender a história natural dos organismos envolvidos e dos ecossistemas (Fournier-Origgi 1976), atuando como base para estudos mais detalhados.

Embora atue como uma importante ferramenta para a agricultura, economia e a própria pesquisa, seu estudo só foi tratado como prioritário no entendimento das dinâmicas do ecossistema (Monasterio & Sarmiento 1976) após a publicação de Bliss (1967), encorajando biólogos americanos, em especial ecologistas, a realizarem pesquisas na área como parte do International Biological Program (IBP). A maior parte das pesquisas sobre fenologia relacionada à sazonalidade foi realizada em ambientes florestais (Daubenmire 1972), com poucos estudos na região central do Brasil até hoje.

Desta forma, o presente estudo teve como objetivo estudar os eventos biológicos repetitivos dos vegetais e a influência que variáveis bióticas e abióticas nestes eventos.

3. ENGENHEIROS DE ECOSISTEMAS

Desde o seu surgimento, os seres vivos modificam o ambiente (Pirozynski & Malloch 1975). Esta mudança pode ser resultado de suas atividades, como a alimentação e a excreção, ou pode ser intencional, tornando o ambiente mais favorável a sua sobrevivência. Esse tipo de alteração no meio ambiente é descrito como “Engenharia de Ecossistemas” e seus autores são chamados de “Engenheiros de Ecossistemas”. Modificações de habitats induzidas por organismos são descritas a mais de 150 anos (Darwin 1892), mas apenas em 1993 (Lawton & Jones 1993) a ideia de engenharia de ecossistemas ganhou forma, devido à necessidade de uma interação entre as teorias de ecossistemas e populações.

Engenharia de ecossistemas é uma forma particular de modificação ambiental por organismos de vida livre que normalmente (mas nem sempre de forma significativa) afetam a biota e suas interações (Jones et al. 1994, 1997). Estas modificações de estado de materiais bióticos e abióticos modulam (direta ou indiretamente) a disponibilidade de recursos (que não para eles mesmos) e condições para outras espécies, causando mudanças de estado físico em materiais bióticos ou abióticos (Jones et al. 1994, 1997). Castores, por exemplo, são conhecidos há muito tempo pela grande modificação ambiental que causam. Ao cortarem a zona ripária de maneira intensiva, os castores causaram um aumento da riqueza de espécies de plantas e afetando a distribuição de pássaros, répteis, anfíbios e insetos .

Por princípio a engenharia de ecossistemas é a criação, manutenção ou modificação de habitats (ou micro-habitat; Gutierrez & Jones 2006) e sua influência pode afetar a distribuição e abundância de um grande número de plantas e animais, modificando portanto, a biodiversidade (Jones et al. 1994, 1997, Gutierrez & Jones 2006).

Por ser um evento relativamente comum em ambientes naturais (quase todos organismos alteram de alguma forma o ambiente físico), alguns autores tem sugerido o uso do termo apenas para espécies que produzam efeitos de grande magnitude, seja ele positivo ou não em sua área de ocorrência, como as espécies chaves (Reichmann & Seabloom 2002).

Embora exista muita controvérsia a cerca do que é engenharia de ecossistemas, as definições de seu processo são bem aceitas. São elas: todas as mudanças devem ser causadas por organismos vivos (diferencia das mudanças causadas por forças naturais como clima e eventos geológicos) e devem apresentar modificações estruturais. Sendo as últimas as responsáveis pela modificação do meio abiótico e biótico.

Estas estruturas estão sujeitas a contínuas degradações na estrutura tanto abióticas (como a erosão causada pela chuva) quanto bióticas (decomposição da estrutura), diminuindo sua influência (Wright et al. 2002).

- Engenheiros de ecossistemas: Alogênicos x Autogênicos

Em seu trabalho pioneiro, Jones (1994) descreve dois tipos de engenheiros de ecossistemas: alogênicos e autogênicos.

Engenheiros de ecossistemas autogênicos são organismos que modificam o ambiente através da própria estrutura físico, criando, modificando e mantendo habitats pelo seu crescimento, morte ou manutenção, como os corais.

Engenheiros alogênicos são organismos que causam a modificação no hábitat pela transformação de materiais vivos ou não vivos que após a ação deste, modificaram seu estado físico por meios mecânicos, químicos, etc. Ou seja, as estruturas alogênicas são feitas pelos engenheiros utilizando materiais inanimados ou vivos (como por exemplo a barragem feita por castores; Jones et al. 1994, 1997).

A modificação abiótica é o primeiro efeito da engenharia de ecossistemas e é a responsável pela resposta da biota e de suas interações, ou seja, a engenharia de ecossistema cria, modifica ou transforma recursos não-alimentícios (como espaços livres) que por sua vez influencia modifica e/ou a abundância, distribuição e a interação dos seres vivos (Jones & Gutiérrez 2007).

A maior parte dos efeitos ligados à engenharia à nível de comunidades estão ligados à heterogeneidade ambiental, tanto a nível de mancha quanto ao de paisagem. Estudos deste tipo relacionam o aumento da complexidade nas manchas (resultante do efeito da engenharia) ao aumento ou diminuição de diversidade (Crooks 2002). Em escala espacial maior, este

aumento da heterogeneidade, causado pela modificação altera a estrutura do ambiente e com isso a distribuição de recursos. Estes efeitos permitem a coexistência de diferentes espécies, pelo fato de abrigarem uma maior diversidade de habitats, que facilita a resposta das mesmas aos espaços projetados (Jones et al. 1997, Wright et al. 2002, Wright & Jones 2004). Uma vez que com a criação de diferentes espaços, que permitem a classificação e ajuste das espécies (algumas vezes evolutivos), a engenharia então, causa uma oportunidade de diferenciação de nicho, a diversificação e da convivência com os mesmos níveis tróficos ou múltipla (Laland et al. 1999, Erwin 2008). Devido a isto, a engenharia de ecossistemas pode contribuir para as teorias de coexistência entre as espécies.

Relações tróficas relatam apenas parte da história das interações e estas são profundamente afetadas pelo efeito da engenharia de ecossistemas (Wilby et al. 2001), mas o impacto e a importância da engenharia dependem de um conjunto de condições como as espécies envolvidas, condições ambientais e a escala de tempo. Esses fatores combinados são capazes de explicar algumas anomalias encontradas na distribuição de espécies, que por sua vez são importantes nos processos de restaurações de ecossistemas (Young et al. 2001).

Além de fatores como heterogeneidade espacial, diferenciação de nicho e coexistência de espécies, as atividades relacionadas à engenharia podem também ser estudadas sob os seguintes aspectos: heterogeneidade biogeoquímica, legado indireto, espécies chave, facilitação, criação, manutenção e destruição de habitats por espécies, impacto humano e uso de espécies para conservação, restauração de habitats degradados (Cuddington et al. 2011).

Organismos têm modificado o ambiente a partir de sua primeira aparição, a mais de três bilhões de anos atrás, com a incorporação de sedimentos que alterou o ambiente físico e geoquímico, através da produção dos primeiros recifes (estromatólitos; Hallock 2001). Transformações no meio abiótico apresentam uma grande força evolutiva, podendo ser responsáveis pela extinção, radiação e evolução dos seres vivos. Sendo portanto, os principais

responsáveis por determinar a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas terrestres, ocorrendo na maior parte dos ambientes, se não em todos (Wright & Jones 2004).

Ainda hoje, a criação, modificação e manutenção de estrutura causam certos distúrbios no ambiente natural, estes resultam normalmente em um aumento na abundância de algumas espécies e redução em outras no ambiente onde a engenharia ocorre e nas áreas ao entorno (Jones et al. 1994, Jones & Gutiérrez 2007).

Mudanças físicas no ambiente são normalmente mediadas por atividade biológica e podem influenciar diretamente a composição da comunidade, suas interações diretas, persistindo mesmo após a saída do engenheiro, como o processo de sucessão ou facilitação (Jones et al. 1997).

O USO DA ENGENHARIA DE ECOSISTEMAS PARA A CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE

As modificações abióticas causadas pelos engenheiros de ecossistemas na paisagem irão mediar as interações entre as espécies, permitindo seu uso na restauração de sistemas ecológicos (Byers et al. 2006). A compreensão dos fatores que determinam a dinâmica do ambiente permite entender os impactos da remoção de espécies que realizam engenharia, auxiliando nas tomadas de decisões e na gestão (Byers et al. 2006).

Ambientes degradados apresentam uma grande dificuldade de restauração, pois com o impacto ambiental, ingressam em estados alternativos do sistema, difíceis de serem modificados sem intervenções. Didham e colaboradores (2005) sugerem que estes ambientes degradados apresentam grandes variações abióticas (apresentam grandes variações ambientais) e, portanto, são mais propensos a exibirem estados alternativos do sistema. Como por exemplo, o aumento do pastoreio reduz a vegetação, que diminui a infiltração da água, que limita o crescimento das plantas e acaba por resultar em uma desertificação durável. Sabendo que algumas condições ambientais podem ser modificadas através da engenharia, é

possível que engenheiros de ecossistema sejam utilizados para auxiliar na transição entre os estados alternativos do sistema (Mayer & Rietkerk 2004).

A engenharia de ecossistemas ganhou uma grande visibilidade nos últimos anos, como forma de interação e descrição de processos, fornecendo mecanismos para um melhor entendimento da estruturação das comunidades. Essa aceitação refletiu diretamente na produção acadêmica da área, estando presente, mesmo que na forma de citações, nos livros de ecologia de maior visibilidade (Begon et al. 2009), reforçando a ideia da engenharia como parte da ecologia básica. Embora vista como um conceito chave e com uma ampla aceitação no meio científico, seus efeitos e aspectos são subestimados nas regiões tropicais. Estas regiões apresentam características e processos distintos de um ambiente temperado, necessitando de estudos mais detalhados principalmente em relação aos procedimentos envolvendo restauração, manejo e conservação de áreas. Para isso, estudos envolvendo descrição dos processos, identificação dos engenheiros, escala espacial e temporal e magnitude do efeito, devem ser prioritários nestes ambientes.

O crescente desmatamento coloca em risco a diversidade de ambientes tropicais. Estudos que envolvem modelos gerais de dinâmica de populações em relação à criação, manutenção ou modificação de habitat são essenciais para manejo e conservação de áreas degradadas, pois ao regular, mesmo que indiretamente o meio biótico e abiótico, atuam diretamente na diversidade e abundância das espécies, fornecendo uma maior previsibilidade, importante para a conservação de ambientes naturais (Wright & Jones 2006).

4. O BIOMA CERRADO

Considerado um dos biomas de maior diversidade (Mendonça et al. 1998) e alto endemismo de fauna e flora (Myers et al. 2000), o Cerrado, é a segunda maior formação vegetal brasileira, perdendo em extensão e diversidade florística somente para a Floresta

Amazônica (Haridasan 2008). Entretanto, apenas 20% de sua vegetação originalmente existente, ainda está preservada (Oliveira & Marquis 2002). Sua biodiversidade é adaptada a uma condição climática, fisiológica e edáfica única, não podendo somente ser comparada às florestas tropicais úmidas (Coutinho 1990).

O clima predominante no domínio do Cerrado, de acordo com o sistema de classificação de Kopen, é do tipo Aw megatérmico, com duas estações bem definidas, uma quente e chuvosa (outubro a março) e uma fria e seca (abril a setembro). A temperatura média anual varia de 22 a 23°C, com as temperaturas mais baixas registradas durante o período seco e as mais altas durante o verão. A precipitação média anual é de 1200 a 1800mm, mas durante o período de maio a setembro esses índices podem chegar a zero (Nimer & Brandão 1989).

Conhecido no meio acadêmico como savana tropical, apresenta um solo pobre, com predominância de areia seguida por argila e silte, sendo classificados de acordo com a porcentagem de cada um destes compostos. Neste bioma, o teor de matéria orgânica no solo é, em geral, pequeno (com exceção para áreas de vereda), variando entre 3 a 5%. O excesso de alumínio (Al^{3+}), confere uma grande acidez ao solo, com variação de pH entre 4 a 5 (Furley & Ratter 1988). A quantidade elevada de alumínio, juntamente com a presença de íons de ferro e manganês, classificam o solo como distrófico, tornando-o impróprio para a agricultura, que só é viável após a correção do pH através do método da calagem (aplicação de calcário; Caires et al. 2002).

O Cerrado é composto de inúmeros tipos vegetais distintos, que dependem de um conjunto de características como o tipo de solo, a hidrografia, profundidade do lençol freático e a profundidade do solo (Eiten 1990). A interação destes fatores resulta nas fitofisionomias, que podem variar de formações abertas (Campo Limpo, Campo Sujo, Cerrado Sentido Restrito, Campo e Cerrado Rupestre) a formações florestais (Cerradão; Ribeiro et al. 1999). Esta grande diversidade de habitats, associadas ao fator antrópico, resulta em uma vegetação

bastante diversificada em seus aspectos reprodutivos (Oliveira & Marquis 2002), apresentando variação nos seus padrões ecológicos, que são ainda pouco conhecidos (Fernandes Bulhão & Figueiredo 2002). O estudo da biologia das espécies nativas visa o preenchimento dessa lacuna no conhecimento, possibilitando o entendimento da complexa dinâmica dos ecossistemas e fornecendo bases para a compreensão da evolução nos trópicos (Frankie et al. 1974). A sazonalidade presente no domínio do Cerrado é acompanhada pelas plantas que ao apresentarem picos na produção de folhas, flores, frutos e até mesmo herbívoros mostram uma grande adaptação a fatores bióticos ou abióticos (Lieberman & Lieberman 1984, Batalha et al. 1997, Oliveira & Hellmeister 1997, Lenza & Klink 2006).

5. INTERAÇÃO ENTRE *BYRSONIMA INTERMEDIA* E *CERCONOTA*

ACHATINA

No cerrado existe uma espécie abundante em áreas desmatadas conhecida popularmente como “murici pequeno”, a planta *Byrsonima intermedia* (A. Juss.) (Panizza & de Brito 1998, Lorenzi 2000, 2002). Ela apresenta um porte arbustivo, com no máximo dois metros de altura e com copa desuniforme devido aos galhos frágeis e quebradiços (Lorenzi & Matos 2002). Durante alguns meses do ano, essa espécie apresenta infestação múltipla de imaturos de lepidópteros, a lagarta *Cerconota achatina* (Zeller 1855) (Oecophoridae), que constroem abrigos nas folhas desses arbustos com seda própria.

Neste estudo, utilizamos a planta *Byrsonima intermedia* e seu herbívoro principal a lagarta *Cerconota achatina* como objetos de estudo.

-A planta *Byrsonima intermedia*

A família Malpighiaceae é uma das famílias mais representativas no cerrado (Mendonça et al. 1998). A morfologia das flores desta família possui um padrão bastante homogêneo, porém há uma grande diversidade de forma de frutos, podendo ser secos, carnosos e indeiscentes e deiscentes, alados ou não, glabros ou pilosos (Anderson 1979, 1990).

Dentre as Malpighiaceas do cerrado, as plantas pertencentes ao gênero *Byrsonima* (Rich) apresentam uma grande abundância e importância econômica (comercial), sendo conhecidas popularmente como “muricí”. Estas plantas apresentam um crescimento rápido, flores pequenas e vistosas e frutos drupóides, adocicados e suculentos consumidas por aves e por humanos (Barroso et al. 1978). Por ser uma espécie de estágios sucessionais iniciais tem um grande potencial para uso na recuperação de áreas degradadas (Ribeiro et al. 1999) e é uma potencial invasora em culturas (Lorenzi 2000,2002).

Em estágios sucessionais iniciais é comum encontrar indivíduos de *Byrsonima intermedia* (Figura 2), ocorrendo principalmente em solos arenosos (Lorenzi 2000, 2002). Esta planta é caracterizada por apresentar um porte arbustivo, com no máximo dois metros de altura, copa desuniforme causada por galhos quebradiços (Lorenzi 2000, 2002) e uma distribuição agregada no Cerrado. Essa espécie apresenta durante alguns meses do ano uma infestação múltipla de imaturos de lepidópteros, sendo a lagarta *Cerconota achatina* (Oecophoridae) seu herbívoro mais abundante.

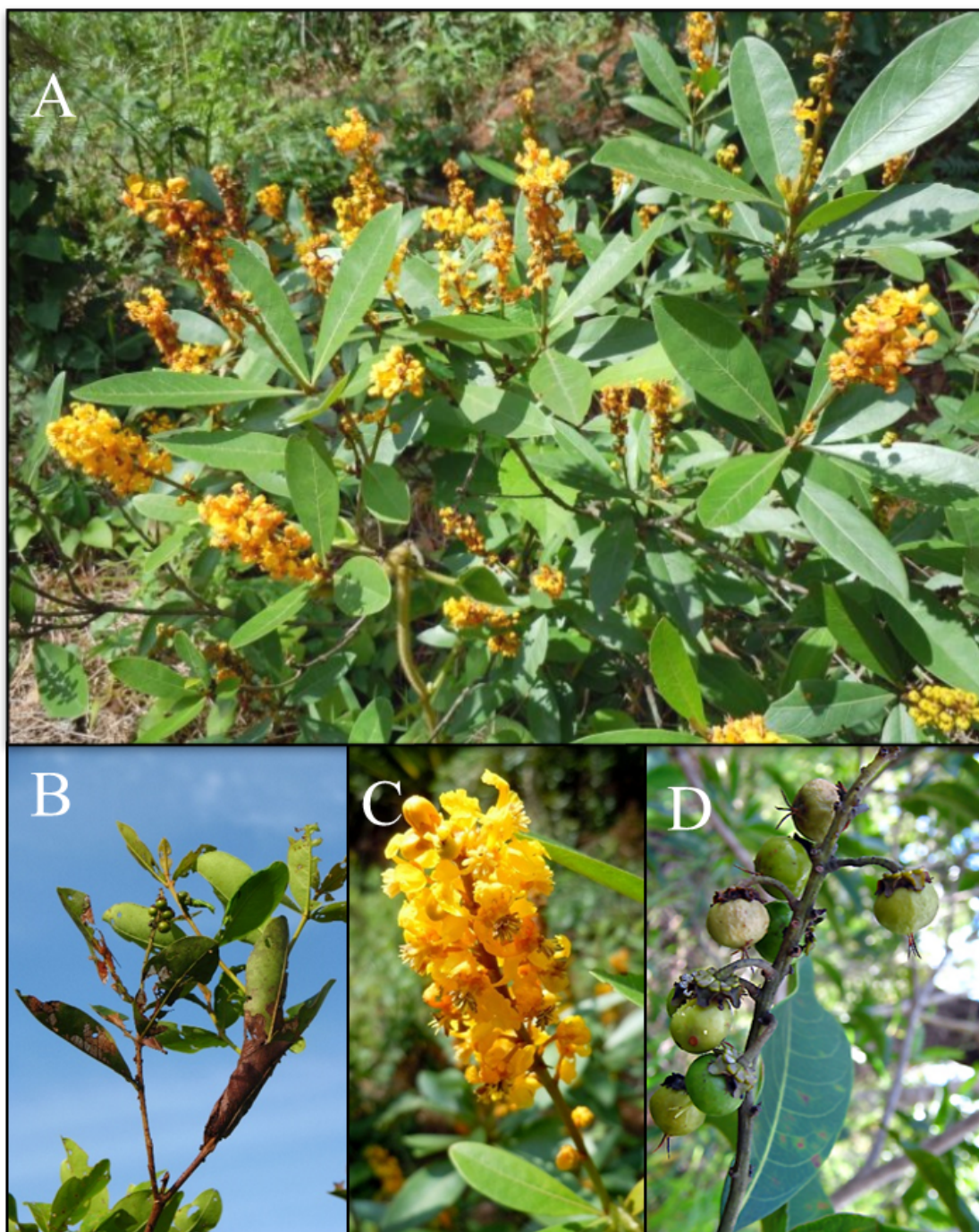


Figura 2 A planta *Byrsonima intermedia*. Aspecto geral da planta com folhas maduras e inflorescências (A). Em detalhe é possível observar as folhas novas, frutos e abrigos foliares produzidos pela lagarta *Cerconota achatina* (B). Além de inflorescências (C) e infrutescência dessa espécie, na reserva ecológica do CCPIU, Uberlândia, MG, Brasil.

- A Lagarta *Cerconota achatina*

Oecophoridae é uma família de pequenas mariposas. São conhecidas como mariposas ocultas (concealer moths), uma alusão ao fato da larva normalmente produzir e se alimentar no interior de abrigos presentes em plantas (Heppner 2008). Ela apresenta aproximadamente 42 espécies divididas em 23 gêneros distribuídos em toda América. Sua distribuição abrange toda a América principalmente na região tropical, Ásia e África (Duckworth 1973).

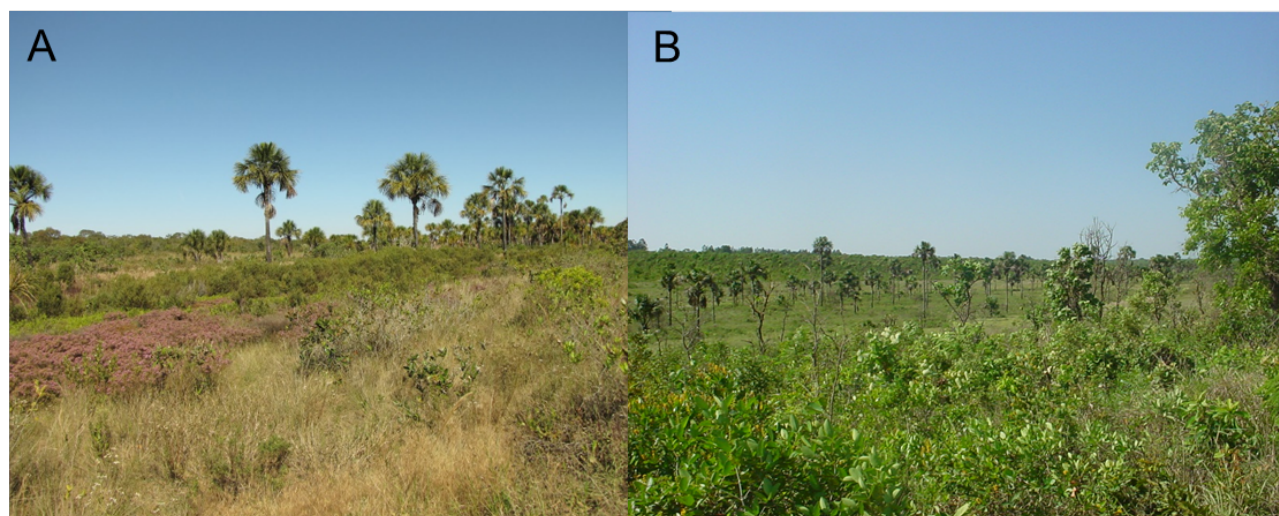
O adulto de *Cerconota achatina* (Figura 3) possui tamanho reduzido com 1,5 a 2,0 cm e asas com coloração escura (Andrade et al. 1995). De habito gregário, constrói durante todos seus instares larvais abrigos com a folha que se alimenta (*B. intermedia*). Segundo Andrade et al. (1995), é difícil encontrar esses imaturos dessa espécie no exterior de seus abrigos. Embora sua tivesse sido descrita por Diniz e Moraes (1995), a lagarta nunca foi alvo de estudos que incluísse sua relação com a planta hospedeira (*B. intermedia*) e sua sazonalidade.



Figura 3 Aspecto da planta *Byrsonima intermedia*, na reserva ecológica do CCPIU, Uberlândia, MG, Brasil. (A) Infestação pela lagarta *Cerconota achatina*, construtora dos abrigos foliares. (B). Abrigos foliares construídos por *c. achatina*. (C) A lagarta *C. achatina* construindo o abrigo foliar. (D) Lagartas de terceiro instar agregadas no interior de um abrigo foliar aberto. (E) Início da rebrota da planta após o dano causado por *Cerconota achatina*. (F) Estágio da rebrota da planta mais desenvolvido.

II. MÉTODOS GERAIS

O estudo foi realizado no período de abril de 2008 a dezembro de 2011 na Reserva Ecológica Particular do Patrimônio Natural (RPPN) do Clube de Caça e Pesca do Itororó de Uberlândia, MG (18°55' S e 48°17' W); com altitude aproximada de 890 m (Nishyama 1989, Lima & Zakia 2000). A reserva é atravessada por uma vereda, com seis pequenas ilhas de matas, além de possuir também as fitofisionomias de campo sujo e cerrado (sentido restrito), sendo esta a vegetação dominante na área (Figura 1; Appolinário 1995). O clima é caracterizado, segundo a classificação climática de Köppen, como sendo do tipo Aw, megatérmico, com chuvas no verão e seca no inverno (Rosa et al. 1991), O índice pluviométrico anual da região é de aproximadamente 1,500mm, e durante os meses secos ele pode ser nulo. Durante a estação seca que vai de abril a setembro, é comum a ocorrência de geadas, enquanto na estação chuvosa (outubro a março) a média pode alcançar 35°C (Nimer



& Brandão 1989).

Figura 1 A. Aspecto geral da área RPPN estudada no Clube do Caça e Pesca do Itororó de Uberlândia, Uberlândia, MG, Brasil. Em vista do campo limpo em primeiro plano e a área de vereda ao fundo, na estação seca (A) e na estação chuvosa (B).

OBJETIVOS

A presente dissertação teve como objetivo investigar se a ocorrência de abrigos foliares, produzidos por larvas de *Cerconota achatina* (Zeller 1855) (Lepidoptera: Oecophoridae) em *Byrsonima intermédia* (A. Juss.) (Malpighiaceae) afeta a diversidade e abundância de artrópodes associados às espécies desta planta. Também investigamos se os abrigos foliares amenizam os fatores abióticos (variação de temperatura) e bióticos (risco de predação) quando a lagarta está no interior dos mesmos.

Como objetivos mais específicos, procuramos responder:

- ~ Como é caracterizado o desenvolvimento fenológico de *Byrsonima intermedia* e se ele é influenciada por eventos climáticos e por eventos de herbivoria.
- ~ Como as planta de *Byrsonima intermedia* são afetadas pela presença dos abrigos contruídos por larvas de *Cerconota achatina*? Há maior ou menor herbivoria foliar e/ou maior ou menor produção de frutos em plantas com abrigos?
- ~ Qual é a sazonalidade de abrigos construídos sobre *B. intermedia* ao longo do ano?
- ~ A construção de abrigos foliares por *C. achatina* confere a ela proteção contra fatores abióticos (altas temperaturas) e bióticos (predadores e parasitóides)?
- ~ A construção de abrigos aumenta a diversidade e abundância de outros insetos associados à plantade *Byrsonima intermedia*?

O presente estudo será apresentado na forma de artigo científico à ser submetido para a revista Biotropica.

II- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AIDE, T. M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. Science 336: 574-575.

AIDE, T. M. 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24: 532-537.

ANDERSON, W. R. 1979. Floral conservatism in neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11: 219-223.

ANDERSON, W. R. 1990. The origin of the Malpighiaceae-the evidence from morphology. *Mem. NY Bot. Gard* 64: 210-224.

ANDRADE, I., I. R. DINIZ, and H. C. MORAIS. 1995. A lagarta de *Cerconota achatina* (Zeller) (Lepidoptera, Oecophoridae, Stenomatinae): biologia e ocorrência em plantas hospedeiras do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Zoologia* 12: 735-741.

APPOLINÁRIO, V. R. C. 1995. Levantamento fitossociológico das espécies arbóreas de cerrado (sentido restrito) do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia. PhD Dissertation. Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia.

BARROSO, G. M., E. F. GUIMARÃES, C. L. F. ICHASO, C. G. COSTA, and A. L. PEIXOTO. 1978. Sistemática de angiospermas do Brasil. Universidade Federal de Viçosa, Imprensa Universitária, Viçosa.

BATALHA, M. A., S. ARAGAKI, and W. MANTOVANI. 1997. Variações fenológicas das espécies do cerrado em Emas (Pirassununga, SP). *Acta Bot. Bras* 11: 61-78.

BEGON, M., C. R. TOWNSEND, and J. L. HARPER. 2009. Ecology: From Individuals to Ecosystems. Blackwell Publishing.

BERENBAUM, M. R. 1995. The chemistry of defense: theory and practice. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 92: 2-8.

BERKNER, L. V., and L. C. MARSHALL. 1965. On the Origin and Rise of Oxygen Concentration in the Earth's Atmosphere. *Journal of the Atmospheric Sciences* 22: 225-261.

BERNAYS, E. A. 1998. Evolution of feeding behavior in insect herbivores. *Bioscience* 48: 35-44.

BERNAYS, E. A., E. A. JARZEMBOWSKI, and S. B. MALCOLM. 1991. Evolution of insect morphology in relation to plants [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 333: 257-264.

BLISS, C. I. 1967. *Statistics in biology*. McGraw-Hill New York.

BORCHERT, R., and G. RIVERA. 2001. Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. *Tree Physiology* 21: 213-221.

BOWLBY, J. N., and J. C. ROFF. 1986. Trophic structure in southern Ontario streams. *Ecology* 67: 1670-1679.

BRIX, H. 1994. Functions of macrophytes in constructed wetlands. *Water Science and Technology* 29: 71-78.

BROWN, J. H., and M. V. LOMOLINO. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates, Incorporated.

BULHÃO, C. F., and P. S. FIGUEIREDO. 2002. Fenologia de leguminosas arbóreas em uma área de cerrado marginal no nordeste do Maranhão. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 361-369.

BYERS, J. E., K. CUDDINGTON, C. G. JONES, T. S. TALLEY, A. HASTINGS, J. G. LAMBRINOS, J. A. CROOKS, and W. G. WILSON. 2006. Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 493-500.

CAIRES, E. F., I. C. FELDHAUS, G. BARTH, and F. J. GARBUIO. 2002. Lime and gypsum application on the wheat crop. *Scientia Agricola* 59: 357-364.

CAPPUCCINO, N. 1993. Mutual use of leaf-shelters by lepidopteran larvae on paper birch. *Ecological Entomology* 18: 287-292.

CARMONA, D., M. J. LAJEUNESSE, and M. T. J. JOHNSON. 2011. Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology* 25: 358-367.

CHAO, B. F. 1995. Anthropogenic impact on global geodynamics due to reservoir water impoundment. *Geophys Res Lett* 22: 3529-3532.

COLEY, P. D., and T. M. AIDE. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, New York 25: 49.

COLEY, P. D., J. P. BRYANT, and F. S. CHAPIN III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.

COSTES, E., P. E. LAURI, S. SIMON, and B. ANDRIEU. 2013. Plant architecture, its diversity and manipulation in agronomic conditions, in relation with pest and pathogen attacks. *European Journal of Plant Pathology* 135: 455-470.

COUTINHO, L. M. 1990. O cerrado e a ecologia do fogo. *Ciência Hoje* 12: 22-30.

CROOKS, J. A. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97: 153-166.

CUDDINGTON, K., BYERS, J. E., WILSON, W. G. AND HASTINGS, A. 2011. *Ecosystem Engineers: Plants to Protists*. Academic Press, Burlington

DALZIEL, I. W. D. 1997. OVERVIEW: Neoproterozoic-Paleozoic geography and tectonics: Review, hypothesis, environmental speculation. *Geological Society of America Bulletin* 109: 16-42.

DARWIN, C. 1892. The formation of vegetable mould, through the action of worms, with observations on their habits. J. Murray.

DAUBENMIRE, R. 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *The Journal of Ecology* 60: 147-170.

- DAWKINS, R., and J. R. KREBS. 1979. Arms Races between and within Species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 205: 489-511.
- DEL-CLARO, K., and P. S. OLIVEIRA. 1993. Ant-Homoptera interaction: do alternative sugar sources distract tending ants? *Oikos*: 202-206.
- DENNO, R. 1983. *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Elsevier Academic Press, University of Michigan.
- DICKE, M., T. A. VAN BEEK, M. A. POSTHUMUS, N. B. DOM, H. VAN BOKHOVEN, and A. E. DE GROOT. 1990. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions Involvement of host plant in its production. *Journal of Chemical Ecology* 16: 381-396.
- DIDHAM, R. K., C. H. WATTS, and D. A. NORTON. 2005. Are systems with strong underlying abiotic regimes more likely to exhibit alternative stable states? *Oikos* 110: 409-416.
- DINIZ, I. R., H. C. MORAIS, A. M. F. BOTELHO, F. VENTUROLI, and B. C. CABRAL. 1999. Lepidopteran caterpillar fauna on lactiferous host plants in the central Brazilian cerrado. *Revista brasileira de Biologia* 59: 627-635.
- DUCKWORTH, W. D. 1973. The old world Stenomidae: a preliminary survey of the fauna, notes on relationships, and revision of the genus *Eriogenes* (Lepidoptera: Gelechioidea). Smithsonian Institution Press.
- DUFFEY, S. S. 1980. Sequestration of plant natural products by insects. *Annual Review of Entomology* 25: 447-477.
- DYER, L. A., M. S. SINGER, J. T. LILL, J. O. STIREMAN, G. L. GENTRY, R. J. MARQUIS, R. E. RICKLEFS, H. F. GREENEY, D. L. WAGNER, and H. C. MORAIS. 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448: 696-699.

EDMUNDS JR, G. F., and D. N. ALSTAD. 1981. Responses of black pineleaf scales to host plant variability. In R. F. Denno and D. Hugh (Eds.). *Insect Life History Patterns*, pp. 29-38. Springer, New York.

EITEN, G. 1990. Vegetação do Cerrado. In M. N. Pinto (Ed.). *Cerrado: caracterização, ocupação e perspectivas*, pp. 17-73. Editora da UnB, Brasília, DF.

EHRlich, P. R., MOONEY, H. A. 1963. Extinction, substitution, and ecosystem services. *BioScience* 33: 248–254.

EHRlich, P. R., and P. H. RAVEN. 1964. Butterflies and Plants: a Study in Coevolution. *Evolution* 18: 586-608.

ERWIN, D. H. 2008. Macroevolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 304-310.

FEENY, P. 1976. Plant apparency and chemical defense. *Biochemical interaction between plants and insects*, p. 40. Springer.

FERNANDES-BULHÃO, C. & FIGUEIREDO P.S. 2002. Fenologia das leguminosas arbóreas em uma área de cerrado marginal no nordeste do Maranhão. *Revista Brasileira de Botânica*. 25: 361-369

FEYEREISEN, R. 1999. Insect P450 enzymes. *Annual Review of Entomology* 44: 507-533.

FINE, P. V. A., I. MESONES, and P. D. COLEY. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305: 663-665.

FOSTER, S., and C. H. JANSON. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780.

FOURNIER-ORIGGI, L. A. 1976. Observaciones fenológicas en el bosque húmedo de premontano de San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. *Phenological observations on the*

lower montane rain forest of the region of San Pedro de Montes de Oca, Costa Rica. Turrialba. 26: 54-59.

FRAENKEL, G. 1959. The raison d'etre of secondary plant substances. . Science 129: 146-170

FRANKIE, G. W., H. G. BAKER, and P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. The Journal of Ecology 62: 881-919.

FURLEY, P. A., and J. A. RATTER. 1988. Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. Journal of Biogeography 15: 97-108.

FÜRSTENBERG-HÄGG, J., M. ZAGROBELNY, and S. BAK. 2013. Plant Defense against Insect Herbivores. International journal of molecular sciences 14: 10242-10297.

GERSHENZON, J. 1994. The cost of plant chemical defense against herbivory: a biochemical perspective. Insect-plant interactions 5: 105-173.

GRIMALDI, D. 2005. Evolution of the Insects. Cambridge University Press.

GUTIERREZ, J. L., and C. G. JONES. 2006. Physical ecosystem engineers as agents of biogeochemical heterogeneity. Bioscience 56: 227-236.

HAGEN, R. H., and J. F. CHABOT. 1986. Leaf anatomy of maples (Acer) and host use by Lepidoptera larvae. Oikos 47: 335-345.

HALLOCK, P. 2001. Coral reefs, carbonate sediments, nutrients, and global change. In G. D. Stanley (Ed.). The history and sedimentology of ancient reef systems, pp. 387-427, Springer US.

HANLEY, M. E., B. B. LAMONT, M. M. FAIRBANKS, and C. M. RAFFERTY. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 8: 157-178.

HARIDASAN, M. 2008. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20: 183-195.

HARRIS, M. O., J. J. STUART, M. MOHAN, S. NAIR, R. J. LAMB, and O. ROHFRITSCH. 2003. Grasses and gall midges: plant defense and insect adaptation. *Annual Review of Entomology* 48: 549-577.

HARTMANN, T. 2008. The lost origin of chemical ecology in the late 19th century. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 4541-4546.

HEPPNER, J. B. 2008. Concealer Moths (Lepidoptera: Oecophoridae). In C. J. L. (Ed.). *Encyclopedia of Entomology*, pp. 1019-1020. Springer, Netherlands.

HERMS, D. A., and W. J. MATTSON. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology*: 283-335.

HILL, J. 1980. The remobilization of nutrients from leaves. *Journal of plant nutrition* 2: 407-444.

HOCHULI, D. F. 1996. The ecology of plant/insect interactions: implications of digestive strategy for feeding by phytophagous insects. *Oikos* 75: 133-141.

HOWE, G. A., and A. SCHALLER. 2008. Direct defenses in plants and their induction by wounding and insect herbivores. *Induced plant resistance to herbivory*, pp. 7-29. Springer.

HUHEEY, J. E. 1984. Warning coloration and mimicry. *Chemical ecology of insects*: 257-297.

HUNTER, M. D., and P. W. PRICE. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73: 723-732.

JAIN, S. K. 1976. The evolution of inbreeding in plants. *Annual Review of Ecology & Systematics* 7: 469-495.

JANZEN, D. H. 1975. Interactions of seeds and their insect predators/parasitoids in a tropical deciduous forest. *Evolutionary strategies of parasitic insects and mites*, pp. 154-186. Springer.

JONES, C. G., and J. L. GUTIÉRREZ. 2007. 1 On the purpose, meaning, and usage of the physical ecosystem engineering concept. In K. Cuddington, J. E. Byers, W. G. Wilson and A. Hastings (Eds.). *Theoretical Ecology Series*, pp. 3-24. Academic Press.

JONES, C. G., J. H. LAWTON, and M. SHACHAK. 1994. Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos* 69: 373-386.

JONES, C. G., J. H. LAWTON, and M. SHACHAK. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.

JONGSMA, M. A., and C. BOLTER. 1997. The adaptation of insects to plant protease inhibitors. *Journal of Insect Physiology* 43: 885-895.

KARBAN, R., and A. A. AGRAWAL. 2002. Herbivore offense. *Annual review of Ecology and Systematics* 33: 641-664.

KEARNS, C. A., and D. W. INOUE. 1993. *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado.

KESSLER, A., and I. T. BALDWIN. 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science* 291: 2141-2144.

LABANDEIRA, C. 2007. The origin of herbivory on land: Initial patterns of plant tissue consumption by arthropods. *Insect Science* 14: 259-275.

LALAND, K. N., F. J. ODLING-SMEE, and M. W. FELDMAN. 1999. Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 10242-10247.

LAWTON, J. H., and C. G. JONES. 1993. Linking Species and Ecosystem Perspectives. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 311-313.

LENZA, E., and C. A. KLINK. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica* 29: 627-638.

LEVIN, D. A. 1973. The role of trichomes in plant defense. *Quarterly Review of Biology*: 3-15.

LEVIN, D. A. 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores. *Annual review of Ecology and Systematics* 7: 121-159.

LIEBERMAN, D., and M. LIEBERMAN. 1984. The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest. *Biotropica* 16: 193-201.

LIETH, H. 1974. Purposes of a phenology book. *Phenology and seasonality modeling*, pp. 3-19. Springer.

LILL, J. T., and R. J. MARQUIS. 2001. The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies. *Oecologia* 126: 418-428.

LILL, J. T., and R. J. MARQUIS. 2003. Ecosystem engineering by caterpillars increases insect herbivore diversity on white oak. *Ecology* 84: 682-690.

LIMA, W. D. P., and M. J. B. ZAKIA. 2000. Hidrologia de matas ciliares. *Matas Ciliares: conservação e recuperação*. Edusp, São Paulo: 33-44.

LOMOLINO, M. V., B. R. RIDDLE, and J. H. BROWN. 2006. *Biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland.

LORENZI, H. 2000. *Weed Plants of Brazil: Terrestrial, Aquatics, Parasites, and Toxics* (in Portuguese). . Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa.

LORENZI, H. 2002. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*, vol. 1.

LORENZI, H., and F. J. A. MATOS. 2002. *Plantas medicinais do Brasil: nativas e exótica cultivadas*. Instituto Plantarum, Nova Odessa, SP

MARQUIS, R. J. 2012. Uma abordagem geral das defesas das plantas contra a ação dos herbívoros. In K. Del-Claro and H. M. Torezan-Silingardi (Eds.). *Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico evolutiva*. Technical Books, Rio de Janeiro (RJ).

MAYER, A. L., and M. RIETKERK. 2004. The dynamic regime concept for ecosystem management and restoration. *Bioscience* 54: 1013-1020.

MENDONÇA, R. C. D., J. M. FELFILI, B. M. T. WALTER, M. C. D. SILVA JÚNIOR, A. V. REZENDE, T. S. FILGUEIRAS, P. E. NOGUEIRA, S. M. SANO, and S. P. D. ALMEIDA. 1998. Flora vascular do cerrado. In S. M. Sano and S. P. Almeida (Eds.). *Cerrado: ambiente e flora*, pp. 289-556. Embrapa, Brasília.

MOLES, A. T., and M. WESTOBY. 2000. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? *Oikos* 90: 517-524.

MONASTERIO, M., and G. SARMIENTO. 1976. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3: 325-355.

MORELLATO, L. P. C., and H. F. LEITÃO-FILHO. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. *Revista brasileira de Biologia* 50: 163-173.

MORISAKI, H., H. HASHIMOTO, F. W. PING, H. NOZAWA, and H. ONO. 1993. Strong blue light emission from an oxygen-containing Si fine structure. *Journal of applied physics* 74: 2977-2979.

MÜLLER-SCHÄRER, H., U. SCHAFFNER, and T. STEINGER. 2004. Evolution in invasive plants: implications for biological control. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 417-422.

MUMM, R., and M. HILKER. 2006. Direct and indirect chemical defence of pine against folivorous insects. *Trends in plant science* 11: 351-358.

MURALI, K. S., and R. SUKUMAR. 1994. Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *Journal of Ecology* 82: 759-767.

MYERS, N., R. A. MITTERMEIER, C. G. MITTERMEIER, G. A. B. D. FONSECA, and J. KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

NAHAS, L., M. O. GONZAGA, and K. DEL-CLARO. 2012. Emergent Impacts of Ant and Spider Interactions: Herbivory Reduction in a Tropical Savanna Tree. *Biotropica* 44: 498-505.

NIMER, E., and A. M. P. M. BRANDÃO. 1989. Balanço hídrico e clima da região dos cerrados. Secretaria de Planejamento e Coordenação da Presidência da República, Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.

NISHIDA, R. 2002. Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. *Annual Review of Entomology* 47: 57-92.

NISHYAMA, L. 1989. Geologia do município de Uberlândia e áreas adjacentes. *Sociedade e Natureza* 1: 9-16.

OHNO, S. 1997. The reason for as well as the consequence of the cambrian explosion in animal evolution. *J Mol Evol* 44: S23-S27.

OLIVEIRA, J. T. D. S., and J. C. HELLMEISTER. 1997. Caracterização da Madeira de Eucalipto para a Construção Civil. PhD Dissertation. Universidade de São Paulo.

OLIVEIRA, P. S., and R. J. MARQUIS. 2002. The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna. Columbia University Press, New York.

OPLER, P. A., G. W. FRANKIE, and H. G. BAKER. 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography* 3: 231-236.

PANIZZA, F., and A. B. DE BRITO. 1998. The politics of human rights in democratic Brazil: 'A lei não pega'. *Democratization* 5: 20-51.

PARÉ, P. W., and J. H. TUMLINSON. 1999. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiology* 121: 325-332.

PEARSE, I. S. 2011. The role of leaf defensive traits in oaks on the preference and performance of a polyphagous herbivore, *Orgyia vetusta*. *Ecological Entomology* 36: 635-642.

PIMENTEL, D. 1961. Species diversity and insect population outbreaks. *Annals of the Entomological Society of America* 54: 76-86.

PIROZYNSKI, K. A., and D. W. MALLOCH. 1975. The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *Biosystems* 6: 153-164.

PRICE, P. A., J. W. LOTHINGER, and S. K. NISHIMOTO. 1980. Absence of the vitamin K-dependent bone protein in fetal rat mineral. *J. Biol. Chem.* 255: 2938-2942.

RASMANN, S., and A. A. AGRAWAL. 2009. Plant defense against herbivory: progress in identifying synergism, redundancy, and antagonism between resistance traits. *Current opinion in plant biology* 12: 473-478.

REDDY, G. V. P., and A. GUERRERO. 2004. Interactions of insect pheromones and plant semiochemicals. *Trends in plant science* 9: 253-261.

REICHMANN, O. J., and E. W. SEABLOOM. 2002. Ecosystem engineering: a trivialized concept? Response. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 308-308.

REYMOND, P., N. BODENHAUSEN, R. M. P. VAN POECKE, V. KRISHNAMURTHY, M. DICKE, and E. E. FARMER. 2004. A conserved transcript pattern in response to a specialist and a generalist herbivore. *The Plant Cell Online* 16: 3132-3147.

RIBEIRO, J. E. L. S., M. J. G. HOPKINS, A. VICENTINI, C. A. SOTHERS, M. A. S. COSTA, J. M. BRITO, M. A. D. SOUZA, L. G. P. MARTINS, L. G. LOHMANN, and P. A.

C. L. ASSUNÇÃO. 1999. Flora da reserva Ducke: Flora da reserva Ducke: Flora da reserva Ducke: guia de identificação de plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central.

ROSA, R. L. S. C., S. D. C. LIMA, and W. L. ASSUNÇÃO. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade e Natureza* 3: 91-108.

ROSENTHAL, J. P., and P. M. KOTANEN. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 145-148.

SAGERS, C. L. 1992. Manipulation of Host Plant-Quality - Herbivores Keep Leaves in the Dark. *Functional Ecology* 6: 741-743.

SARMIENTO, G. 1984. Ecology of neotropical savannas. Cambridge: Harvard University Press.

SNYDER, M. J., and J. I. GLENDINNING. 1996. Causal connection between detoxification enzyme activity and consumption of a toxic plant compound. *Journal of Comparative Physiology A* 179: 255-261.

STOWE, K. A., R. J. MARQUIS, C. G. HOCHWENDER, and E. L. SIMMS. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual review of Ecology and Systematics*: 565-595.

STRAUSS, S. Y., and A. A. AGRAWAL. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 179-185.

SUWA, T., and H. MAHERALI. 2008. Influence of nutrient availability on the mechanisms of tolerance to herbivory in an annual grass, *Avena barbata* (Poaceae). *American journal of botany* 95: 434-440.

THALER, J. S., A. L. FIDANTSEF, S. S. DUFFEY, and R. M. BOSTOCK. 1999. Trade-offs in plant defense against pathogens and herbivores: a field demonstration of chemical elicitors of induced resistance. *Journal of Chemical Ecology* 25: 1597-1609.

THOMPSON, D. B. 1992. Consumption Rates and the Evolution of Diet-Induced Plasticity in the Head Morphology of *Melanoplus-femurrubrum* (Orthoptera, Acrididae). *Oecologia* 89: 204-213.

TIFFIN, P. 2000. Mechanisms of tolerance to herbivore damage: what do we know? *Evolutionary Ecology* 14: 523-536.

TOREZAN-SILINGARDI, H. M. 2011. Predatory Behavior of *Pachodynerus brevithorax*(Hymenoptera: Vespidae, Eumeninae) on Endophytic Herbivore Beetles in the Brazilian Tropical Savanna. *Sociobiology* 57.

TRUMBLE, J. T., D. M. KOLODNY-HIRSCH, and I. P. TING. 1993. Plant compensation for arthropod herbivory. *Annual Review of Entomology* 38: 93-119.

TURLEY, N. E., R. M. GODFREY, and M. T. J. JOHNSON. 2013. Evolution of mixed strategies of plant defense against herbivores. *New Phytologist* 197: 359-361.

VANDERMEIJDEN, E. 1996. Plant defence, an evolutionary dilemma: Contrasting effects of (specialist and generalist) herbivores and natural enemies. *Entomol Exp Appl* 80: 307-310.

VANVALEN, L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary theory* 1: 1-30.

WHITNEY, H. M., and W. FEDERLE. 2013. Biomechanics of plant–insect interactions. *Current opinion in plant biology*.

WHITTAKER, R. H. 1970. *Communities and ecosystems*. Collier Macmillan, London.

WILBY, A., M. SHACHAK, and B. BOEKEN. 2001. Integration of ecosystem engineering and trophic effects of herbivores. *Oikos* 92: 436-444.

WISE, M. J., and W. G. ABRAHAMSON. 2008. Applying the limiting resource model to plant tolerance of apical meristem damage. *The American Naturalist* 172: 635-647.

WITTSTOCK, U., N. AGERBIRK, E. J. STAUBER, C. E. OLSEN, M. HIPPLER, T. MITCHELL-OLDS, J. GERSHENZON, and H. VOGEL. 2004. Successful herbivore attack due to metabolic diversion of a plant chemical defense. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 4859-4864.

WOLDA, H. 1988. Insect seasonality: why? *Annual review of Ecology and Systematics* 19: 1-18.

WRIGHT, J. P., and C. G. JONES. 2004. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. *Ecology* 85: 2071-2081.

WRIGHT, J. P., and C. G. JONES. 2006. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: Progress, limitations, and challenges. *Bioscience* 56: 203-209.

WRIGHT, J. P., C. G. JONES, and A. S. FLECKER. 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia* 132: 96-101.

WRIGHT, S. J., and C. P. VAN SCHAIK. 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist* 143: 192-199.

YOUNG, T. P., J. M. CHASE, and R. T. HUDDLESTON. 2001. Community succession and assembly comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecological restoration* 19: 5-18.

ZUNINO, M., and A. ZULLINI. 2003. *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica México.

Artigo

A influência da fenologia do hospedeiro e do clima no comportamento
de um mariposa engenheira de ecossistema

The influence of host phenology and climate on the behavior of an ecosystem engineer moth

Mariana Velasque and Kleber Del-Claro

Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Biologia, PPG Ecologia e Conservação de Recursos Naturais/LECI.

Abstract

INTRODUCTION - When plants are consumed on by herbivores, they have a likely reduction in fitness. Therefore there are several forms of plant defense antiherbivory one of them is the escape in time, or phenological defense, comprises the features related to the rate of growth of parts to be consumed by herbivores. Studies of this biological phenomena in a plant is called phenology. Similarly, the herbivores have developed features that allow for a better usage of host plants. The construction of leaf shelters is one of the most common forms of manipulation of the host. These changes alter the micro-habitat, modifying the biotic and abiotic conditions and thus changing the community associated with host plants, increasing the survival of its occupants. This modification is characterized as environmental engineering ecosystems and features has a bigger effect in seasonal environments such as the Cerrado. . The aim of this work was the the study of plant phenophases *Byrsonima intermedia* in relation to its main herbivorous caterpillar of *Cerconota achatina* and production of shelters by the animal in question.

MATERIALS AND METHODS- This study was conducted at Reserva Ecológica do Caça e Pesca do Itororó de Uberlândia, in the city of Uberlândia, MG between the years 2008-2011. We relate the phenological patterns of the plant with climatic variations and patterns of aggregation. We also observed the importance of the caterpillar as ecosystem engineer. We used 60 individuals of *Byrsonima intermedia* and monitoring conducted fortnightly, we quantified the number of leaves (mature and new), inflorescences, infructescences, herbivores and leaf shelters. In order to observe the effect of engineering, we quantify the amelioration of biotic and abiotic events. We quantify the effects of biotic factors measuring the survival of the caterpillar when exposed outside the shelter, and the abiotic factors comparing the difference in the temperature between the internal (inside the shelter) and external environment. In order to evaluate the effect of ecosystem engineering in the community, we provide artificial shelters in *B. intermedia* to be colonized.

RESULTS AND DISCUSSION- The plant presents low seasonality in the production of their vegetative organs (new leaves) and median seasonality of their reproductive aspects (inflorescences and fruits). The dominant herbivore (*Cerconota achatina*) had a strong tendency to seasonality. There was a high variation in the production of new leaves, inflorescences and fruits, during the three sampled years probably caused by a large variation in rainfall. The leaf shelters are present in almost all year at the plant, which could increase the survival of its producer (defense against predators and parasitoids and against climatic variations), in addition to increasing the nutritional quality of plants. The leaf shelters caused an amelioration of the biotic (predation) and abiotic (temperature) factor for animals that occupy them, as well significantly increase the diversity and abundance of animals associated with *B. intermedia*. As they are present all year, even in the dry season, the leaf shelters constructed by *C. achatina* profoundly impacting in systems like Cerrado, providing support for various species during the dry season and increasing the abundance and diversity of arthropods in the region.

Keyword: phenology, ecosystems engineering; leaf shelter.

1-INTRODUCTION

Plants are consumed by a wide variety of organisms which feed on different reproductive (i.e. buds, flowers, seeds) and vegetative structures (i.e. leaves, roots, nectaries). Due a long history of strong consumers' pressure, plants vary in their patterns of defense allocation and palatability to herbivores. The defenses deployed against herbivores can be constitutive, for example mechanical defenses like toughness and hardness, mainly observed in leaves, and in the presence of spines, thorns and stiff hairs (Rohner & Ward 1997, Lucas et al. 2000). Chemical defenses, involve a series of products stored in several plant parts, like tanins in leaves or in the bark (e.g. Marquis 2012 for a review). There are also induced defenses, in what plants can respond to herbivore damage in ways that reduce herbivore performance and/or the preference of the herbivores for the plant, including modification of the plant's chemical composition (e.g. increase in secondary compounds) or reduction in the plant's tissue quality (Karban & Agrawal 2002, Korndorfer & Del-Claro 2006, Marquis 2012). Additionally, all these defenses can be effective against many organisms and highly effective against one specific species (Irwin et al. 2004). A long evolutionary history of interactions between plants and herbivores has led to the evolution of a number of traits in plants that reduce the ability of herbivores to exploit those plants (Skogsmyr & Fagerström 1992, Koricheva et al. 2004, Marquis & Lill 2010). By mounting defenses against enemies, plants increase their resistance to further feeding and, presumably, minimize the fitness costs of damage (Karban & Myers 1989, Mortensen 2013).

Variation over time in plant phenology is an important plant trait that may represent a strategy to escape in time against herbivore actions. This developmental defense may be effective in several manners, like driving herbivore to vegetative parts when producing

blossoms or fruits, or to resprout and produce new leaves when consumers are less abundant in the field or are in diapause in the case of insects (for reviews see Coley & Barone 1996, Crawley 1997, 2009). First proposed and discussed by Aide (1988), plants have between two choices to escape herbivore using leaf phenology. In the first option, they can produce leaves when few other ones are doing that or to produce leaves simultaneously with the major part of community. In very seasonal climates, like savannas, the first option is the most common, herbivores have its populations reduced in less favorable climatic conditions, thus to produce leaves in dry season may be an option (e.g. Aide 1992, Murali & Sukumar 1994). The second option is resprouting synchronically with the most part of the vegetal community is a very common strategy in rainforest; it is a bet in the dilution effect that can reduce individual damage (e.g. Coley & Aide 1991, Moles & Westoby 2000).

The variation in plant phenology along time produces qualitative and quantitative variation in food resources to herbivores that can directly affect herbivore performance or even female oviposition choices (Karban & Myers 1989, Hunter 1992, Hunter & Price 1992, Crawley 1997, 2009, Bächtold et al. 2012, Marquis 2012). The distribution of resources in natural conditions directly influences herbivore success and may represent an important plant defense mechanism. The increase in plant concentration in some cases lead to an increase in seed predation (Janzen 1971 a, b), what represents a direct result of reduction in plant distance that collaborate to herbivore find them easier. However, the contrary can also occurs and an increase in the distance between conspecific plants can result in higher herbivore damage by herbivores (Traveset 1991, Price 2002, Otway et al. 2005). Indeed, plant quality, abundance, architecture, phenology, and the influence that environment has over each plant trait will directly affect the diversity and abundance of herbivores associated to each species and consequently the plant fitness (Strong et al. 1984, Strong et al. 1984, Stowe et al. 2000, Bächtold et al. 2013).

In the other side of plant-herbivore relationships, herbivores can subdue or to adapt to a specific plant defense in some cases making use of it in self benefit (i.e. producing defense chemical alkaloids or pheromones, see Price et al. 2011). The most impressive examples are in insects that during their evolutionary history of interactions with plants developed a wide variety mechanical (Hochuli 1996), biochemical (Jongsma & Bolter 1997) and behavioral adaptations (Lill & Marquis 2003, Bächtold et al. 2012).

Herbivorous insects can also make use of plant architecture in self benefit; some of them are able to manipulate portions of their host plants to make constructions. Leaves and other arthropods be tied together, folded over or rolled for example, producing shelters where herbivores can live inside protected against natural enemies and harsh climate (Greeney & Jones 2003, Greeney 2009, Marquis & Lill 2010, Greeney & Warren 2011, Bächtold et al. 2012). Additionally, folded leaves can receive less solar incidence and significantly reduce their chemical defenses becoming more suitable to insect herbivores (Dyer et al. 2007, Lill & Marquis 2007). This may characterize them as ecosystem engineers (sensu Reichmann & Seabloom 2002). Observational and experimental studies showed that shelter-builders are “microhabitat manipulators” which construct structures that persist in the environment over time enough to permit the colonization by a wide variety of secondary inhabitants (Crespi et al. 1997, Crespi & Abbot 1999). For example more than 25 species of arthropods from nine different orders have been recorded inside leaf rolls constructed on cottonwood trees (Martinsen et al. 2000). Thus, shelter-builders, like other ecosystem engineers, may play a central role in structuring arthropod communities due their action that create or modify habitats and micro-habitats what direct influences abundance and distribution between plant and arthropod community of plants and animals (e.g. Gutierrez & Jones 2006). Therefore the leaf-rollers-plant systems provide a good model for testing general theories regarding the scaling of engineering impacts on species richness and the influence of ecosystem engineering

on community-level interactions or “interaction networks” (see Dyer et al. 2007, Lill & Marquis 2007). Despite the large amount of examples described in the literature, it is important to say that some authors (e.g. Reichman & Seabloom 2002) consider that discussions about ecosystem engineering are trivialized by categorizing virtually every impact by organisms as engineering without quantifying the nature and scope of the influences. These studies were most conducted in temperate habitats and during a reduced time interval (e.g. Vieira & Romero unpublished data). However, these systems based on leaf-rollers action are abundant and pervasive in all ecosystems of tropical Americas, however, almost unexplored where they are extremely diverse, in forests and savannas of Brazil (Del-Claro & Torezan-Silingardi 2009).

The Brazilian tropical savannas (Cerrado Biome) occupied 25% of Brazilian territory, nowadays reduced to less than 8% and losing more and more space to urban expansion and agro-ecosystems, the savannas are being reduced to fragments (Oliveira & Marquis 2002). In Cerrado, the Malpighiaceae family is diverse and abundant, with dozens of species, several still unnamed, and composed by lianas, shrubs and trees (see Lorenzi 2000, 2002). Leaf-rollers herbivores are common in plants of *Byrsonima*, a genus with abundant species in Cerrado (Andrade et al. 1995). Thus, due to the importance of ecosystem engineers to enlarge biodiversity in natural communities (Wilby et al. 2001); the seasonality of Brazilian tropical savanna, an endangered ecosystem; the abundance, easy identification and manipulation of *Byrsonima* – leaf-rollers interactions; in this study we aimed to test the hypothesis that leaf-rollers in Cerrado may be true ecosystem engineers producing microhabitat modifications that increase the plant associated fauna. A true ecosystem engineer must impact the physical and biological environment generating significant influences on ecological processes (Reichmann & Seabloom 2002). Thus, we quantified the infestation of a leaf-roller in the host plant over time, and answered the following questions about the studied system: a) whether the shelters

produced by the herbivores indeed protect them against natural enemies and adverse climatic conditions; b) whether resource concentration (distance between plants) is an important factor of plant infestation; c) what is the influence of plant phenology (developmental variation over time) in the action of these herbivores.

2- MATERIAL AND METHODS

STUDY SITE

The data data collection was carried out between April 2008 and October 2010 in the Cerrado reserve (127 ha) at the Clube de Caça e Pesca Itororó, Uberlândia, State of Minas Gerais, southeast Brazil (18°59'S, 48°18'W). The vegetation of the study area consists of a scrub of shrubs and trees with a fair amount of herbaceous plants, which corresponds to a Cerrado *sensu stricto* (Oliveira-Filho & Ratter 2002). The climate of the region is the Aw type of Köppen's system consisting of well defined wet and dry seasons (Figure 1). The wet/warm season occurs from October to March (rainfall 270 ± 50 mm; temperature $23 \pm 5^{\circ}\text{C}$), and the dry/cold season from April to September (22 ± 20 mm; $19 \pm 3^{\circ}\text{C}$); daily data from the climatological station of the Universidade Federal de Uberlândia; additional details in (Reu Jr & Del-Claro 2005).

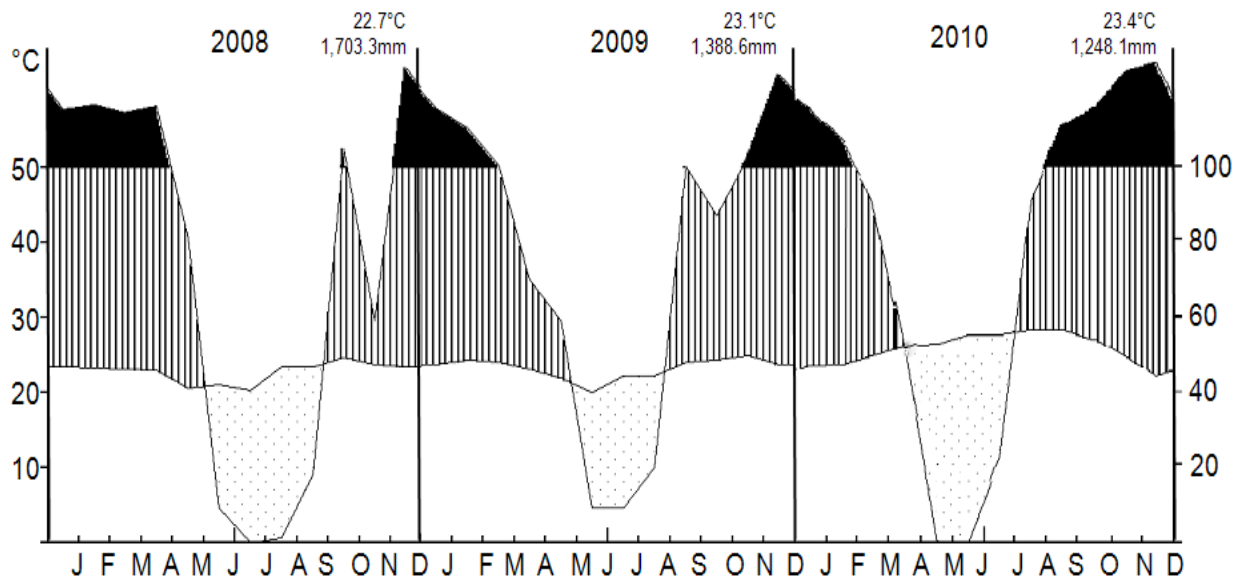


Figure 1. Climatogram (according to Uberlândia, MG, Brazil, between 2008 and 2010. Black areas over the striped ones that are above the temperature line represent rainfall over 100mm per month, wet seasons. The dotted areas under the temperature line show the dry seasons.

STUDY SPECIES

One of most characteristic Cerrado Malpighiaceae, *Byrsonima intermedia* A, Juss. (popular name, Murici) is a shrub (0.5 to 2 m tall) that commonly occurs in aggregate distribution in sand soils (Lorenzi 2000, 2002). This plant has a quick grown and resprout after the dry season. Leaf is of coriaceous texture, glabrous, without secretions glands, alternate, with 4 cm petiole. The inflorescences are terminal, like a pseudoraceme with bisexually and slightly zigomorphic flowers (approximately 1.0 cm in diameter; 10 to 30 flowers per inflorescence) with five yellow clawed petals, five sepals with oil glands (elaiophores), in a total of 10 glands per flower (Torezan-Silingardi 2007a, b). The flower resources (oil glands and pollen) attract bees, mainly of *Centris* (*Ptilotopus*) genus (Apoidea; Figure 2a). Fruits are drupes dispersed by birds and mammals (Lorenzi 2000, 2002).

The main herbivore of vegetative parts of *B. intermedia* is the moth *Cerconota achatina* Zeller 1855 (Oecophoridae, Figure 2b; preliminary observations). Adults are moths of small dark wings (1.5-2.0 cm; Andrade et al. 1995). The larvae are gregarious concealed herbivores that attach leaves building shelters in rolls shape (e.g. Greeney & Jones 2003, Figure 2c, d). The *C. achatina* shelters ever have inside larvae of the same developmental stage (18.2 ± 23.4 larvae; mean $\pm$ SD; N=40 shelters inspected), varying of a maximum of 141 larvae (first instar) and minimum of one larva (fifth instar), all sisters of a unique oviposition (personal observations). Despite common in all tropical savannas of Brazil and its biology described (Andrade et al. 1995), but almost nothing is known in population ecology aspects this species.



Figure 2. Inflorescence of *Byrsonima intermedia* and the pollinator bee, *Centris* (a). In (b) there is a *Cerconota achatina* third instar larva attaching leaves (weaving) with silk. One shrub (c) full of old rolls produced by the herbivore larvae (d). Shrubs resprout after *C. achatina* leave the plants (e). In (f) a shelter opened to reveal the third instar larvae that infest its interior.

In March 2008, we tagged in the field 60 individuals shrubs of almost the same phenological state (height – 0.5 to 1.5 m, full expanded leaves, without inflorescences) and without infestation by *C. achatina* larvae. These plants were divided in two groups of 30: aggregate (distance to other *B. intermedia* less than five meters) and isolated (distance to other *B. intermedia* higher than five meters). Fortnight, during the next three years (until October 2010), in each shrub, we checked: the number of young and expanded leaves, number of flowers and/or fruits. In case of moth infestation, the number of shelters and larvae were recorded, thus so the larvae developmental stage. Data were treated and presented in basic and circular statistics (Graphpad and Oriana 3.0 program, respectively).

To test the effectiveness of shelter protection against predators, we performed a manipulative experiment directly in the field. In December of 2011, we selected plants (N=100) with, at least, one stem without infestation by the larvae (one shelter). Plants were chosen in a manner that we had 20 shelters in each individual, with the five larval stages represented. After that, during the mornings (between 8 and 11 a.m.), to each plant the shelter was opened, one larva was removed. We wait for the larvae inside the shelter to close it again (around 10 minutes) and so, the removed larva was placed over a leaf in the nearest stem of the infested one. The isolated larva and the shelter were continuously observed for predator and/or parasitism attack (20 minutes). Just one test was conducted any time. Each plant was used only once.

Since Cerrado is a dry and hot environment in the major part of year, with high solar incidence (e.g. Oliveira & Marquis 2002), we also checked the protective value of shelters against adverse climatic conditions. Temperature in (middle) and out (surface) of the same shelter (N=40) was simultaneously checked during 24hs between 1 a.m. up to 24 p.m., one record per hour, in sunny days and clear nights (N = 3 days and 72 samples in each time) of April 2011.

ECOSYSTEM ENGINEERS AND ASSOCIATED FAUNA

To test if the rolls produced and abandoned by *C. achatina* may increase the associated fauna in the host plants, confirming the character of an ecosystem engineer to the species we performed a manipulative experiment. Previous observations revealed that the abandoned shelters may support a wide variety of arthropods. Previous field experience showed that hand manipulation of *Byrsonima* shrub leaves can easily drop it from the plant. Thus we confectioned artificial shelters (Ethylene Vinyl Acetate - E.V.A.; Figure 3) of almost the same green color tonality and size of natural shelters (10 cm) and similar size (10 cm). Each artificial roll (N = 60) was attached, with green cotton line, to the tip of the middle stem of a *B. intermedia* shrub without signals of previous *C. achatina* infestation. As control, an artificial extended leaf (E.V.A.; Figure 2) was also attached in the same manner to a neighbor shrub (N = 60; maximum distance between plants of 5 meters). After two months, shelters and leaves were collected, individualized and transported to laboratory where under stereomicroscope the associated fauna was qualified and quantified. The experiment was conducted between June and August of 2010 and repeated between December of 2010 and February 2011.

ADDITIONAL INFORMATION ABOUT STATISTICS

Regression analyses were conducted to check the relation between rainfall and phenological data. The data of new leaves were log transformed and water precipitation was $\sqrt{x + 0.5}$ transformed to attend test premises. Infrutescences, inflorescences and herbivores did not achieve test premises with transformation, thus they were analyzed using Spearman

correlation. The regression results were one way ANOVA tested. Phenological data, shelters and herbivores abundance on plants were presented using circular statistics (Zar 2010 and Oriana 3.0 program - Kovach 2006). Recording presence/absence we determined in which phenophase period each tagged plant was. To each phenological variable (new leaves, mature leaves, inflorescences, infrutescences, herbivores, shelters) its frequency of occurrence was calculated according to: mean angle (α); concentration; length of mean vector (r); median; circular variance; circular standard deviation; Rayleigh test (Z) and (P). The mean angle (α) is the period (round year) in what the phenophase is more concentrated. The significance of this angle is tested by Rayleigh test (Z). The vector (r) does not have unit and can vary between zero (when the phenological activity is uniformly distributed in time) to one (when it is concentrated in one year or period). This vector is considered a measure to seasonality.

3- RESULTS

B. intermedia presented variation in new leaf production, directly depending on rainfall precipitation ($F_{1,29} = 193.63$; $p < 0,001$). Inflorescence production was not influenced by rainfall ($r_s = 0,1479$; $gl = 31$; $p = 0,4273$), but the contrary occurred with infrutescences ($r_s = 0,4592$; $gl = 31$; $p = 0,0094$) and herbivores ($r_s = 0,4442$; $gl = 31$; $p = 0,0123$).

Young leaves were ever produced after the end of strong summer rain (March) and in 2009 the production was continuous (Figure 4), even during the winter when was shorter and slightly wet than normal (Figure 1). This shrub species maintain old leaves for a long time, in some cases for more than three years (Figure 4). Flower production was very irregular, varying from very few buds in the spring of one year (2008), to high production in other (2009), or none in the following year (2010), with direct reflects on fruit production (Figure 4). The year of 2010 was the driest and the dry season began earlier (May, Figure 1).

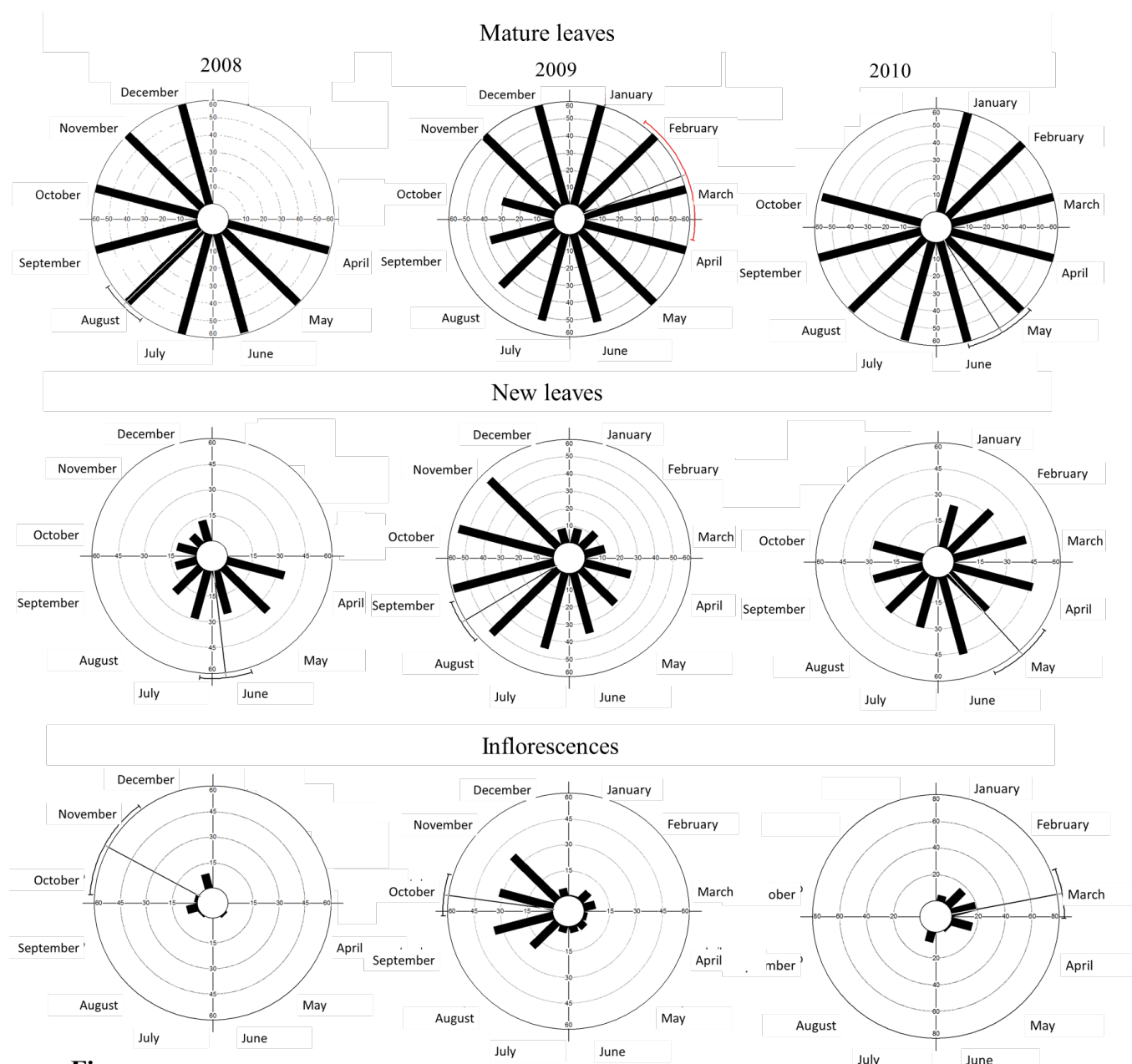
Old leaves occurrence was seasonal, remaining in the plants for long periods, in general the whole year (Table 1, Figure 4). In a similar way, young leaves showed a very seasonal patterns, with predominance in dry season (Table 1, Figure 4). The same occurred with inflorescences. Infrutescences were also seasonal and most abundant in wet season (Table 1, Figure 5). The same occurred with their larvae of *C. achatina* and their shelters.

Larvae of the moth *C. achatina* were the main and almost exclusive leaf herbivores of *B. intermedia* during the whole study. Independently if grouped or isolated, shrubs of *B. intermedia* exhibited the same intensity of *C. achatina* infestation ($F = 0.07$; $p > 0.05$; repeated measure ANOVA). The infestation of *C. achatina* (Figures 4 and 6) occurred in all years with significant variation between years and months (Rayleigh Z between years 40,971; Rayleigh Z between months 54,496; Circular statistics). In the Autumn of 2008 (May) we observed the highest number of shelters in the plants (Figure 6), in major part with larvae of fifth instar, so representing shelters that were produced in the previous summer. Again in 2009, the highest infestation occurred in the autumn. In 2010, there was no infestation in winter and few shelters were observed in summer, autumn, and returning in the spring (Figures 5 and 6) after the strong dry season of this year, that began earlier than normal (Figure 1).

Shelters effectively protect *C. achatina* larvae of all instars against predators. We never observed removal of a sheltered larva by a predator in three years of field observations. However, when dislodged and during the time of field observations (20 minutes) all larva found by a predator (ants, and in one case by a phasmid) was attacked and preyed, independently of its developmental stage ($F_{1,98} = 0.718$; $p = 0.399$; Figure 7). Shelters also protect the larvae against high variation in temperature range mainly during the day and against extreme hot caused by direct solar incidence ($Z = 6,652$, $N = 72$; $p < 0.001$; Figure 7). The mean number of larvae per shelter differed between wet (6.35 ± 12.05 ; mean $\pm$ 1 SD) and

dry (0.10 ± 0.60 ; mean $\pm$ 1DP) periods ($U=1250$; $p<0.001$; $df= 60$). They were more abundant in dry months.

The experiments with artificial shelters versus artificial extended leaf showed that only shelters provided a substrate useful for more than 153 different arthropod morph-species, mainly spiders, ants, bugs, cockroaches, grasshoppers, and *C. achatina* larvae. One marsupial (*Gracilianus agilis*) was also found inside a shelter in the dry season. Only one ant was observed over one artificial extended leaf in the dry season. There was not difference between the associated fauna comparing dry and wet season ($U = 1,174$; $df = 60$; $p = 0.592$).



Figure

4. Circular scatterplots (percentage of frequency) of the occurrence of: leaves (new and mature) and inflorescences in shrubs of *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae) in a Cerrado area of SE-Brazil, between 2008 and 2010.

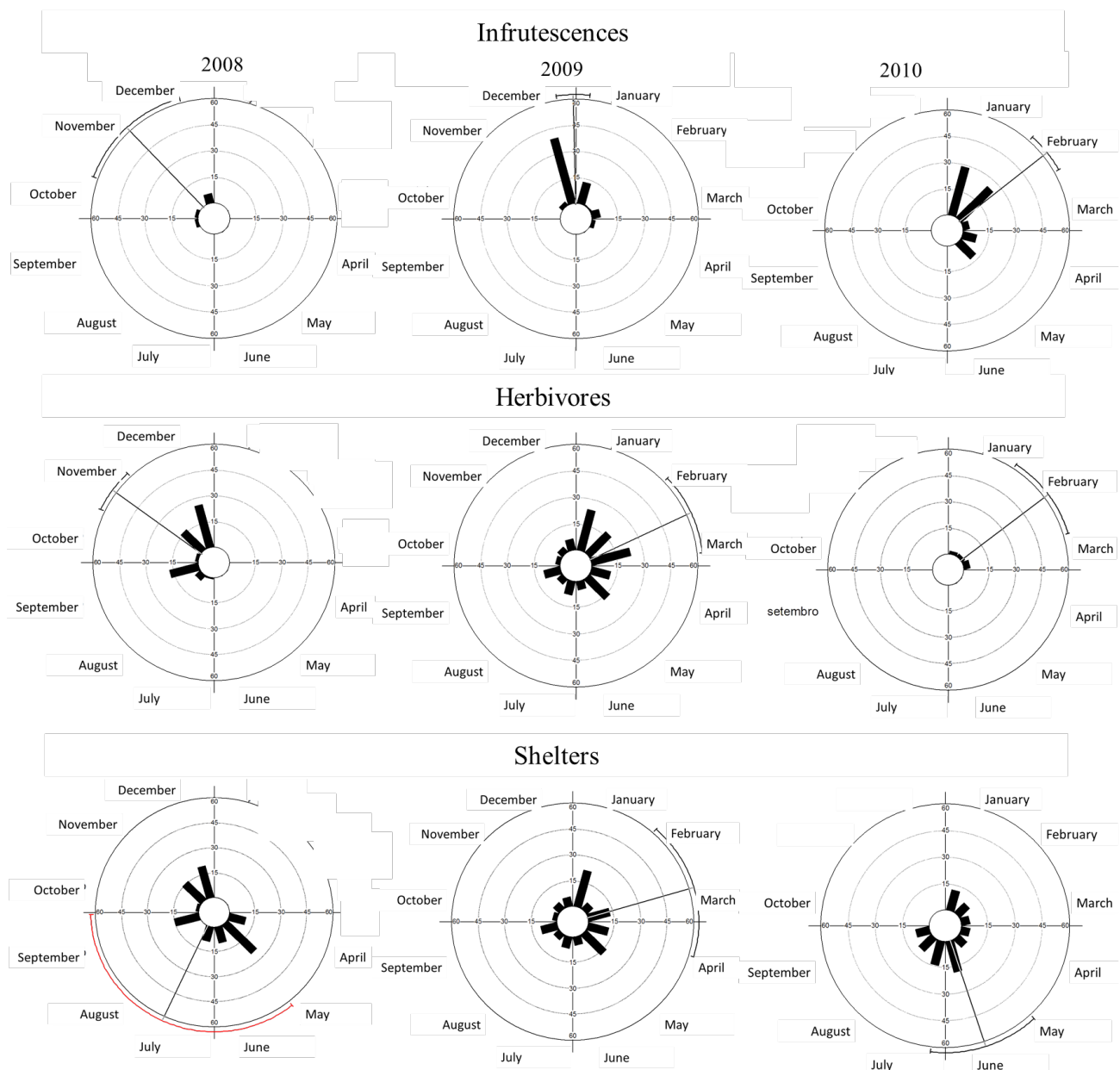


Figure 5. Circular scatterplots (percentage of frequency) of the occurrence of: infrutescences, herbivores and shelters of *Cerconota achatina* (Lepidoptera: Oecophoridae) in shrubs of *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae) in a cerrado vegetation area of SE-Brazil, between 2008 and 2010.

Table 1-Results of statistical analysis of circular phenological variables of herbivory and leaf shelters of individuals *Byrsonima intermedia*, in the years 2008, 2009 and 2010

	Year	Mature leaves	New leaves	Inflorescences	Infrutescences	Herbivores	Shelters
Mean angle (α)	2008	225,96°	68,90°	298,50°	316,94°	306,06°	205,09°
	2009	68,90°	238,37°	277,62°	358,53°	65,86°	128,69°
	2010	148,6°	138,41°	79,33°	51,37°	52,91°	171,47°
Length of mean vector (r)	2008	0,31	0,10	0,63	0,80	0,75	0,12
	2009	0,10	0,37	0,58	0,87	0,36	0,27
	2010	0,2	0,28	0,71	0,75	0,92	0,53
Median	2008	225°	75°	285°	345°	315°	195°
	2009	75°	225°	285°	345°	75°	135°
	2010	135°	135°	75°	45°	75°	165°
Concentration	2008	August	March	October	December	November	July
	2009	March	August	October	December	March	May
	2010	May	May	March	February	March	July
Circular variance	2008	0,69	0,90	0,37	0,2	0,25	0,88
	2009	0,90	0,64	0,41	0,14	0,64	0,73
	2010	0,80	0,72	0,29	0,25	0,08	0,47
Circular standard deviation	2008	5,55°	15,78°	12,49°	14,00°	5,32°	32,63°
	2009	15,76°	5,36°	5,09°	3,88°	9,52°	15,8°
	2010	8,38°	7,73°	5,82°	4,86°	10,27°	8,10°
Rayleigh test (Z)	2008	32,94	6,56	8,05	6,44	36,98	1,53
	2009	6,56	53,26	51,6	47,1	16,88	6,33
	2010	22,91	26,36	33,08	44,03	6,751	21,11
Rayleigh test (P)	2008	< 1E-12	0,001	1,43E-04	4,84E-04	< 1E-12	0,216
	2009	0,001	< 1e-12	< 1e-12	< 1e-12	4,65e-08	0,002
	2010	1,12E-10	3,57E-12	< 1E-12	< 1E-12	7,12E-05	6,83E-10

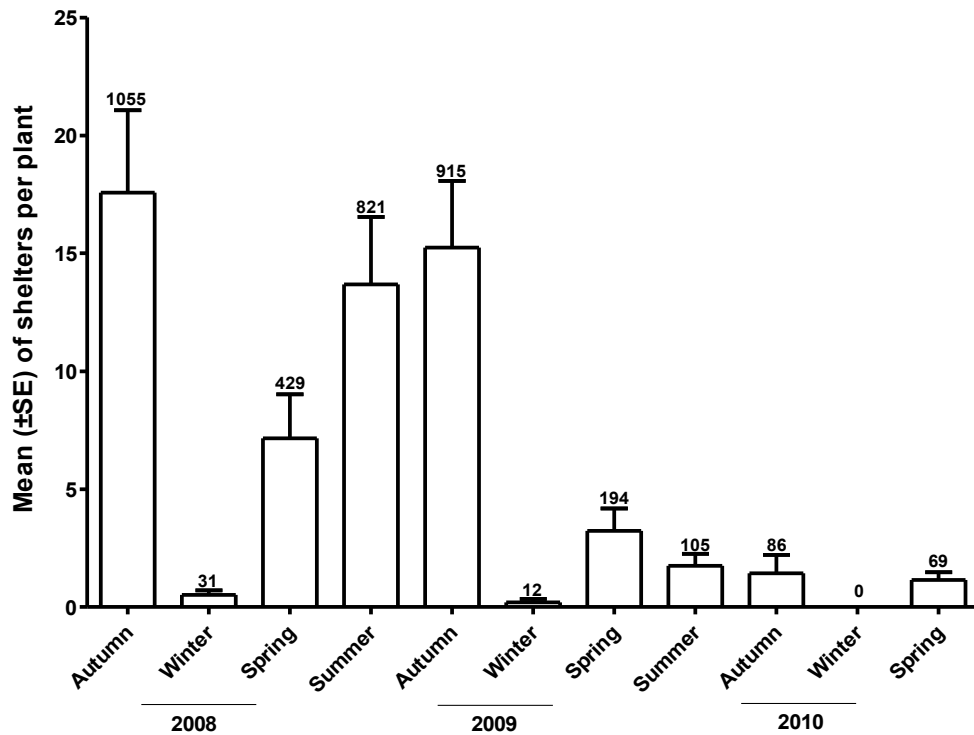


Figure 6. Infestation of *Cerconota achatina* (Lepidoptera: Oecophoridae), recorded by the number of shelters present on plants (N = 60) of *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae) in a cerrado vegetation area in SE-Brazil, between 2008 and 2010. Data represent mean $\pm$ 1SE of total number of shelters (over bars) observed during three months of each season.

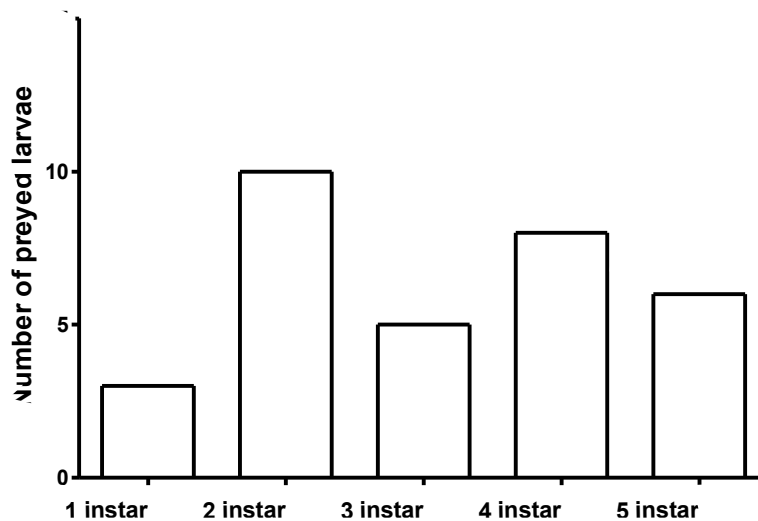


Figure 7. Number of *Cerconota achatina* larvae dislodged of its shelters by the observers (total N per instar = 20) and found and attacked by ants in less than 20 minutes.

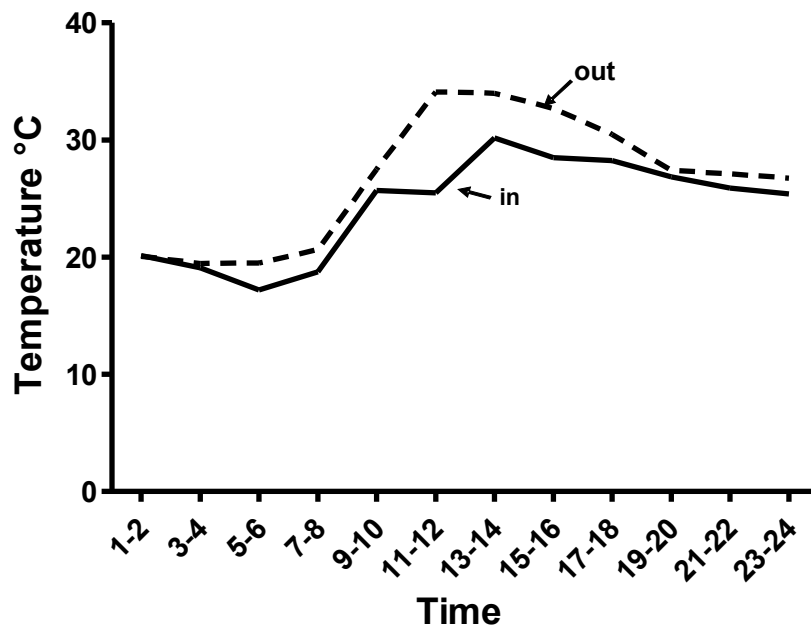


Figure 8. Temperature inside (line-circles) and outside (line-quadrates) of *C. achatina* shelters (N = 40). Curves present statistical difference ($p < 0,001$, Wilcoxon test).

4- DISCUSSION

The variation in plant phenology along time produces qualitative and quantitative variation in food resources to herbivores that can directly affect herbivore performance or same, in the case of insects, the females oviposition choice (Karban & Myers 1989, Hunter 1992, Hunter & Price 1992, Crawley 1997, Karban & Agrawal 2002, Crawley 2009, Marquis 2012). The phenology, mainly leaves and flower production, of *B. intermedia* was very influenced by the Cerrado seasonal regime of rains, with direct influence in the occurrence of its main herbivore, *C. achatina*. During the rainy summer of 2008 and 2009 plants produced a boom of new leaves followed by a great infestation of *C. achatina*. While a less rainy summer, between 2009 and 2010, caused a strong reduction in leaf production, followed by a correspondent reduction in plant production of flowers and fruits and also herbivore infestation. The numbers of shelters produced in 2010 was less than 15% of that produced in the other (more rainy) years. Thus, we conclude that the studied system is very seasonal and strongly influenced by climatic conditions, mainly rainfall precipitation, that regulates plant phenology.

Whether a true ecosystem engineer is an organism that modifies the physical and biological environment generating significant changes in ecological process (Reichmann & Seabloom 2002) we can affirm that *C. achatina* may be included in this category. This leaf-roller infested individuals of *B. intermedia* independently if them being isolated or aggregate, but in the peak of its infestation (Autumn/May) greatly modified the plant architecture. Variation in plant structure, including its general aspect, shape, size and color of leaves and/or flowers, may become it more or less susceptible, or recognizable, to herbivores (Strong et al. 1984, Stowe et al. 2000). In the case of animals, Edmunds (1974) pointed out that polymorphism may be considered the best defense against natural enemies, due the fact that a specific predator will have difficult to recognize the search image of a particular prey when it

present different shapes and/or colors. In the case of *C. achatina* and *B. intermedia* we can suggest a parallel to Edmunds (1974) argument, the shrub aspect change dramatically, thus the plant may pass imperceptible to other specific or potential herbivores. It can be one of the reasons that the moth *C. achatina* was almost the unique common herbivore that we found on *B. intermedia* along three years of continuous field observation. Recently, Bächtold et al. (2013) showed to the skipper *Udranomia spitizi* (Hayward, 1942) (Lepidoptera: Hesperiiidae), whose larvae are concealed herbivores, that adults select between host plants using plants shape like a main cue.

On the other hand, ecosystem engineers like leaf-rollers and concealed herbivores may limit the incidence of sun light on leaves that are in the interior of the rolls modifying them, generally reducing its chemical defenses and becoming it more susceptible to herbivory (Dyer et al. 2007, Marquis & Lill 2010). The *C. achatina* shelters reduced the direct light incidence in the leaves inside the shelters, and despite we did not performed any chemical analysis, we observed that the interior environment was significantly less hot, what per se has the potential to produce physical, biological and chemical modifications in biological material. Indeed, the reduction of hot inside shelters is a very important microhabitat modification produced by these leaf-roller moths. In the Brazilian tropical savanna, mainly during the dry season, when the *C. achatina* is more abundant, sun light can be mortal to several species of animals, mainly arthropods (e.g. Del-Claro & Mound 1996, Yamamoto & Del-Claro 2008). In Cerrado, the temperature variation between day and night can easily reach more than 10°C each day and also the night winds can drastically reduce humidity and consequently reduce the abundance and diversity of animals in dry season (e.g. Tizo-Pedroso & Del-Claro 2007). Thus, these shelter represent an important resource to a large amount of animals, mainly arthropods, providing a safe place against climatic adverse conditions.

This study is the first one that quantified the effect of an ecosystem engineer in a tropical environment with strong influence of seasonality. As pointed out by (Reichmann & Seabloom 2002) we showed the impact of engineering on the associated community to the host plant (in this case *B. intermedia*) corroborating the expected effect suggested by these authors of engineering like a significant agent of modifications in ecological process.

Despite we investigated only the positive effect of shelter against larvae natural enemies (mostly ants and parasitoids) and temperature, it is possible to suggest that the same effect can be extended to the whole associated fauna of these shelters. The large amount of animals associated to the artificial shelters reinforce this argument. The reduction in negative impact of biotic and abiotic agents, the long time of shelters persistence in the field, the significant increase in the diversity and abundance of associated fauna to artificial shelters when compared to a model of a plain leaf, are indicators that the shelters produced by *C. achatina* indeed produce modifications in ecological process. Thus, this moth larvae may be considered true ecosystem engineers (sensu Reichmann & Seabloom 2002). Life history characteristics of this plant-herbivore interaction may have a widespread and important effect in the Brazilian tropical savanna when we record that *B. intermedia* is pervasive in this ecosystem (Lorenzi 2000, 2002). This plant is particularly common in secondary areas and during succession process (Oliveira & Marquis 2002).

Additionally, our field study experiments, showed that the shelters also provide protection to the moths against natural enemies (mainly ants and parasitoids). The benefit of shelter production is certainly extensive to other organisms that make use of shelters after moth abandon it or die. The shelters significantly increased the number of species directly or indirectly associated with the plant, by providing a less hot, dry annual safe environment. What also candidate this moth larva like an ecosystem engineer (e.g. (Reichmann & Seabloom

2002, Dyer et al. 2007), that benefits the ecosystem as a whole increasing local diversity (e.g. Marquis & Lill 2010).

5- CONCLUSION

We candidate this moth larva like an ecosystem engineer (e.g. (Reichmann & Seabloom 2002, Dyer et al. 2007), that benefits the ecosystem as a whole increasing local diversity (e.g. Marquis & Lill 2010).

6- REFERENCES

AIDE, T. M. 1988. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community. *Science* 336: 574-575.

AIDE, T. M. 1992. Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24: 532-537.

ANDRADE, I., I. R. DINIZ, and H. C. MORAIS. 1995. A lagarta de *Cerconota achatina* (Zeller)(Lepidoptera, Oecophoridae, Stenomatinae): biologia e ocorrência em plantas hospedeiras do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Zoologia* 12: 735-741.

BÄCHTOLD, A., K. DEL-CLARO, L. A. KAMINSKI, A. V. L. FREITAS, and P. S. OLIVEIRA. 2012. Natural history of an ant-plant-butterfly interaction in a Neotropical savanna. *Journal of Natural History* 46: 943-954.

BÄCHTOLD, A., D. LANGE, and K. DEL-CLARO. 2013. Influence, or the lack there of, of host phenology, architecture and climate on the occurrence of *Udranomia spitzi* (Hesperiidae: Lepidoptera). *Entomological Science*: n/a-n/a.

COLEY, P. D., and T. M. AIDE. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, New York 25: 49.

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

CRAWLEY, M. J. 1997. *Plant Ecology*. Blackwell Science. , Oxford.

CRAWLEY, M. J. 2009. Plant-Herbivore Dynamics. *Plant Ecology*, pp. 401-474. Blackwell Publishing Ltd.

CRESPI, B., and P. ABBOT. 1999. The behavioral ecology and evolution of kleptoparasitism in Australian gall thrips. . *Florida Entomologist* 82: 147-164.

CRESPI, B. J., D. A. CARMEAN, and T. W. CHAPMAN. 1997. Ecology and evolution of galling thrips and their allies. *Annual Review of Entomology* 42: 51-71.

DEL-CLARO, K., and L. A. MOUND. 1996. Phenology and description of a new species of *Liothrips* (Thysanoptera: Phlaeothripidae) from *Didymopanax* (Araliaceae) in Brazilian cerrado. *Rev. BioL Trop* 44: 193-197.

DEL-CLARO, K., and H. M. TOREZAN-SILINGARDI. 2009. Insect-plant interactions: new pathways to a better comprehension of ecological communities in Neotropical savannas. *Neotropical Entomology* 38: 159-164.

DYER, L. A., M. S. SINGER, J. T. LILL, J. O. STIREMAN, G. L. GENTRY, R. J. MARQUIS, R. E. RICKLEFS, H. F. GREENEY, D. L. WAGNER, and H. C. MORAIS. 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448: 696-699.

EDMUNDS, M. 1974. *Defence in Animals: A Survey of Anti-Predator Defences*. Longman.

GREENEY, H. F. 2009. A revised classification scheme for larval hesperiid shelters, with comments on shelter diversity in the Pyrginae. *Journal of Research on the Lepidoptera* 41.

GREENEY, H. F., and M. T. JONES. 2003. Shelter building in the Hesperidae: a classification scheme for larval shelters. *Journal of Research on the Lepidoptera* 37: 27-36.

GREENEY, H. F., and A. D. WARREN. 2011. The Natural History, Immature Stages, and Shelter Building Behavior of *Dion carmentis* (Lepidoptera: Hesperidae: Hesperinae) in Eastern Ecuador. *Annals of the Entomological Society of America* 104: 1128-1134.

GUTIERREZ, J. L., and C. G. JONES. 2006. Physical ecosystem engineers as agents of biogeochemical heterogeneity. *Bioscience* 56: 227-236.

HOCHULI, D. F. 1996. The ecology of plant/insect interactions: implications of digestive strategy for feeding by phytophagous insects. *Oikos* 75: 133-141.

HUNTER, M. D. 1992. Interactions within herbivore communities mediated by the host plant: the keystone herbivore concept. In M. D. Hunter, T. Ohgushi and P. W. Price (Eds.). *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*, pp. 287-325. . Academic Press, New York.

HUNTER, M. D., and P. W. PRICE. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73: 723-732.

IRWIN, R. E., L. S. ADLER, and A. K. BRODY. 2004. The dual role of floral traits: pollinator attraction and plant defense. *Ecology* 85: 1503-1511.

JANZEN, D. H. 1971a. Escape of *Cassia Grandis* L. Beans From Predators in Time and Space. *Ecology* 52: 964-979.

JANZEN, D. H. 1971b. Seed predation by animals. *Annual review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.

JONGSMA, M. A., and C. BOLTER. 1997. The adaptation of insects to plant protease inhibitors. *Journal of Insect Physiology* 43: 885-895.

KARBAN, R., and A. A. AGRAWAL. 2002. Herbivore offense. *Annual review of Ecology and Systematics* 33: 641-664.

KARBAN, R., and J. H. MYERS. 1989. Induced Plant-Responses to Herbivory. *Annu Rev Ecol Syst* 20: 331-348.

KORICHEVA, J., N. NYKÄNEN, and E. GIANOLI. 2004. Meta-analysis of trade-offs among plant antiherbivore defenses: are plants jacks-of-all-trades, masters of all? *The American Naturalist* 163 163: E64-75.

KORNDORFER, A. P., and K. DEL-CLARO. 2006. Ant Defense Versus Induced Defense in *Lafoensia pacari* Lythraceae, a Myrmecophilous Tree of the Brazilian Cerrado. *Biotropica* 38: 786-788.

KOVACH, W. L. 2006. Oriana: Circular Statistics for Windows, ver. 2. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, UK.

LILL, J. T., and R. J. MARQUIS. 2003. Ecosystem engineering by caterpillars increases insect herbivore diversity on white oak. *Ecology* 84: 682-690.

LILL, J. T., and R. J. MARQUIS. 2007. Microhabitat manipulation: ecosystem engineering by shelter-building insects. In K. Cuddington, J. E. Byers, W. G. Wilson and A. Hastings (Eds.). *Ecosystem Engineers: Plants to Protists*, pp. 107–138 Elsevier Science.

LORENZI, H. 2000. Weed Plants of Brazil: Terrestrial, Aquatics, Parasites, and Toxics (in Portuguese). Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa.

LORENZI, H. 2002. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, vol. 1.

LUCAS, P. W., I. M. TURNER, N. J. DOMINY, and N. YAMASHITA. 2000. Mechanical Defences to Herbivory. *Annals of Botany* 86: 913-920.

MARQUIS, R. J. 2012. Uma abordagem geral das defesas das plantas contra a ação dos herbívoros. In K. Del-Claro and H. M. Torezan-Silingardi (Eds.). *Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico evolutiva*. Technical Books, Rio de Janeiro (RJ).

MARQUIS, R. J., and J. T. LILL. 2010. Impact of plant architecture versus leaf quality on attack by leaf-tying caterpillars on five oak species. *Oecologia* 163: 203-213.

MARTINSEN, G. D., K. D. FLOATE, A. M. WALTZ, G. M. WIMP, and T. G. WHITHAM. 2000. Positive interactions between leafrollers and other arthropods enhance biodiversity on hybrid cottonwoods. *Oecologia* 123: 82-89.

MOLES, A. T., and M. WESTOBY. 2000. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? *Oikos* 90: 517-524.

MORTENSEN, B. 2013. Plant Resistance against Herbivory. *Nature Education Knowledge* 4: 5.

MURALI, K. S., and R. SUKUMAR. 1994. Reproductive phenology of a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *Journal of Ecology* 82: 759-767.

OLIVEIRA-FILHO, A. T., and J. A. RATTER. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In P. S. Oliveira and R. J. Marquis (Eds.). *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*, pp. 91-120. COLUMBIA University Press.

OLIVEIRA, P. S., and R. J. MARQUIS. 2002. *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York.

OTWAY, S. J., A. HECTOR, and J. H. LAWTON. 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal of Animal Ecology* 74: 234-240.

PRICE, P. W. 2002a. Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research* 17: 241-247.

PRICE, P. W. 2002b. Species interactions and the evolution of biodiversity. In C. M. Herrera and O. Pellmyr (Eds.). *Plant Animal Interactions: An Evolutionary Approach*, pp. 3-25. Blackwell Science, Oxford.

PRICE, P. W., R. F. DENNO, and D. EUBANKS. 2011. Insect Ecology: Behavior, Populations and Communities. Cambridge University Press.

REICHMANN, O. J., and E. W. SEABLOOM. 2002. Ecosystem engineering: a trivialized concept? Response. Trends in Ecology & Evolution 17: 308-308.

REU JR, W. F., and K. DEL-CLARO. 2005. Natural history and biology of *Chlamisus minax* Lacordaire (Chrysomelidae: Chlamisinae). Neotropical Entomology 34: 357-362.

ROHNER, C., and D. WARD. 1997. Chemical and mechanical defense against herbivory in two sympatric species of desert Acacia. Journal of Vegetation Science 8: 717-726.

SKOGSMYR, I., and T. FAGERSTRÖM. 1992. The cost of anti-herbivory defence: an evaluation of some ecological and physiological factors. Oikos 64: 451-457.

STOWE, K. A., R. J. MARQUIS, C. G. HOCHWENDER, and E. L. SIMMS. 2000. The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. Annu Rev Ecol Syst 31: 565-595.

STRONG, D. R., J. H. LAWTON, and R. SOUTHWOOD. 1984. Insects on plants: community patterns and mechanisms. Harvard University Press.

TIZO-PEDROSO, E., and K. DEL-CLARO. 2007. Cooperation in the neotropical pseudoscorpion, *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888): feeding and dispersal behavior. Insectes sociaux 54: 124-131.

TOREZAN-SILINGARDI, H. M. 2007. A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais. PhD Dissertation. USP, Ribeirão Preto.

TRAVESET, A. 1991. Pre-Dispersal Seed Predation in Central-American Acacia-Farnesiana - Factors Affecting the Abundance of Cooccurring Bruchid Beetles. Oecologia 87: 570-576.

VIEIRA, C., and G. Q. ROMERO. unpublished. Ecosystem engineers on plants: indirect facilitation of arthropod communities by leaf-rollers at different scales.

WILBY, A., M. SHACHAK, and B. BOEKEN. 2001. Integration of ecosystem engineering and trophic effects of herbivores. *Oikos* 92: 436-444.

YAMAMOTO, M., and K. DEL-CLARO. 2008. Natural history and foraging behavior of the carpenter ant *Camponotus sericeiventris* Guérin, 1838 (Formicinae, Campotonini) in the Brazilian tropical savanna. *acta ethologica* 11: 55-65.

ZAR, J. H. 2010. Biostatistical analysis. Prentice-Hall/Pearson.