

FERNANDA SGUIZZATTO DE ARAÚJO

EFEITOS *BOTTOM-UP* E *TOP-DOWN* NA REGULAÇÃO
DA ABUNDÂNCIA EM COMUNIDADES DE CUPINS
(INSECTA: ISOPTERA)

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de Doctor Scientiae.

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2010

FERNANDA SGUIZZATTO DE ARAÚJO

EFEITOS *BOTTOM-UP* E *TOP-DOWN* NA REGULAÇÃO
DA ABUNDÂNCIA EM COMUNIDADES DE CUPINS
(INSECTA: ISOPTERA)

Tese apresentada à Universidade Federal
de Viçosa, como parte das exigências do Pro-
grama de Pós-Graduação em Entomologia,
para obtenção do título de *Doctor Scientiae*

APROVADA: 19 de fevereiro de 2010.

Prof^ª. Flávia Maria da Silva
Carmo
(co-orientadora)

Prof. José Henrique Schoereder
(co-orientador)

Prof. Ronaldo Reis Junior

Prof. Eraldo Rodrigues de Lima

Og Francisco Fonseca de Souza
Orientador

À infinita bondade dos meus pais, Walmyr e Margarida,
que sempre me incentivaram a continuar.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Universidade Federal de Viçosa pela oportunidade oferecida. A coordenação do Programa de Pós-graduação em Entomologia. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo fornecimento da bolsa que permitiu a realização deste trabalho.

Ao professor Og Francisco de Souza, pela confiança, orientação e principalmente pelas críticas. Foram quatro anos de ensinamentos valiosos, obrigada!

À professora Flávia Maria e ao Professor José Henrique pelo apoio e por esclarecer minhas dúvidas.

Aos membros da banca dessa tese Ronaldo, Eraldo, José Henrique e Flávia pela atenção e sugestões.

Agradeço aos colegas do Laboratório de Entomologia: Alessandra, Ana, Andrea, Cassiano, Dani e Paulo pela amizade e ajuda nos momentos críticos! Obrigada também a Marcela, Rodrigo e Teresa pela ajuda em campo.

Um especial agradecimento a Ana, pela amizade sincera e incondicional. Por ter paciência comigo e compreender minhas dúvidas. Foi muito bom trabalharmos juntas!

Obrigada aos estagiários que ajudaram nas coletas da tese e nos experimentos: José Hilário, Eliesse, Mariana, Simone, Karina e Jobber.

Expresso meus agradecimentos ao Fernando Schmidt, pela identificação das formigas e pelos trabalhos que fizemos juntos.

Muito obrigada a Daniela, Sérgio e Brunela, meus amigos queridos que me acolheram em suas casas de braços abertos!!!

Agradeço a minha família pela força constante e ao meu querido marido Wilson Marcelo pelo amor e paciência! Muito obrigada a todos!

Enfim, agradeço a Deus e a todos que contribuíram com a minha formação e com o desenvolvimento dessa tese. Muito Obrigada!!!

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE TABELAS	ix
RESUMO	xi
ABSTRACT	xiii
1 Introdução Geral	1
1.1 Mecanismos da regulação das comunidades de cupins ao longo da sucessão florestal	4
2 <i>Bottom-up</i> effects on selection of trees by termites (Insecta: Isoptera)	8
2.1 Abstract	9
2.2 Introduction	10
2.3 Material & Methods	12
2.4 Results	15
2.5 Discussion	18
3 Efeitos <i>bottom-up</i> e <i>top-down</i> em comunidades de cupins ao longo da sucessão florestal	20
3.1 Introdução	21
3.2 Material & Métodos	25
3.2.1 Área de Estudo	25
3.2.2 Desenho Experimental	25
3.2.3 Amostragem de Cupins	26
3.2.4 Amostragem de Fatores <i>Bottom-up</i> e <i>Top-down</i>	26
3.2.5 Classificação sucessional dos fragmentos florestais	29
3.2.6 Análises estatísticas	30
3.3 Resultados	32
3.3.1 Espécies Coletadas	32
3.3.2 Variação da abundância de cupins ao longo da sucessão florestal	32
3.3.3 Efeitos <i>bottom-up</i> e <i>top-down</i> sobre a abundância de cupins	33

3.3.4	Variação de recursos e predação ao longo da sucessão florestal	33
3.4	Discussão	45
3.4.1	O que explica a variação da abundância de cupins ao longo da sucessão florestal?	45
4	Does habitat structure reduce predation risk for termites?	49
4.1	Abstract	50
4.2	Introduction	51
4.3	Material & Methods	54
4.3.1	Experimental rationale	54
4.3.2	Lab experiment	55
4.3.3	Field experiment	56
4.3.4	Statistical analyses	58
4.4	Results	61
4.5	Discussion	66
5	Conclusões	69
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	71

LISTA DE FIGURAS

	Página
1.1 Mecanismos de regulação de comunidades de cupins determinados por efeitos <i>bottom up</i> (BU) e <i>top down</i> (TD), gerados ao longo de uma sucessão florestal.	7
2.1 Relationship between the presence or absence of termite galleries and diameter of live and dead trees in forest fragment. Generalized logistic with binomial distribution of erros.	17
3.1 Hipótese para a variação da abundância de cupins ao longo da sucessão florestal. Os efeitos <i>bottom-up</i> e <i>top-down</i> se alternam descrevendo uma função em forma de sino.	24
3.2 Abundância de cupins em diferentes estágios de sucessão florestal, representados pela proporção de cobertura de dossel, ver Tabela 3.4.	41
3.3 Resposta da abundância de cupins ao aumento da biomassa de serapilheira, ver tabela Tabela 3.5	42
3.4 Variação da biomassa de serapilheira ao longo da sucessão florestal (porcentagem de cobertura do dossel), ver Tabela 3.6	43
3.5 Variação da proporção de registros de formigas potenciais predadoras de cupins sobre o registro total de formigas ao longo da sucessão florestal (porcentagem de cobertura do dossel), ver Tabela 3.6	44
4.1 Effects of litter biomass (g/cm^2) and number of ants (individuals/ cm^2) at different times of searching effort on the proportion of termites killed, in lab conditions. Times of ants searching effort: a) 15 min, b) 97.5 min and c) 180 min. See Material and Methods for details.	64

4.2	Effects of litter biomass (g/cm^2) on the mean time (min) spent until a <i>Cornitermes cumulans</i> termite worker was predated by an ant, in field quadrats demarcated within Brazilian Atlantic Rain forest remnants. Each dot represents the mean time spent to predate termites calculated upon 64 baits in each forest fragment. The mean time to predation termites is the time spent to ants predate 50% of these baits. See table 1 for the list of ants species recorded.	65
-----	--	----

LISTA DE TABELAS

	Página	
2.1	Analysis of deviance table for effects of tree diameter and condition (life or dead) on the presence or absence of termites galleries on trees.	16
2.2	Analysis of deviance table for effects of latex (presence or absence), tree diameter and tree family on the presence or absence of termites galleries on trees.	16
3.1	Descrição dos fragmentos florestais/ambientes onde foram realizadas as coletas de cupins e das variáveis ambientais relacionadas a predação e a sucessão vegetal.	31
3.2	Espécies de cupins coletadas em 7 fragmentos com diferentes estágios de sucessão florestal, Viçosa, Minas Gerais, Brasil.	34
3.3	Espécies de formigas coletadas nos 7 fragmentos com diferentes estágios de sucessão florestal, Viçosa, Minas Gerais, Brasil.	35
3.4	Análise de regressão para testar o efeito da sucessão florestal (representado pela proporção de cobertura de dossel) sobre a abundância de cupins. Para maiores detalhes veja seção Material & Métodos	39
3.5	Análises de regressão para testar os efeitos <i>bottom-up</i> da biomassa de serapilheira e da relação C/N e o efeito <i>top-down</i> proporção de formigas predadoras sobre a abundância de cupins. Para maiores detalhes veja seção Material& Métodos.	39
3.6	Análise de regressão para testar o efeito da sucessão florestal (representado pela proporção de cobertura de dossel) sobre biomassa e C/N da serapilheira, e a proporção de registros de formigas potenciais predadoras. Para maiores detalhes veja seção Material & Métodos	40

4.1	Forest fragments which were estimated the time spent to termites baits be attacked by ants. Viçosa, MG, Brazil. The regeneration time was estimated considering the year of 2008.	60
4.2	Regression analysis of the minimal adequate model showing the effect of habitat structure, number of ants searching and time of ants spent searching on the proportion of termites killed in the lab. Modeling was carried out with Binomial error corrected for overdispersion	62
4.3	Species of ants that had attacked termite baits in the field, during the autumn of 2006 and 2007, Vicosa, MG, Brazil. Trophic groups defined according to Agosti et al. (2000). The last column gives previous records of the respective ant species as a termite predator.	63

RESUMO

ARAÚJO, Fernanda S. de, D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2010. **Efeitos *bottom-up* e *top-down* na regulação da abundância em comunidades de cupins (Insecta: Isoptera).** Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza. Co-orientadores: José Henrique Schoereder e Flávia Maria da Silva Carmo.

O objetivo geral desta tese foi analisar como recursos e predação (efeitos *bottom-up* e *top-down*) regulam as comunidades de cupins, determinando os possíveis fatores moduladores dessas forças. Num primeiro momento foi avaliado como os efeitos *bottom-up*, quantidade e a qualidade do recurso, influenciam a presença de galerias de cupins em árvores. A quantidade do recurso foi estimada através do diâmetro das árvores e da condição viva ou morta, enquanto a qualidade foi medida pela presença de látex, e pela identidade taxonômica das árvores. Foi encontrado que cupins selecionam árvores com maior quantidade de recurso não sendo importante sua qualidade. A proporção de galerias de cupins foi maior em árvores grandes comparadas a árvores pequenas e em árvores mortas comparadas a vivas. Assim, pode-se supor que cupins forrageiam seletivamente e não aleatoriamente. Em um estudo posterior, além da qualidade e quantidade de recursos, o risco de predação foi avaliado em comunidades de cupins em diferentes estágios de sucessão florestal. Foi hipotetizado que a abundância de cupins é maior em níveis intermediários de sucessão florestal devido à prevalência de efeitos *bottom-up*, em estágios iniciais e de *top-down* em estágios mais avançados de sucessão. Os resultados encontrados confirmaram a hipótese do pico de abundância em níveis intermediários de sucessão, mas os mecanismos propostos para explicar esse padrão foram diferentes do previsto. Os efeitos *bottom-up* foram determinantes na variação da abundância de cupins ao longo da sucessão e não houve efeito *top-down*. A quantidade de

recurso (biomassa de serapilheira) foi determinante para cupins, diferente da qualidade (C/N da serapilheira), que não foi significativa. O acúmulo de serapilheira pode ter influenciado o comportamento de forrageamento dos cupins e com isso ter regulado sua abundância. Considerando isso, quando cupins lidam com o acúmulo de serapilheira podem ocorrer diferenças na estrutura do habitat que geram: i) refúgios para cupins e também para seus predadores e ii) impedimentos físicos que limitam tanto escape quanto a captura de presas. Esses efeitos foram evidenciados em experimentos em laboratório e em campo e comprovaram que o risco de predação de cupins foi menor em habitats mais estruturados (maior quantidade de serapilheira/m²) mas, as formigas conseguiram contornar isso quando seu esforço de busca foi aumentado. Assim, o presente trabalho demonstra o papel dos efeitos *bottom-up* e *top-down* na regulação das comunidades de cupins e conclui que os efeitos *bottom-up* podem ser mais importantes do que os efeitos *top-down*.

ABSTRACT

ARAÚJO, Fernanda S. de, D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2010. *Bottom-up and top-down effects regulating abundance in termites communities (Insecta: Isoptera)*. Adviser: Og Francisco Fonseca de Souza. Co-advisers: José Henrique Schoerder and Flávia Maria da Silva Carmo.

The general objective of this thesis was to analyze how resources and predation (*bottom-up* and *top-down*) regulate the communities of termites, determining the possible factors modulating these forces. Initially, it was rated as the bottom-up effects, quantity and quality of the resource influence the presence of galleries of termites on trees. The amount of the resource was estimated by the diameter of the trees and their condition (dead or alive). The quality of trees was measured by the presence of latex, and taxonomical identity. It was found that termites selected trees with more amount of resources not being important tree's quality. The proportion of galleries of termites was more frequently in large trees compared to small trees and more frequently in dead trees compared to live ones. Thus, it can assume that termites are foraging selectively and not randomly. In a later study, besides the quality and quantity of resources, predation risk was assessed in communities of termites in different stages of forest succession. It was hypothesized that the abundance of termites is higher in intermediate levels of forest succession due to the prevalence of *bottom-up* effects in early stages and *top-down* in later stages of succession. The results confirmed the hypothesis of peak abundance at intermediate levels of succession, but not exactly as expected. The mechanisms proposed to explain the pattern was different. The *bottom-up* effects were instrumental in the change of termites throughout the succession and there was no *top-down* effect. The amount

of resource (biomass of litter) was important for termites, but quality (C / N of litter) did not affect termites. Accumulated litter can have affected the foraging behavior of termites and therefore having regulate the abundance of them. Besides, when termites dealing with litter accumulation may occur differences in habitat structure that generates: i) refuge for termites and to their predators and ii) physical impairments that limit both escape as the capture of prey. These effects were seen in laboratory and field experiments and proved that the risk of predation of termites was lower in more structured habitat (serapilheira/m²), but the ants were able to get around when their search effort was increased. Thus, this study demonstrates the role of *bottom-up* and *top-down* effects in the regulation of termite communities, and concludes that *bottom-up* effects can be more important than *top-down*.

Capítulo 1

Introdução Geral

Populações e comunidades de organismos são influenciados por inúmeros fatores abióticos e bióticos. Clima, nutrientes, distúrbios ambientais, inimigos naturais, simbiose, competição, qualidade e quantidade de recursos estão entre as muitas forças que determinam mudanças nas populações e na estrutura das comunidades. Medir o poder relativo dessas forças e suas interações é um desafio na busca dos padrões de distribuição e diversidade de animais e plantas na natureza (Hunter & Price, 1992). Dentre essas forças, recursos e predação se destacam formando a base e o topo das regulações das teias tróficas. Assim, *Bottom-up* - ou, efeitos de base - consistem na regulação dos componentes da teia alimentar pelo nível trófico primário ou pela limitação de nutrientes. Por outro lado, *top-down* - efeitos de topo - correspondem ao controle dos níveis tróficos mais baixos pelos mais altos (predadores) *sensu* (Pace et al., 1999).

O papel desses processos em sistemas terrestres tem sido tópico de grande debate na literatura ecológica (Schmitz et al., 1999; Shurin et al., 2002; Boyer et al., 2003) e estudos recentes têm sugerido a ação conjunta dos mesmos na regulação de comunidades (Forkner & Hunter, 2000; Moran & Scheidler, 2002). Em ambientes terrestres, por exemplo, o aumento

na diversidade de plantas leva ao aumento na diversidade de herbívoros por permitir que alguns consumidores se especializem em determinadas espécies hospedeiras (Siemann et al., 1998). Por sua vez, o aumento na diversidade de herbívoros pode resultar em maior diversidade de predadores, gerando assim um efeito em cascata (Hunter & Price, 1992).

Variações nas comunidades de plantas também podem alterar a estrutura física de um ambiente, com conseqüências diretas na distribuição e interação entre espécies (Lawton, 1983). Sendo assim, a heterogeneidade estrutural da vegetação pode aumentar a diversidade dos níveis tróficos mais altos (Dennis et al., 1998), e isto se daria porque: (i) comunidades de plantas arquiteturalmente mais complexas apresentam maior zonação vertical ou horizontal permitindo assim a especialização de microhabitat por oferecerem vários microsítios para ovoposição, hibernação e abrigo (hipótese da especialização de microhábitats, Lawton (1983)); (ii) a estrutura da vegetação muda a eficiência de diferentes estratégias de caça e conseqüentemente, predadores grandes podem ser mais eficientes em vegetação esparsa (hipótese da eficiência de caça, Morse (1980)); (iii) a estrutura da vegetação afeta a vulnerabilidade de espécies de presas que têm mais chance de escapar de inimigos naturais em vegetação densa (hipótese do espaço livre de inimigo, Price et al. (1980); Lawton (1983); Provencher & Vickery (1988)).

Desta forma, a sucessão florestal constitui um excelente modelo para estudos dos efeitos de base e topo na regulação de comunidades animais. No entanto, a maioria dos estudos focam a comunidade de herbívoros e seus predadores, dando pouca atenção à comunidade de detritívoros, como os cupins, e seus respectivos predadores. Os cupins (Insecta: Isoptera) são macroartrópodes detritívoros, com alta abundância e diversidade em ecossistemas tropicais (Eggleton et al., 1996, 1999; Eggleton, 2000) que

apresentam hábito críptico e subterrâneo, forrageando sob a proteção de túneis. No entanto, estes insetos tornam-se vulneráveis ao ataque de predadores quando se expõem na superfície do solo ou na serapilheira para consumo de seus recursos de origem celulósica (Korb & Linsenmair, 2002).

Assim, considerando que comunidades de cupins podem ser regulados por efeitos de base e de topo o objetivo geral desta tese foi analisar como recursos e predação (*bottom-up* e *top-down*) regulam as comunidades de cupins, determinando os possíveis fatores moduladores dessas forças.

Esta tese foi dividida em 5 capítulos, sendo este o capítulo 1. Os capítulos subsequentes são artigos desenvolvidos a partir de uma série de hipóteses (Fig. 1.1). O capítulo 2 consiste no artigo *Bottom-up effects on selection of trees by termites* que mostra como a quantidade e a qualidade do recurso influenciam a presença de galerias de cupins em árvores. O capítulo 3 apresenta o artigo *Forças bottom-up e top-down na regulação de comunidades de cupins*. Esse artigo testa a hipótese de que a abundância de cupins atinge um pico em níveis intermediários de sucessão florestal, considerando a alternância de fatores de base e de topo. O próximo capítulo (4), avalia como a estrutura do habitat interfere nas relações predador presa, apresentando o artigo *Does habitat structure reduce predation risk for termites?* Por fim, o capítulo 5 traz uma conclusão geral, sintetizando os principais resultados.

A seção seguinte explica o fluxograma de hipóteses desta tese.

1.1 Mecanismos da regulação das comunidades de cupins ao longo da sucessão florestal

O avanço da sucessão florestal pode ocasionar aumento, diminuição ou manutenção da abundância de cupins. Essas três possibilidades estão direta ou indiretamente ligadas a diversos mecanismos decorrentes da sucessão florestal que atuam nas forças *bottom up* e *top down* e que podem regular a abundância das comunidades de cupins, como demonstrado na figura Fig. 1.1.

Com o avanço da sucessão florestal espera-se que ocorra no mínimo duas situações: i) aumento da biomassa de plantas e ii) aumento da variedade química das plantas. À medida que há aumento da biomassa de plantas em um ambiente, seja em número ou em tamanho, as chances dos cupins encontrarem esse recurso se tornam maiores, diminuindo o gasto energético do forrageamento. Nesse momento, o fato de ter recursos em abundância implica numa força *bottom-up* que favorece o aumento do número de indivíduos, minimizando interações negativas, ocasionando aumento da abundância local de cupins. Se o aumento do número de indivíduos, favorecer predadores, por exemplo, *top-down* pode prevalecer, fazendo com que haja perda de indivíduos o que poderia levar a diminuição da abundância local de cupins. No entanto, se cupins adotarem estratégias para reduzir essa predação, as forças *bottom-up* e *top-down* podem se equilibrar e assim, ter efeito na manutenção da abundância local.

Outro possível efeito do aumento da biomassa de plantas, é o aumento de microhabitats diferentes. Nesta situação, há favorecimento de competidores e predadores potenciais para os cupins. Quando esse aumento de novos habitats se configura em um aumento da predação de cupins há dois possíveis caminhos: i) *top down* prevalece e há diminuição da abundância,

ou há um equilíbrio das forças e a abundância se mantêm, como já descrito acima.

O aumento da diversidade de espécies de plantas com a sucessão está diretamente relacionado a diversidade da serapilheira que é depositada no solo. Essa serapilheira, que são os resíduos das espécies presentes na floresta, apresenta diversa composição química podendo influenciar a palatabilidade e a digestibilidade da fauna do solo (Tian et al., 1993; Swift et al., 1979). A variação desses compostos pode favorecer determinadas guildas ao longo da sucessão florestal, já que, cupins se alimentam ao longo de um gradiente de humificação (Donovan et al., 2001). Assim, os efeitos *bottom up* estariam atuando, aumentando o número de indivíduos, podendo ocorrer aumento, diminuição ou manutenção da abundância, como já explicitado na seção anterior.

Ao longo da sucessão florestal a qualidade da serapilheira tende a diminuir, maiores relações C/N, C/P e lignina/celulose contribuem efetivamente com isso (Gorham et al., 1979; Melillo et al., 1982). Assim, há diminuição da digestibilidade da serapilheira ao longo da sucessão, o que pode ocasionar dois efeitos iniciais possíveis: i) perda de indivíduos por escassez de nutrientes limitantes e redução da abundância, gerados por forças *bottom up* e ii) acúmulo de serapilheira devido a menor taxa de decomposição (Facelli & Carson, 1991; Didham, 1998). Esse acúmulo, gerado por essas condições, por sua vez, pode favorecer os cupins por aumentar a chance de encontrar o recurso, seguindo as rotas já apresentadas para o aumento de biomassa, ou por disponibilizar mais refúgios. Mais locais para se esconder pode gerar efeitos antagônicos, beneficiando tanto presas quanto predadores. Características do predador, como táticas de emboscada e da presa, como velocidade de escape, determinam o *fitness* dos indivíduos em diferen-

tes habitats. Se mais refúgios favorecer cupins então espera-se que haja um equilíbrio entre *bottom up* e *top down* o que poderia resultar na manutenção da abundância local. Entretanto, se esses refúgios representarem mais locais onde as formigas têm seu forrageamento maximizado pode haver um aumento das forças *top down*, com conseqüente diminuição da abundância de cupins.

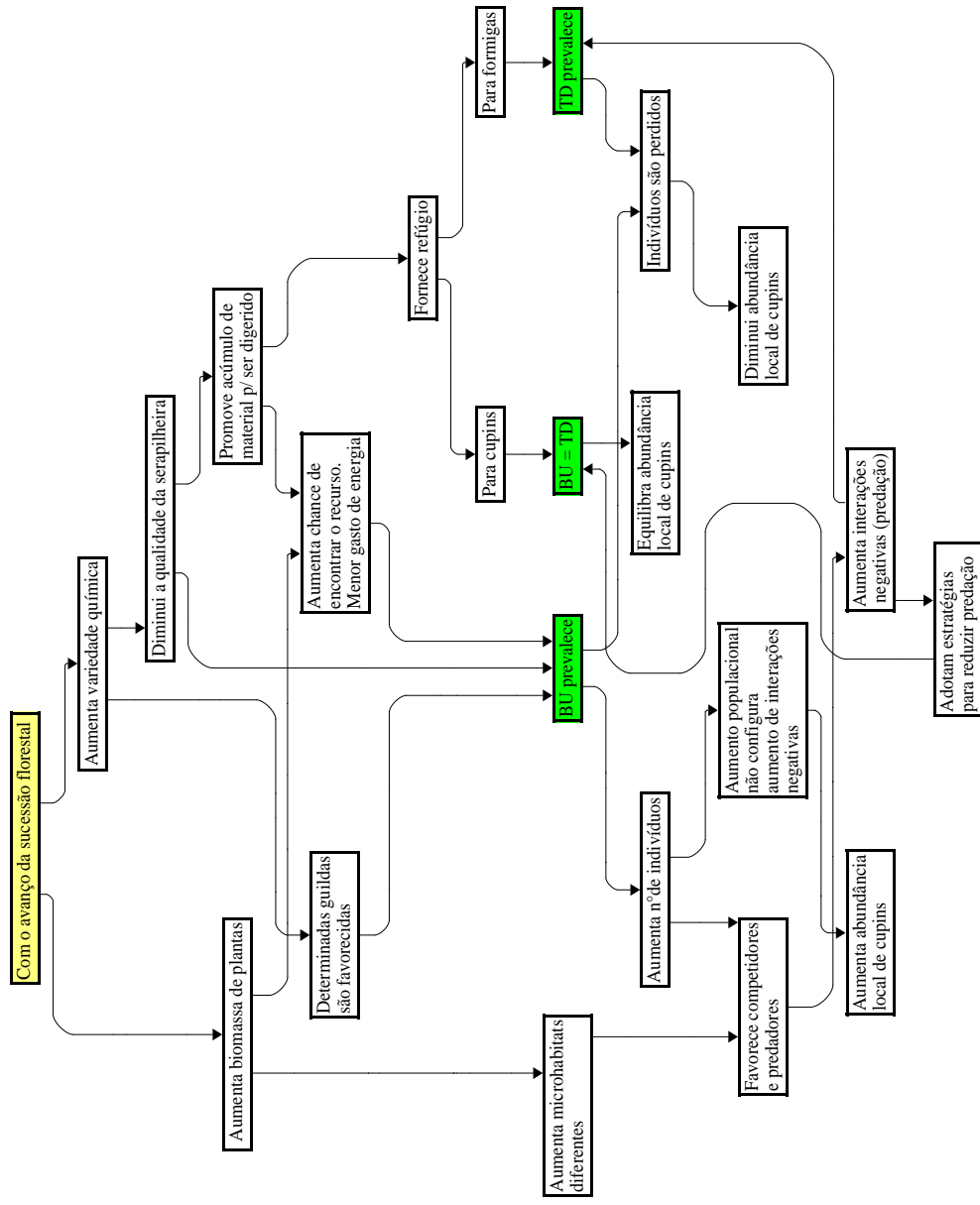


Figura 1.1: Mecanismos de regulação de comunidades de cupins determinados por efeitos *bottom up* (BU) e *top down* (TD), gerados ao longo de uma sucessão florestal.

Capítulo **2**

Bottom-up effects on selection of
trees by termites (Insecta: Isoptera)

Fernanda Sguizzatto de Araújo, Ana Paula Albano Araújo, Wilson
Marcelo da Silva Junior, João Augusto Alves Meira Neto & Og DeSouza

Sociobiology, vol 55, n° 3, 2010

2.1 Abstract

Several factors may limit the use of resources by animals, however, little is known about the mechanisms responsible for the use of trees by termites. In this study, we analyzed by logistic regression, specifically the prediction that termites would tend to occupy trees based on their (i) potential amount of available resource and (ii) chemical traits. Termite galleries were more frequently found on large as opposed to small trees and dead as opposed to living ones. The occurrence of galleries of termites on trees was not affected neither by the presence of latex nor by taxonomical features. We conclude that the presence of termite's galleries on trees could be determined more by resource availability than resource quality being discarded random foraging. **Key words:** termite's gallery, foraging, resource quantity, resource quality.

2.2 Introduction

The abundance of resources has long been recognized as an important factor limiting resource selection and use by insects. Bigger plants, as opposed to smaller ones, are prone to be more frequently selected by insects because such plants offer more feeding sites. Besides, these plants are also more apparent in space, and that eases their encounter by herbivores (Lawton, 1983; Strong et al., 1984). In addition, insects may also be affected by resource quality: herbivores tend to prefer fast growing plants with low contents of carbon defence (e.g. secondary compounds) (Grime et al., 1996; Schädler et al., 2003).

Such bottom up effects, however, are poorly known for detritivore insects in general and termites in particular. Evidence points that termites would suffer the same sort of limitations as other insects. The speed upon which termites occupy cellulosic baits in the field was shown to be heavily dependent upon the size of such baits (DeSouza et al., 2009). Accordingly, Evans et al. (2005) has shown that termites are able to evaluate the size of wooden blocks in the lab, choosing to feed on the larger ones. Such results appear to validate the inference that termites can be affected by resource quantity. Resource quality may also affect termites. As shown by Grace (1997); Naga & Clement (1990) and many others therein cited, several plant species present constitutive chemical deterrents to termites. Among such deterrents, terpenes (which are normally found in plant latex) (Gershenson & Croteau, 1991) play significant roles (Scheffrahn, 1991).

Trees are important sources of food and nesting sites for termites (Gonçalves et al., 2005; Leponce et al., 1997; Jones & Gathrone-Hardy, 1995). Cellulose, the main food item for termites, is abundant on trees, either in the form of wood and leaf litter, or as dead bark. Trees may also provide sites where to attach nests and places for the accumulation of 'suspended soil' (that is, litter accumulated in the bifurcations of branches and stems). Therefore, it is not surprising that a significant number of termite species would use trees, either as nesting or as foraging sites. In spite of that, the determinants of tree exploitation by termites remain largely unknown.

With all this in mind, we inspected the determinants of tree exploitation by termites, testing the hypothesis that bottom-up effects play important roles on such an exploitation. Specifically, we tested the prediction that termites would tend to occupy trees based on their (i) potential amount of available resource and (ii) chemical traits. If foragers or nesters promptly occupy the first tree they find, regardless the quantity/quality of resource it bears, larger trees (as opposed to smaller ones) would be more frequently occupied simply because such trees are more apparent in space. In addition, no difference should be found in termite occupation patterns among trees presenting distinct chemical traits. This would stand as our null hypotheses for the effects of resource amount and chemical traits on tree occupation by termites. Alternatively, if resource amount dictates tree occupation by termites, among same-sized trees, those presenting more potential resources would be more frequently occupied. Similarly, if termite occupation is chemically mediated, termite presence patterns should differ on trees (i) from different botanical families - because they present distinct chemical profiles, and (ii) presenting obvious chemical defences (such as latex).

2.3 Material & Methods

Study area

The study was carried out in the municipality of Conceição da Barra (18°2' 39" S, 39°52' 18" W; altitude 60m above sea level) in the State of Espírito Santo, Southeastern Brazil. The climate is humid tropical, annual mean precipitation of 1400mm and annual mean temperature of 23 °C. The area sampled consists of a fragment (190 ha) of the Atlantic Forest with advanced successional stage.

Experimental procedure

Field observations aimed to check how frequently termites would be found on trees presenting distinct (i) amounts of potential resources and (ii) chemical profiles.

To do so, we recorded the presence of termite galleries on all trees (1207 individual plants) within 0.5 ha of the forest fragment. Resource amounts were estimated by two variables, namely, tree size (diameter at breast height, DBH) and tree condition (dead or alive). The use of these two estimators was needed to distinguish between two traits associated to tree size: conspicuousness and amount of resource offer. That is, while larger trees (i.e., having larger DBH) are more apparent in space, they also present larger amounts of potential feeding resources. Therefore, simple correlations between termites and tree's DBH could not conclusively be blamed on either

tree conspicuousness or resource offer. However, because most termites feed on dead plant material, a dead tree presents more potential feeding resources than a living tree, as long as they both are of similar size. Hence, by combining both variables (size and condition) in a single analysis of covariance, it is possible to check whether termites would 'prefer' dead trees over similar-sized live ones. In doing so, we can disentangle the effects of resource amount from those of conspicuousness of the tree, on termite patterns of tree occupation. This would allow to infer the extent at which termite presence on large trees depended on the amount of resource there existent or it was simply a product of random encounter of a conspicuous tree. Resource quality was also accessed by two x-vars: latex presence in tree's cambium and taxonomical affiliation of the tree, both taken as surrogates for potential deterrents of termite use of wood. Latex directly expresses chemical deterrence because it is known to hold terpenes (among other chemicals: (Esau, 1965; Gershenzon & Croteau, 1991)), and terpenes are known to deter termites (Scheffrahn, 1991). In addition, latex is easily detected in living trees in the field simply by piercing the tree trunk to expose its cambium. Other instances of tree quality for termites would include presence of other deterring chemicals and the taxonomical affiliation would stand as a gross measure of these. That is, trees from a given taxonomy would share similar traits which are prone to affect termite preference to them.

Analyses

Statistical analyses inspected the effects of resource quantity and quality on tree selection by termites, by means of Generalized Linear Modelling performed under R (R Development Core Team, 2009) with Binomial errors corrected for overdispersion when necessary. Residual analyses

confirmed the choice of error distribution and the suitability of the modelling equation.

Analyses proceeded in two steps, both of them using logistic regressions where the presence of termite galleries on a tree was taken as a surrogate for tree selection, and entered the models as a qualitative binomial y-var (0 = absence, 1 = presence). First, we inspected the effects of tree size on termite occupation, distinguishing tree's conspicuousness from resource offer, as described above. Explanatory variables included tree's diameter (surrogate for tree size), tree condition ("dead" or "alive"), and the interaction of both. Such analysis used all 1207 trees found in the forest fragment.

The second analytical step consisted of inspecting the relevance of resource quality on tree occupation by termites. To do so, we performed a logistic regression on tree occupation by termites (the y-var described above), including as explanatory variables the presence of latex in the tree, the tree's diameter and the interaction between such variables and also the botanical family of the trees. The diameter of the tree entered the model to avoid statistical significance due to resource quantity to be spuriously attached to the variables representing resource quality. The dead trees were removed from the dataset because we can not determine in the field whether they had latex or not, nor determine their taxonomical identity. Besides the dead trees, we removed from the analysis, trees that had not established their taxonomic identity. Such analysis was conducted in 1130 living trees.

2.4 Results

A total of 1207 trees were sampled, which comprised 181 species and 42 families. The presence of latex was observed in 264 trees (21.9%) and a total of 40 (3.31%) trees were dead.

Termite's galleries were recorded on 109 arboreal individuals (9.03%), belonging to 26 families. All galleries found in trees were typical of *Nasutitermes* sp. The galleries were soft and crumbly presenting a mixture of sand, feces and bark. In fact, some *Nasutitermes* sp. soldiers were found in some galleries.

Overall, there was a trend for higher incidence of termite galleries with increasing diameter of the trees. The presence of galleries was also affected by the condition of the trees (Table 2.1). More galleries in dead trees were observed than in living trees (Fig. 2.1).

Moreover, the presence of latex, the interaction between latex and diameter, and the family of the trees did not affect the presence of galleries in the trees (Table 2.2).

Tabela 2.1: Analysis of deviance table for effects of tree diameter and condition (life or dead) on the presence or absence of termites galleries on trees.

Source	Df	Deviance	$P(> \chi^2)$
diameter	1	22.64	1.95×10^{-6}
tree condition	1	9.91	1.64×10^{-3}
diameter:tree condition	1	0.60	0.44
error	1204	33.14	
total	1207		

Tabela 2.2: Analysis of deviance table for effects of latex (presence or absence), tree diameter and tree family on the presence or absence of termites galleries on trees.

Source	Df	Deviance	$P(> \chi^2)$
latex	1	0.06	0.80
diameter	1	15.90	6.67×10^{-5}
family	41	42.05	0.42
latex:diameter	1	0.40	0.53
error	1086	58.42	
total	1130		

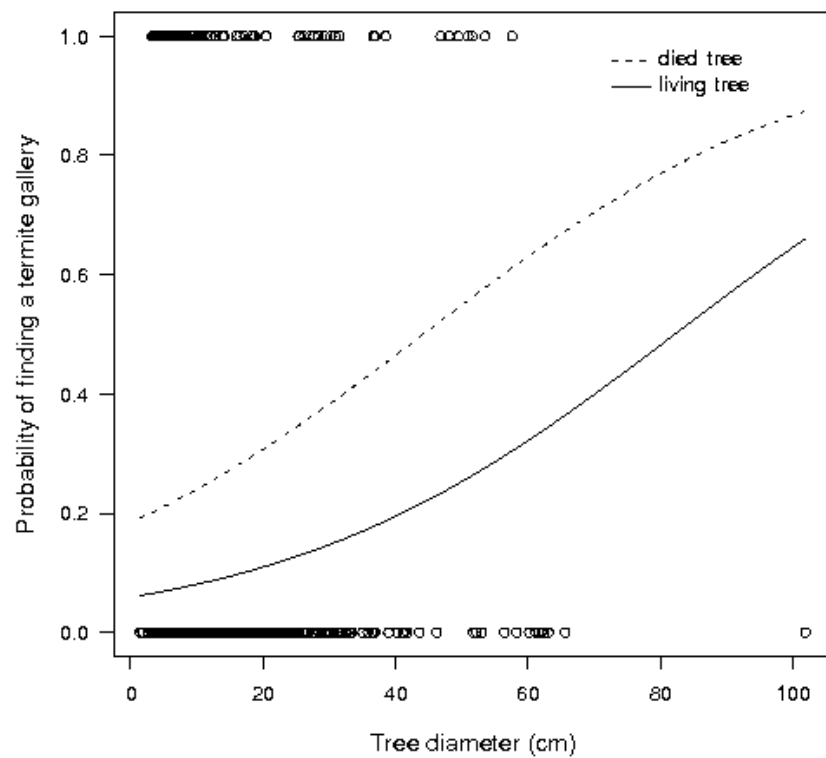


Figura 2.1: Relationship between the presence or absence of termite galleries and diameter of live and dead trees in forest fragment. Generalized logistic with binomial distribution of erros.

2.5 Discussion

Termite galleries were more frequently found on large as opposed to small trees and dead as opposed to living ones (Fig. 2.1). This seems to indicate that termite occupation of trees depends on the amount of resource there existent not being simply a product of random encounter of a conspicuous tree.

The mechanisms that determine selection of large trees by termites are not entirely known. Although there is no consensus about such mechanisms, there are several lines of evidence suggesting that these insects are selective feeders (Miura & Matsumoto, 1998; Hedlund & Henderson, 1999; Arab & Costa-Leonardo, 2005; Gallagher & Jones, 2005). In the search and recognition of resources in lab experiments, termites were able to discriminate the amount of resources through signs of acoustic vibration (Evans et al., 2005). To do so, they provoked vibration upon potential resources and preferred large ones, apparently by evaluating their dimensions using acoustic clues. If termites are able to probe and choose larger resources in the lab, it may be that they use the same strategy in the field, evaluating the size of the tree, and opting for the larger ones. The positive effect of tree size on termite foraging was also described by Gonçalves et al. (2005), who found more activity of arboreal termites on trees with large diameters and more branches. Additionally, Gillison et al. (2003), comparing different tropical forest types, found more termite abundance and richness associated with trees presenting bigger basal area. A plausible explanation for the selection

of larger trees may be associated with large resource abundance and variety (wood, moss, lichen) provided by such trees (Jones & Gathrone-Hardy, 1995; Gonçalves et al., 2005). Besides, selection towards more suitable resource has also been observed on termite nesting (Shellman-Reeve, 1994; Lima et al., 2006).

Contrarily to what was expected, neither latex content nor taxonomical identity of trees presented any effect on the probability of finding galleries on a tree. This does not conform with previous studies which have shown that termites tend to avoid resources chemically defended (Smythe & Carter, 1970; Behr et al., 1972). As reviewed by Verma et al. (2009) several botanical extracts may act as arrestants, repellents and feeding deterrents to these insects. Unlike these studies, performed mostly in the laboratory and from the active isolated, we evaluated concentrations naturally present in the trees directly in the field. This may have contributed to our acceptance of the null hypothesis that chemical traits would not affect tree occupation by termites.

Our results may shed some light on part of the mechanisms responsible for the tree/resource exploitation by termites. The quantity of resource was an important factor for selection, independent of taxonomic identity and the presence of latex. We conclude that the presence of termite's galleries on trees could be determined more by resource availability than resource quality. Besides we rule out the possibility of termites selecting large trees merely because they are easier to be encountered by a random foraging.

Capítulo 3

Efeitos *bottom-up* e *top-down* em comunidades de cupins ao longo da sucessão florestal

3.1 Introdução

O papel dos efeitos *bottom-up* (recursos) e *top-down* (predação) em sistemas terrestres tem sido tópico de grande debate na literatura ecológica (Schmitz et al., 1999; Shurin et al., 2002; Boyer et al., 2003) e alguns estudos têm sugerido a ação conjunta dos mesmos na estruturação de comunidades (Forkner & Hunter, 2000; Moran & Scheidler, 2002). Uma vez que esses efeitos podem variar no espaço e no tempo, o avanço da sucessão florestal pode ser um sistema ideal para analisar o papel deles na estruturação de comunidades. A sucessão florestal representa ampla variação na diversidade de plantas e na estrutura do ambiente, o que acarreta grandes mudanças na diversidade de decompositores, herbívoros e predadores.

As interações entre plantas, herbívoros, e predadores estão intimamente ligadas à ação dos detritívoros. Os detritívoros afetam a quantidade e a qualidade da produção primária através da decomposição da matéria orgânica e ciclagem de nutrientes garantindo suporte aos consumidores (herbívoros+predadores) (Wardle et al., 2004). Assim, conhecer como os detritívoros são afetados por forças acima e abaixo do seu nível trófico torna-se essencial para considerações a respeito da regulação de suas comunidades.

Os cupins são um dos mais abundantes e diversos macroartrópodes detritívoros em ecossistemas tropicais (Eggleton et al., 1999), sendo muito susceptíveis a alterações na comunidade vegetal, tanto aquelas de origem natural (p.ex., sucessão vegetal) quanto as alterações antropogênicas (Eggleton & Homathevi, 1997; Eggleton et al., 1996). Além de estarem sujei-

tos a tais efeitos, tipicamente *bottom-up*, as comunidades de cupins também são reguladas por efeitos *top-down*: mesmo sob a proteção de túneis estes insetos tornam-se vulneráveis ao ataque de predadores quando se expõem na superfície do solo ou na serapilheira durante o forrageamento (Korb & Linsenmair, 2002).

Dentre vários predadores presentes na serapilheira de florestas as formigas são consideradas os principais predadores de cupins ((Lepage, 1981); (Abe & Darlington, 1985)).

Assim, neste trabalho considera-se que cupins estariam sob efeitos de recursos potenciais da serapilheira e também sob efeitos de predação pelas formigas. Considerando isso, o objetivo deste estudo foi testar a hipótese de que:

A abundância de cupins atinge um pico em níveis intermediários de sucessão florestal devido a alternância dos efeitos *bottom-up* e *top-down* ao longo da sucessão. Em estágios iniciais da sucessão prevalecem os efeitos *bottom-up* enquanto que em estágios mais avançados, os efeitos *top-down* têm mais importância, como demonstrado na Fig. 3.1

Baseamos nossa hipótese nos seguintes fatos: a medida que avança a sucessão florestal (i) há acúmulo da quantidade de biomassa vegetal depositada na superfície do solo,(Gorham et al., 1979; Facelli & Carson, 1991; Didham, 1998; Kraus et al., 2003) e (ii) aumento da heterogeneidade estrutural do ambiente, devido ao acúmulo de itens diferentes (Murdoch et al., 1972; Dennis et al., 1998), o que possibilita o aumento a estruturação espacial da serapilheira e da comunidade de macroinvertebrados (Yankelevich et al., 2006).

Tais observações, somadas ao fato de que cupins usam diver-

sificados estágios da matéria orgânica, alimentando-se de matéria vegetal viva até matéria orgânica humificada do solo (Bignell & Eggleton, 1995) nos levam as seguintes previsões a partir de nossa hipótese geral:

- Em estágios iniciais de sucessão há baixa abundância de cupins devido à menor quantidade/qualidade de recursos disponíveis. Isto implica, também, que deve haver menor quantidade e variedade de predadores de cupins (especialmente formigas). Assim, neste estágio, a comunidade de cupins estaria sob efeitos de base (i.e., *bottom-up*).
- Em estágios intermediários de sucessão há maior heterogeneidade estrutural e maior qualidade de recursos para cupins (menor C/N na serapilheira), aumentando sua abundância, o que implica em um consequente aumento de formigas predadoras (*bottom-up = top-down*).
- A partir do estágio intermediário de sucessão, com o aumento de formigas predadoras, começa a diminuir a abundância de cupins, de forma a caracterizar um predomínio dos efeitos de topo (*top-down*). Além disso, a biomassa de serapilheira tende a estabilizar-se, e as taxas de decomposição tendem a diminuir (Didham, 1998), devido à menor qualidade da serapilheira, gerando acúmulo.

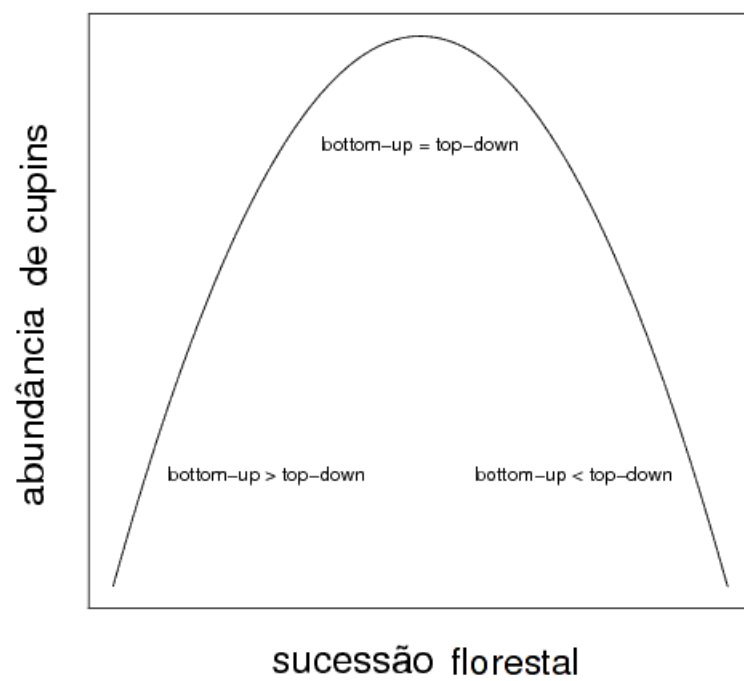


Figura 3.1: Hipótese para a variação da abundância de cupins ao longo da sucessão florestal. Os efeitos *bottom-up* e *top-down* se alternam descrevendo uma função em forma de sino.

3.2 Material & Métodos

3.2.1 Área de Estudo

O estudo foi realizado em fragmentos florestais do Município de Viçosa, na Zona da Mata de Minas Gerais, cuja vegetação nativa é classificada como Floresta Estacional Semidecidual Montana pertencente ao bioma Mata Atlântica. Originalmente, a vegetação da região formava um contínuo florestal, que foi drasticamente alterada com o desenvolvimento de atividades agrosilvopastoris e a expansão de núcleos urbanos. Atualmente a paisagem é dominada por pastagens e áreas de cultivos, restando esparsos remanescentes com elementos de floresta primária, e uma expressiva quantidade de fragmentos de floresta secundária em diferentes idades de regeneração. Dentre estes, foram escolhidos sete fragmentos independentes, que apresentam diferentes idades de sucessão florestal (Tabela 3.1). Uma análise preliminar revelou ausência de correlação entre a área do fragmento e a sua idade estimada através de entrevistas ($P = 0.2505$; 6 *g.l.*), de forma que não há risco de confundimento dos efeitos área e idade.

3.2.2 Desenho Experimental

Em cada um dos fragmentos foi feito um transecto de 100 x 2m, dentro do qual foram marcadas 10 parcelas de 5 (comprimento) x 2m (largura), mantendo-se uma distância fixa de 5m entre as parcelas. Em cada parcela foram feitas medidas da disponibilidade de recursos e do nú-

mero de encontros por espécies. Desta forma, amostrou-se uma área de 100m²/transecto.

3.2.3 Amostragem de Cupins

A coleta de cupins em cada parcela foi realizada por um amostrador durante 1h. Os cupins foram coletados através de coleta manual utilizando-se pinças entomológicas, vasculhando-se: a serapilheira, galhos e troncos caídos, abaixo das cascas de árvores, em galerias sobre troncos de árvores vivas ou mortas, na superfície e em buracos feitos no solo (cerca de 10 cm de diâmetro × 15cm profundidade). As amostras de cupins foram rotuladas e preservadas em álcool 80%. Posteriormente, estas amostras foram identificadas de acordo com Mathews (1977); Constantino (1999) e através da comparação com amostras da seção de Isoptera do Museu de Entomologia da Universidade Federal de Viçosa (MEUV), onde o material foi depositado. Da identificação, obteve-se o número de espécies e a abundância de cupins por parcela. A abundância equivale ao número de registros por espécies em cada parcela (*sensu* Davies et al. (2003)) e o somatório disso foi efetuado para cada mata.

3.2.4 Amostragem de Fatores *Bottom-up* e *Top-down*

Bottom-up

Os fatores *bottom-up* atuando sobre as comunidades de cupins foram considerados como sendo a quantidade de serapilheira no solo das matas e sua relação C/N. A serapilheira contém celulose, que é o principal alimento de cupins e é facilmente digerido por eles (Slaytor, 2000). Para contrabalancear o carbono ingerido com a celulose, esses insetos podem eliminar o excesso ou consumir seletivamente alimentos mais ricos em

nitrogênio (Higashi et al., 1990). Desta forma, a quantidade de serapilheira e a sua qualidade medida através da relação C/N podem representar importantes fontes de recurso para cupins e por isso foram consideradas nesse trabalho.

A amostragem de serapilheira foi feita no centro de cada parcela dos transectos, em quadrado de 0,5 x 0,5m, de onde foi retirado todo o material vegetal depositado nesta área. As amostras de serapilheira foram previamente limpas para retirada de partículas de solo, posteriormente secas em estufa (70 °C por 72h) e pesadas para quantificação de sua biomassa. Estas amostras foram então enviadas para análise química a fim de medir o teor de carbono e nitrogênio no Departamento de solos da UFV. Para cada mata foram calculadas as médias da biomassa de serapilheira e da razão C/N das 10 parcelas.

Top-down

A proporção de registros de formigas potencialmente predadoras de cupins (número de registros de formigas potencialmente predadoras/ número total de registros de formigas) foi considerada como o fator *top-down* atuando sobre a comunidade de cupins ao longo da sucessão florestal. Para isso foram feitas coletas de formigas nas mesmas parcelas que os cupins, quatro dias antes da coleta destes últimos. Com isso, evitou-se alterações na estimativa das formigas em função do distúrbio que é tipicamente causado pela coleta de cupins. Estes dados foram disponibilizados pelo Laboratório de Ecologia de Comunidades da UFV Schmidt (2008). As coletas foram realizadas em três microhabitats (hipógeo, epígeo e arborícola), em cada fragmento, através da instalação de armadilhas do tipo *pitfall* com iscas de sardinha e mel dispostas no campo por 48 horas. As armadilhas

foram confeccionadas com o mesmo tipo de frasco, porém devido às particularidades de cada microhabitat passaram por modificações a fim de manter a mesma eficiência de coleta. As armadilhas do microhabitat hipogéico tiveram a boca fechada com tampa, porém na lateral foram feitos furos para permitir o acesso dos espécimes de formigas para o interior da armadilha. Já os frascos utilizados como armadilhas nos microhabitats epigéicos e arborícolas consistiram no modelo padrão de armadilhas do tipo pitfall. As armadilhas do microhabitat hipogéico foram enterradas a uma profundidade de 20cm; as do microhabitat epigéico foram instaladas na superfície do solo de forma a manter a boca do frasco no nível da superfície; e por fim, as arborícolas foram fixadas nas árvores a uma altura de 1,30m. As formigas foram identificadas em genero através de chaves de identificação de Bolton (1994) e Palacio & Fernández (2003) com a classificação de subfamília de Bolton (2003). A identificação das espécies foi efetuada de acordo com a coleção referência de Formicidae do Laboratório de Ecologia de Comunidades da UFV, onde as espécies testemunhas foram depositadas, e por chaves taxonômicas disponíveis em Agosti & Johnson (2007). A classificação do hábito alimentar das formigas foi estabelecida segundo Andersen (2000) e Brandão et al. (2009).

A proporção de registros de formigas potencialmente predadoras de cupins utilizada nesse trabalho foi feita considerando-se os dados totais das coletas realizadas nos três microhabitats (arborícola, epigéico e hipogéico). Um registro equivaleu à presença de determinada espécie de formiga nas armadilhas. Assim, cada vez que determinada espécie apareceu numa armadilha do transecto, foi contabilizado um novo registro. As formigas potencialmente predadoras de cupins foram consideradas como as espécies que possuem hábito predatório assim como as de hábito generalista.

Desta forma, o registro de formigas potencialmente predadoras correspondeu ao número de vezes em que tais espécies de formigas (predadoras e generalistas) foram encontradas nas armadilhas dos diferentes microhábitats (arborícola, epigéico e hipogéico) ao longo dos transectos (=10 parcelas). Já o número total de registros de formigas foi estimado através do somatório total dos registros de todas as espécies de formigas amostradas em cada transecto (=10 parcelas).

3.2.5 Classificação sucessional dos fragmentos florestais

Como medida de sucessão florestal foi utilizada a proporção de cobertura do dossel. Essa medida indica a quantidade de luz que passa através das copas das árvores até um ponto fixo no chão (Jennings et al., 1999). Diferenças nessa quantidade de luz que passa pelo dossel proporcionam diferenças no micro-habitat interno das florestas, afetando o crescimento e desenvolvimento de plântulas, determinando a composição florística, afetando os processos de decomposição da matéria orgânica, dentre outros (Jennings et al., 1999). De forma geral, a estrutura do dossel muda com o desenvolvimento da floresta (Oliver, 1981; Van Pelt & Nadkarni, 2004) e porções da floresta com idade sucessional mais avançada apresentam dossel mais fechado (= maior cobertura) (Harper, 1989).

Para estimativa da cobertura do dossel, nas 10 parcelas de cada fragmento, foi tirada uma fotografia do dossel a partir do nível do solo utilizando-se uma lente *olho de peixe* com abertura de 180°C. As fotografias foram analisadas com o programa *Gap Light Analyzer (GLA)* (Frazer et al., 1999) a fim de estimar a porcentagem de cobertura do dossel. Para cada mata foi feita a média da cobertura do dossel medida em cada uma das 10 parcelas.

3.2.6 Análises estatísticas

Para testar a hipótese geral explicitada na Figura 3.1 foram realizadas três etapas de análises.

i) Cupins X Sucessão Florestal

Com o objetivo de testar se cupins atingem um pico de abundância em níveis intermediários de sucessão florestal foi criado um modelo quadrático explícito para a variável resposta abundância de cupins. A variável explanatória foi a média da porcentagem de cobertura do dossel em cada mata. Nessa análise foi utilizado distribuição de erros Poisson.

ii) Cupins X *Bottom-up* e *Top-down*

A ocorrência do padrão previsto na Figura 3.1, por si só, não garante que seus mecanismos geradores envolvam a alternância dos efeitos de base e de topo, conforme nossa hipótese estabelece. Na verdade, é necessário observar-se concomitantemente à curva da Figura 3.1, uma alteração das correlações consumidor/recurso que denunciam a predominância de um dos mecanismos de controle. Correlações positivas indicariam um forte efeito *bottom-up*, correlações negativas indicariam um forte efeito *top-down*, enquanto que a ausência de correlações denunciariam a existência de ligações tróficas fracas.

Pensando nisso foram feitas análises de regressão linear para testar os efeitos *bottom-up* e *top-down* na abundância de cupins. Foi construído um modelo para cada uma das variáveis explanatórias: biomassa de serapilheira, C/N da serapilheira e proporção de registros de potenciais predadoras. A abundância de cupins foi a variável resposta, para cada uma delas. Nessas análises foi utilizada distribuição de erros Poisson.

iii) *Bottom-up* e *Top-down* X Sucessão Florestal

As predições de que a quantidade de recursos aumenta ao longo da sucessão florestal, a qualidade diminui, e de que a predação ganha mais força no final da sucessão foram testadas separadamente. Para cada uma das variáveis respostas: biomassa de serapilheira, C/N da serapilheira e proporção de registros de potenciais predadoras foram criados modelos de regressões simples tendo com variável explanatória a cobertura de dossel.

Todas as análises foram feitas utilizando modelagem linear generalizada (GLM) no programa R (R Development Core Team, 2009). Em todos os casos foram feitas análises de resíduos, para se confirmar a adequabilidade dos modelos testados.

Tabela 3.1: Descrição dos fragmentos florestais/ambientes onde foram realizadas as coletas de cupins e das variáveis ambientais relacionadas a predação e a sucessão vegetal.

Ambiente/Fragmento	Local	Regeneração (anos)	Área (ha)
Mata do Coluni	Campus UFV	7	9,28
Mata Sítio Palmital	Viçosa	15 a 20	8,20
Mata Chaves I	Viçosa	30	9,30
Mata Garagem	Campus UFV	40	55,49
Mata Chaves II	Viçosa	50 a 60	8,31
Mata da Biologia	Campus UFV	80	92
Mata Nico	Viçosa	120	34,27

3.3 Resultados

3.3.1 Espécies Coletadas

Foram coletadas 741 amostras e 30 espécies de cupins, todas da família Termitidae, representados pelas subfamílias Apicotermitinae, Nasutitermitinae, Syntermitinae e Termitinae (Tabela 3.2).

Nos três microhábitas (arborícola, epígeo e hipógeo), foram amostrados 77 espécies de formigas pertencentes a nove subfamílias (Tabela 3.3.4). As formigas potencialmente predadoras corresponderam a 83% (generalistas = 59,7% e predadoras = 23,3%), o restante (16,8%) compreendeu consumidoras de fungo, predadoras de colembola e/ou consumidoras de polen, segundo Agosti et al. (2000).

3.3.2 Variação da abundância de cupins ao longo da sucessão florestal

A abundância de cupins atingiu um pico em níveis intermediários de sucessão florestal Tabela 3.4 e Fig. 3.2 como previsto pela nossa hipótese. Cupins foram menos abundantes no início e no final da sucessão, e mais abundantes em níveis intermediários da sucessão.

3.3.3 Efeitos *bottom-up* e *top-down* sobre a abundância de cupins

Cupins foram afetados pela quantidade de serapilheira mas não pela qualidade (C/N) (Tabela 3.5). Além disso, a abundância de cupins não variou com a proporção de registros de formigas predadoras (Tabela 3.5). A abundância de cupins apresentou um pico em níveis intermediários de biomassa de serapilheira, e conseqüentemente baixa abundância de cupins foi verificada nos níveis extremos de quantidade de recursos (Fig. 3.3).

3.3.4 Variação de recursos e predação ao longo da sucessão florestal

A biomassa de serapilheira e a proporção de registros de formigas potencialmente predadoras apresentaram uma relação positiva com a sucessão florestal (Tabela 3.6, Fig. 3.4 e Fig. 3.5). A relação C/N da serapilheira não variou com a sucessão (Tabela 3.6). Desta forma, as predições de que a quantidade de recurso e de predadores aumentariam ao longo da sucessão foram corroboradas, no entanto a qualidade do recurso permaneceu sem variação significativa, não diminuindo ao longo da sucessão, como esperado.

Tabela 3.2: Espécies de cupins coletadas em 7 fragmentos com diferentes estágios de sucessão florestal, Viçosa, Minas Gerais, Brasil.

Subfamília	Espécies ou morfoespécies
Apicotermitinae	<i>Anoplotermes</i> sp.1
	<i>Anoplotermes</i> sp.2
	<i>Anoplotermes</i> sp.3
	<i>Anoplotermes</i> sp.4
	<i>Anoplotermes</i> sp.5
	<i>Anoplotermes</i> sp.6
	<i>Anoplotermes</i> sp.7
	<i>Anoplotermes</i> sp.8
	<i>Aparatermes abbreviatus</i> (Silvestri)
	<i>Grigiotermes</i> sp.
	<i>Ruptitermes</i> sp.
	<i>Ruptitermes silvestrii</i> (Emerson)
	<i>Ruptitermes xanthochiton</i> Mathews
Nasutitermitinae	<i>Atlantitermes osborni</i> (Emerson)
	<i>Embiratermes cf. festivellus</i>
	<i>Diversitermes castaniceps</i> (Holmgren)
	<i>Nasutitermes jaraguae</i> (Holmgren)
	<i>Nasutitermes rotundatus</i> (Holmgren)
	<i>Nasutitermes</i> sp.1
	<i>Subulitermes</i> sp.
Syntermitinae	<i>Armitermes</i> sp.
	<i>Cornitermes cumulans</i> (Kollar)
	<i>Cyrrillitermes cupim</i> Fontes
	<i>Labiatermes</i> sp.
	<i>Procornitermes lespesii</i> (Mueller)
Termitinae	<i>Syntermes dirus</i> (Burmeister)
	<i>Dentispicotermes cupiporanga</i> Bandeira & Cancelo
	<i>Dihoplotermes inusitatus</i> Araujo
	<i>Neocapritermes opacus</i> (Hagen)
	<i>Termes cf. medioculatus</i> sp.
TOTAL	31

Tabela 3.3: Espécies de formigas coletadas nos 7 fragmentos com diferentes estágios de sucessão florestal, Viçosa, Minas Gerais, Brasil.

Subfamília/Espécies	Hábito
Cerapachyinae	
<i>Acanthosticus laticornis</i> Forel, 1908	predadora de cupins
Dolichoderinae	
<i>Dolichoderus lutosus</i> Smith, 1858	generalista
<i>Linepithema aztecoides</i> Wild, 2007	generalista
<i>Linepithema iniquum</i> (Mayr 1870)	generalista
<i>Linepithema leucomelas</i> (Emery, 1894)	generalista
Ecitoninae	
<i>Labidus mars</i> Forel, 1912	predadora
<i>Labidus praedator</i> (Smith, 1858)	predadora
Ectatominae	
<i>Ectatomma edentatum</i> Roger, 1863	predadora
<i>Ectatoma permagnum</i> Forel, 1908	predadora
<i>Gnamptogenys striatula</i> Mayr, 1883	predadora
Formicinae	
<i>Brachymyrmex pr. longicornis</i> Forel, 1907	generalista
<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	generalista
<i>Camponotus (Camponotus) agrae</i> (Smith, 1858)	generalista
<i>Camponotus (Myrmotherix) atriceps</i> (Smith, 1858)	generalista
<i>Camponotus (Myrmotherix) cingulatus</i> Mayr, 1862	generalista
<i>Camponotus (Myrmobrachys) crassus</i> Mayr, 1862	generalista
<i>Camponotus (Tanaemyrmex) lespesii</i> Forel, 1886	generalista

Continua na próxima página

Tabela 3.3: Continuação

Subfamília/Espécies	Hábito
<i>Camponotus (Tanaemyrmex) melanoticus</i> Emery, 1894	generalista
<i>Camponotus (Myrmaphaenus) novogranadensis</i> Mayr, 1870	generalista
<i>Camponotus (Myrmothrix) rufipes</i> (Fabricius, 1775)	generalista
<i>Camponotus (Myrmepomis) sericeiventris</i> (Guérin, 1838)	generalista
Heteroponerinae	
<i>Heteroponera mayri</i> Kempf, 1962	predadora
Myrmicinae	
<i>Acromyrmex subterraneus</i> (Forel, 1893)	cultivadora de fungo
<i>Acromyrmex niger</i> (Smith, 1858)	cultivadora de fungo
<i>Apterostigma serratum</i> Lattke, 1997	cultivadora de fungo
<i>Atta sexdens rubropilosa</i> Forel, 1908	cultivadora de fungo
<i>Carebara urichi</i> (Wheeler, 1922)	generalista
<i>Carebara gr. lignata</i> sp.	generalista
<i>Cephalotes atratus</i> (Linnaeus, 1758)	consumidora de pólen
<i>Cephalotes pusillus</i> (Klug, 1824)	consumidora de pólen
<i>Crematogaster pr. stolli</i> (Forel, 1885)	generalista
<i>Crematogaster longispina</i> Mayr, 1870	generalista
<i>Crematogaster torosa</i> Mayr 1870	generalista
<i>Cyphomyrmex transversus</i> Emery, 1884	cultivadora de fungo
<i>Hylomyrma balzani</i> (Emery, 1894)	generalista
<i>Megalomyrmex goeldii</i> Forel, 1912	generalista
<i>Myrmicocrypta</i> sp. A	cultivadora de fungo
<i>Mycetarotes parallelus</i> (Emery, 1905)	cultivadora de fungo

Continua na próxima página

Tabela 3.3: Continuação

Subfamília/Espécies	Hábito
<i>Mycocephurus smithii</i> Forel, 1893	cultivadora de fungo
<i>Octostruma simoni</i> (Emery, 1890)	predadora
<i>Pheidole gertrudae</i> Forel, 1886	generalista
<i>Pheidole</i> sp. A	generalista
<i>Pheidole</i> sp. B	generalista
<i>Pheidole</i> sp. C	generalista
<i>Pheidole</i> sp. D	generalista
<i>Pheidole</i> gr. <i>flavens</i> sp. E	generalista
<i>Pheidole</i> sp. F	generalista
<i>Pheidole</i> sp. G	generalista
<i>Pheidole</i> sp. H	generalista
<i>Pheidole</i> sp. J	generalista
<i>Pheidole</i> sp. L	generalista
<i>Pheidole</i> sp. N	generalista
<i>Pyramica denticulata</i> (Mayr, 1887)	sem classificação
<i>Rogeria micromma</i> Kempf, 1961	generalista
<i>Sericomyrmex</i> sp. A	cultivadora de fungo
<i>Solenopsis saevissima</i> (Smith)	generalista
<i>Solenopsis</i> gr. <i>geminata</i> sp. A	generalista
<i>Solenopsis</i> sp. B	generalista
<i>Solenopsis</i> sp. C	generalista
<i>Solenopsis</i> sp. E	generalista
<i>Solenopsis</i> sp. F	generalista

Continua na próxima página

Tabela 3.3: Continuação

Subfamília/Espécies	Hábito
<i>Solenopsis</i> sp. G	generalista
<i>Solenopsis</i> sp. H	generalista
<i>Solenopsis</i> sp. M	generalista
<i>Strumigenys elongata</i> Roger, 1863	predadora de Colembola
<i>Trachymyrmex atlanticus</i> Mayhé-Nunes Brandão, 2007	cultivadora de fungo
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863)	generalista
Ponerinae	
<i>Anochetus neglectus</i> (Emery, 1894)	predadora
<i>Leptogenys</i> sp. 1	predadora
<i>Odontomachus chelifer</i> (Latreille, 1802)	predadora
<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)	predadora
<i>Pachycondyla lenis</i> (Kempf, 1962)	predadora
<i>Pachycondyla striata</i> (Smith 1858)	predadora
<i>Pachycondyla venusta</i> Forel, 1912	predadora
<i>Simopelta minima</i> Brandão, 1989	predadora
Pseudomyrmecinae	
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804)	predadora
TOTAL	77

Tabela 3.4: Análise de regressão para testar o efeito da sucessão florestal (representado pela proporção de cobertura de dossel) sobre a abundância de cupins. Para maiores detalhes veja seção Material & Métodos

Fonte de variação	gl	Deviância	P(> χ^2)
<i>y = Abundância de cupins</i>			
Cobertura de dossel	1	1.199	0.51
(Cobertura de dossel) ²	1	35.530	0.0003387
Error	5	36.729	
Total	7		

Tabela 3.5: Análises de regressão para testar os efeitos *bottom-up* da biomassa de serapilheira e da relação C/N e o efeito *top-down* proporção de formigas predadoras sobre a abundância de cupins. Para maiores detalhes veja seção Material& Métodos.

Fonte de variação	gl	Deviância	P(> χ^2)
<i>y = Abundância de cupins</i>			
Biomassa de serapilheira	1	0.169	0.866
(Biomassa de serapilheira) ²	1	23.641	0.047
Error	5	23,81	
Total	7		
C/N da serapilheira	1	11.908	0.200
Error	6		
Total	7		
Proporção de formigas predadoras	1	13.443	0.172
Error	6		
Total	7		

Tabela 3.6: Análise de regressão para testar o efeito da sucessão florestal (representado pela proporção de cobertura de dossel) sobre biomassa e C/N da serapilheira, e a proporção de registros de formigas potenciais predadoras. Para maiores detalhes veja seção Material & Métodos

Fonte de variação	gl	Deviância	P
<i>y = Biomassa de serapilheira</i>			
Cobertura de dossel	1	0.01657	0.007435
Error	5		
Total	7		
<i>y = C/N da serapilheira</i>			
Cobertura de dossel	1	36.918	0.227
Error	5		
Total	7		
Fonte de variação	gl	Deviância	$P(> \chi^2)$
<i>y = Proporção de formigas predadoras</i>			
Cobertura de dossel	1	4.4388	0.0437
Error	6		
Total	7		

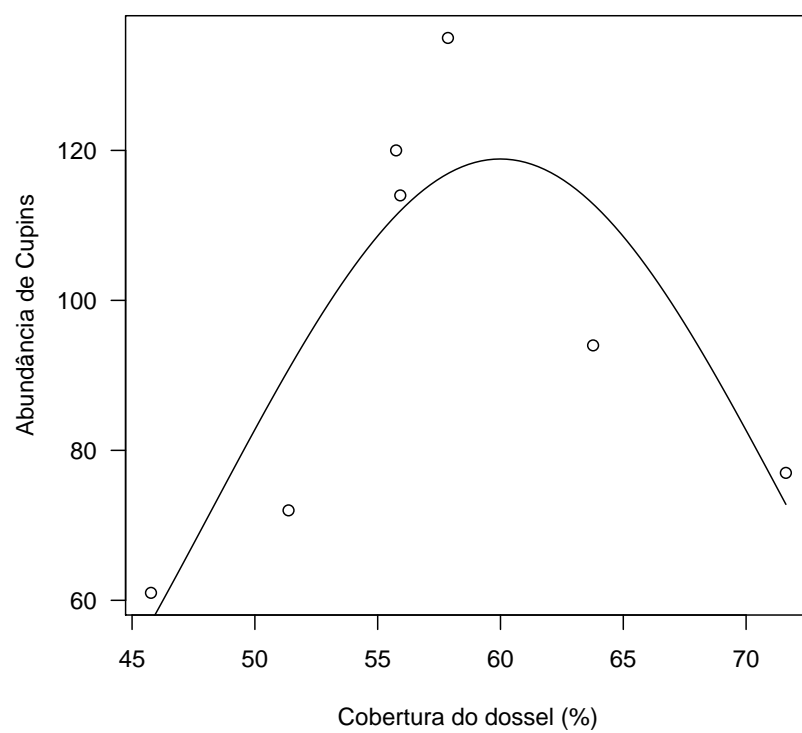


Figura 3.2: Abundância de cupins em diferentes estágios de sucessão florestal, representados pela proporção de cobertura de dossel, ver Tabela 3.4.

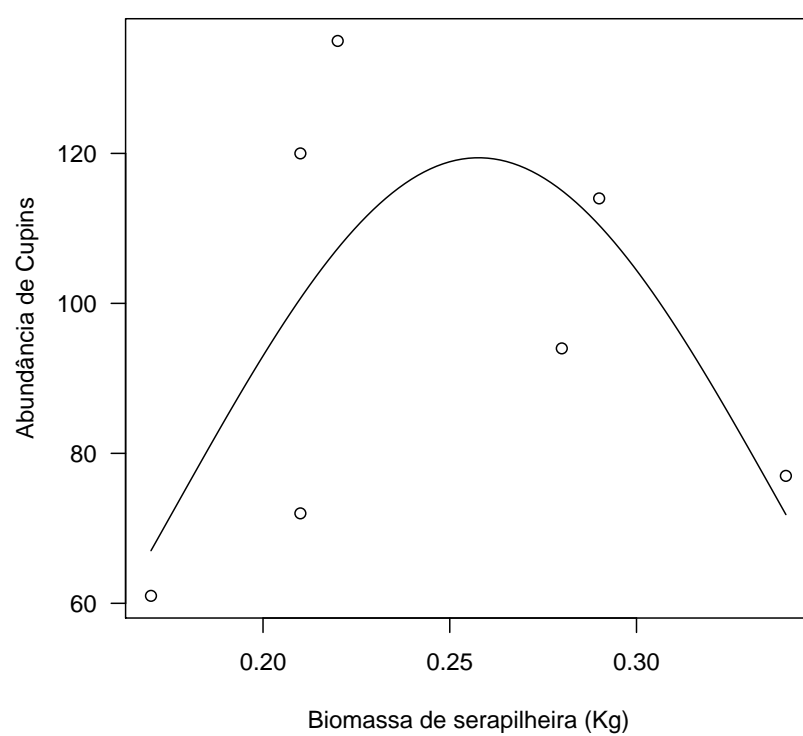


Figura 3.3: Resposta da abundância de cupins ao aumento da biomassa de serapilheira, ver tabela Tabela 3.5

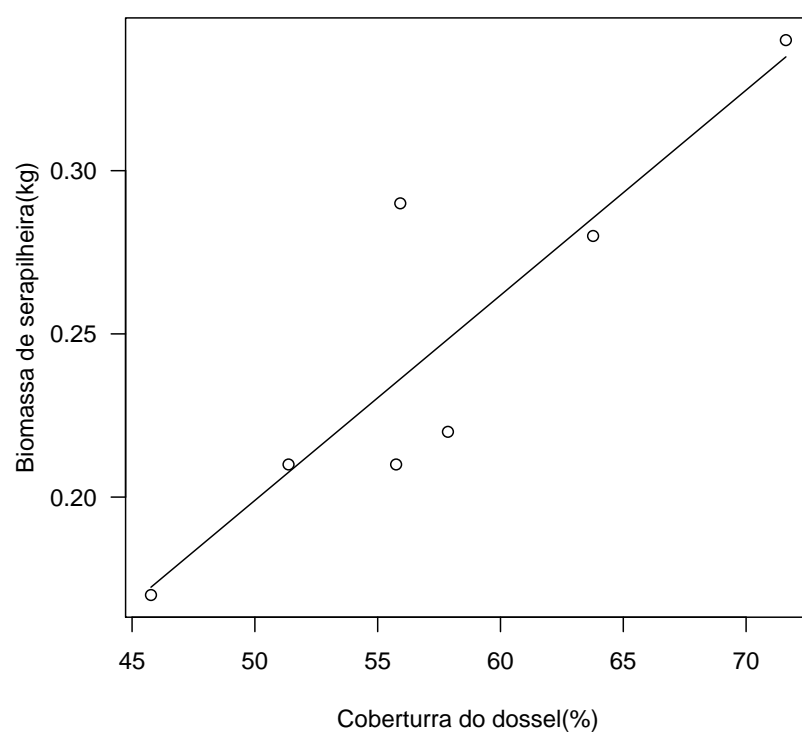


Figura 3.4: Variação da biomassa de serapilheira ao longo da sucessão florestal (porcentagem de cobertura do dossel), ver Tabela 3.6

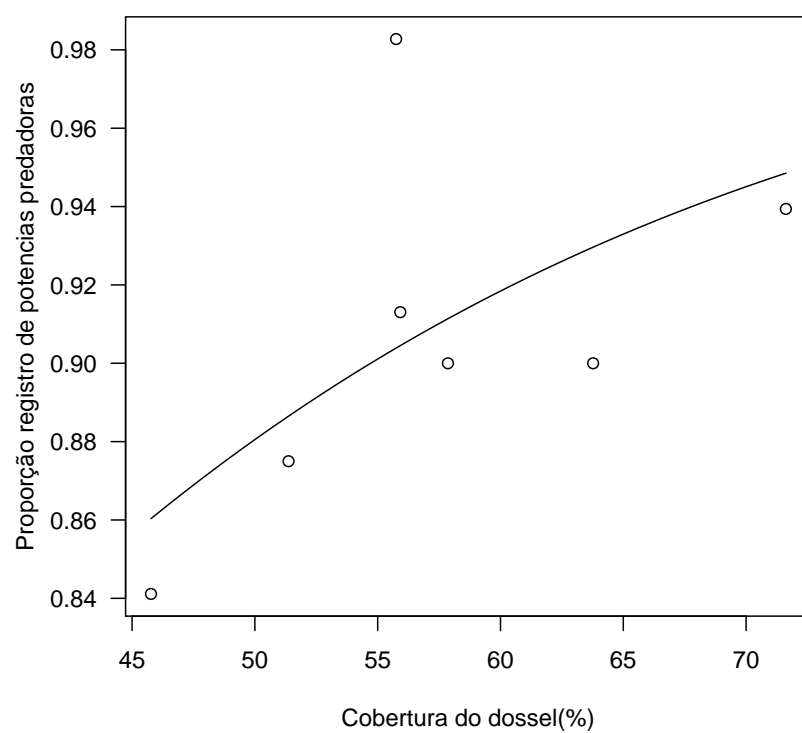


Figura 3.5: Variação da proporção de registros de formigas potenciais predadoras de cupins sobre o registro total de formigas ao longo da sucessão florestal (porcentagem de cobertura do dossel), ver Tabela 3.6

3.4 Discussão

A hipótese de que a abundância de cupins atingiria um pico em níveis intermediários de sucessão florestal foi confirmada nesse trabalho (Fig. 3.2). Entretanto, os mecanismos propostos para explicar esse resultado não se ajustaram integralmente às nossas previsões: eram esperadas correlações positivas entre cupins e recurso (*bottom-up*) no início da sucessão e correlações negativas entre cupins e formigas (*top-down*) no final da sucessão. Por outro lado, o que encontramos foi um pico de abundância de cupins em níveis intermediários de biomassa de serapilheira, ou seja, o fator *bottom-up* (quantidade de serapilheira) afetou cupim não só positivamente como também negativamente (Fig. 3.3). Já o fator *top-down* analisado (quantidade de formigas predadoras) não impactou negativamente a abundância de cupins. Assim, a hipótese se confirma, mas os mecanismos para explicá-la não se ajustam ao proposto. Portanto, como podemos esclarecer o padrão encontrado (Fig. 3.2)?

3.4.1 O que explica a variação da abundância de cupins ao longo da sucessão florestal?

Nossos resultados sugerem que o efeito *bottom-up* pode ser responsável tanto pelo aumento como pela diminuição de cupins ao longo da sucessão. No início da sucessão florestal o efeito positivo da biomassa da serapilheira sobre a abundância de cupins poderia explicar a fase ascen-

dente da curva. A fase descendente pode ter ocorrido pelo efeito *bottom-up* negativo observado entre a biomassa de serapilheira e a abundância de cupins. O aumento da abundância de organismos por efeitos *bottom-up* são comuns na literatura (Shurin et al., 2002; Frederiksen et al., 2006). Por outro lado, os efeitos negativos da disponibilidade de recursos e energia sobre a abundância de organismos não são tão comuns (MittelbachSteiner2001). Especialmente para cupins, Araújo et al. (2007) encontraram correlações negativas entre a abundância e riqueza de cupins e a biomassa de serapilheira, corroborando nossos resultados. Esses autores hipotetizaram que a relação negativa encontrada poderia ser explicada por três fatores: i) diminuição paralela de outro recurso essencial, por exemplo, aumento em quantidade da serapilheira diminuiria a qualidade; ii) por aumento de predadores e iii) por retração da área de forrageamento, limitando a detecção amostral. Essa última, foi objeto de estudo e posteriormente comprovada por Araújo et al. (dados não publicados). Esses autores encontraram que em locais com alta disponibilidade de recursos, cupins poderiam utilizar áreas de forrageamento menores. Isso pode acontecer porque uma vez que possuem recursos suficientes no entorno de seus ninhos, os cupins não necessitam caminhar grandes distâncias para adquirir a energia de que necessitam. Neste trabalho, os dois primeiros fatores propostos por Araújo et al. (2007) parecem não ocorrer. A diminuição da abundância de cupins com o aumento da serapilheira não pôde ser atribuído a reduções paralelas na qualidade deste recurso. Além disso, a razão C/N não variou ao longo da sucessão. Portanto, a diminuição paralela de C/N provavelmente não foi a responsável pela diminuição de cupins em níveis avançados de sucessão. A predação de cupins por formigas também pode ser descartada como a responsável pela diminuição de cupins observada neste trabalho, pois formigas predadoras não causaram a

diminuição da abundância de cupins como havíamos previsto.

Assim, parece que a hipótese da retração da área de forrageamento de Araújo et al. (2007) se encaixa para explicar os resultados obtidos nesse trabalho. O aumento da biomassa de serapilheira em níveis intermediários de sucessão pode ter provocado uma diminuição aparente da abundância de cupins provavelmente por afetar as estratégias de forrageamento desses insetos. Dessa forma, em locais com alta abundância de recursos as chances de amostrar cupins são reduzidas, causando a falsa impressão de haver baixa abundância de cupins nestes locais. Padrões semelhantes de retração de área de forrageamento são encontrados em diferentes taxa. Estudos indicam que decompositores (Tuck & Hassal, 2004) e vertebrados de grande porte (McLoughlin et al., 2000) caminham menos quando a quantidade de recursos aumenta, diminuindo com isso a extensão de suas áreas de uso.

A retração da área de forrageamento hipotetizada neste estudo pode ter ocorrido não só pelo acúmulo de recurso, mas também pela detecção do risco de predação local. Apesar de cupins não terem respondido ao risco de predação (Tabela 3.5), o aumento da proporção de predadores ao longo da sucessão (Fig. 3.5) pode ter influenciado o comportamento de forrageamento dos cupins. De acordo com Korb & Linsenmair (2002) cupins parecem avaliar a pressão de predação em relação a disponibilidade de alimentos ajustando a exploração de um ambiente baseado nos custos e benefícios que este oferece. Comparando savanas (ambiente pobre em recursos) e floresta de galerias (ambiente rico em recursos) esses autores argumentaram que o custo da procura por locais de menor predação superava o custo da exploração de outro local em ambientes ricos em recursos.

Adicionalmente, a estrutura de habitat criada pela serapilheira pode ter provocado mudanças no comportamento de forrageamento

dos cupins. A estrutura do habitat é reconhecida como modificadora da dinâmica de sistemas tanto aquáticos quanto terrestres (Persson et al., 1996; Diehl, 1992). Especificamente, a estrutura gerada pelo acúmulo de plantas muda as interações predador-presa em diferentes ambientes e taxa (Crowder & Cooper, 1982; Farji-Brener et al., 2004). Considerando isso, quando cupins lidam com o acúmulo de serapilheira pode ocorrer diferenças na estrutura do habitat que geram: i) refúgios para cupins e também para seus predadores e ii) impedimentos físicos que limitam tanto escape quanto a captura de presas. Esses efeitos foram evidenciados por Araújo et al. (Cap.4 desta tese). De acordo com esses autores, o risco de predação de cupins foi menor em habitats mais estruturados (maior quantidade de serapilheira/m²) mas, as formigas conseguiram contornar isso quando seu esforço de busca foi aumentado.

Os resultados encontrados nesse trabalho, no sistema serapilheira-cupim-formiga, estão em concordância com as predições encontradas na literatura de que os efeitos *top-down* em ambientes terrestres são mais difíceis de serem detectados do que em ambientes aquáticos (Shurin et al., 2002) e ainda de que forças *bottom-up* dominam em comunidades de decompositores no solo (Wardle, 1992; Gallardo & Schlesinger, 1994; Scheu & Shaefer, 1998).

Concluindo, nossos resultados sugerem que efeitos *bottom-up* são determinantes na regulação da em comunidades de cupins ao longo da sucessão florestal, gerando tanto efeitos positivos quanto negativos sobre a sua abundância. Desta forma, estudos englobando o papel da serapilheira nessas relações são ainda necessários para um melhor entendimento desse sistema.

Capítulo **4**

Does habitat structure reduce
predation risk for termites?

Fernanda Sguizzatto de Araújo, Ana Paula A. Araújo,
Fernando A. Schmidt & Og DeSouza

4.1 Abstract

Increments in physical structuring of the habitat are predicted to affect the performance of organisms obscuring outcome of competitor-competitor or predator-prey relationships. Aiming to shed light on this scenario, field and lab experiments were carried out to test the hypothesis that termites success to escape ant predation is favoured by increased habitat structure, but ants can circumvent this, increasing their searching effort. In the lab, the number of termites killed by ants, in arenas containing varying amounts of litter, tested via multiple regression the prediction that the proportion of termites killed is a compromise between the amount of litter accumulated on the floor and the searching effort by ants. In field, linear regression tested the prediction that predation efficiency would increase with litter amount. Living termites were kept immobilized, by gluing them onto toothpick tips. The time spent until ants predated such termites was recorded in forest fragments with known amounts of litter. Results allow the conclusion that whether or not more structured habitats would impair ant predation on termites will depend on the balance between the number of available refuges and the searching effort by the predator.

Key words: predator-prey relationships, physical structuring of the habitat, predatory ants.

4.2 Introduction

The physical structure of the environment can modulate the intensity of interspecific interactions, affecting population and community structure and dynamics, as previously demonstrated for a wide set of organisms ranging from invertebrates (Sanders et al., 2008), to birds (MacArthur & MacArthur, 1961), mammals (August, 1983) and fishes (Almany, 2004). It is reasoned that environments presenting higher horizontal and/or vertical diversity of components would present more potential niches than structurally simpler environments, easing individual and hence species coexistence (Holt, 1987; Bell et al., 1991). Apart from the increment in potential living space and discrete resources, habitats more structured could also favour species coexistence by reducing interindividual encounters between competitors or between predators and prey (Murdoch & Oaten, 1999). That is, habitat structure limit individual mobility and/or enhance refuge, affecting either the rate at which competitors face each other or the ability of predators to find their prey (Schneider, 1984; Dickman, 1992; Hill et al., 2004; Alto et al., 2005).

For litter dwelling invertebrates, variations in the thickness and/or horizontal distribution of the litter layer are important determinants of habitat structure. A feeding item may be exposed on the top of or hidden underneath a pile of dead leaves or, at a larger scale, such a pile of dead leaves may be immersed in a continuous litter layer or surrounded by a landscape void of litter (Farji-Brener et al., 2004). Litter dwelling invertebrates,

therefore, experience a complex world composed by a set of overlapping planes interspersed with gaps, such a complexity affecting individual mobility, food retrieval, and refuge access (Kaspari & Weiser, 1999, 2007).

Among those invertebrates, termites and ants comprise two major groups, whose population and community dynamics are strongly affected by habitat structure, including physical traits of litter. The ability of ants to find food is strongly impaired by increased habitat structure (Farji-Brener et al., 2004; Sanders et al., 2008) (in both cases, habitat structure was assumed to be higher where litter layer was thicker). On their turn, termite richness and abundance were reported to correlate negatively with litter quantity, and the mechanism behind this correlation has been hypothesized to arise from a positive correlation between litter amount and predatory ants (Araújo et al., 2007). The already known interdependence between termites and predatory ants (Abe & Darlington, 1985; Schultz & McGlynn, 2000) seems to present strong links with litter and, maybe particularly, to litter physical structure.

The findings by Sanders et al. (2008), however, seem to point to an opposite direction to those by Araújo et al. (2007), because the later predict increment rather than attenuation of top-down controls by ants on their termite prey as the habitat gets more structured. On the other hand, because habitat structure is predicted to favour (via increased potential refuges) as well as to impair (through decreased mobility) the performance of organisms, it may be that different balances of such opposing forces determine particular outcomes in the field. Increasing habitat structure posed by increased litter amount should provide increased food and refuge for termites, while impairing their ability to flee from predatory ants. Similarly, increased litter amount, by attracting more termites, would provide increa-

sed food for ants, while impairing their ability to chase termites. Termites and ants should, then, follow different strategies when dealing with more litter layers: termites should minimize time spent outside refuges, and ants should maximize searching effort. Any observed relationship between termites, ants, and habitat structure would depend on the particular balance of such strategies. If this is so, rather than contradicting each other, Sanders et al. (2008) and Araújo et al. (2007) might be looking at opposite ends of the same phenomenon.

This work tested the hypothesis that the predation risk on termite by ants can be minimized by increased habitat structure (considered here as the amounts of litter accumulated on the ground), but ants may circumvent this, increasing their searching effort. For such, we simulated the effects of litter amount and ants searching effort (number and patrol time) on the predation risk that termites are faced.

4.3 Material & Methods

4.3.1 Experimental rationale

Experiments aimed to inspect two predictions arising from our working hypothesis: (i) the proportion of termites killed by ants is a compromise between the amount of litter accumulated and the searching effort by such ants, and (ii) the time elapsed until ants find termite increases with increasing amounts of litter accumulated on the ground.

In order to test the both prediction was performed a lab experiment in which it was recorded the number of termites killed by ants exerting known searching effort, in arenas containing varying amounts of litter. Searching effort by ants was manipulated by varying (i) the number of ants released in the arena and (ii) the time in which such ants were allowed to patrol the arena.

In order to test if part of the predictions correspond to predation risk that occur on natural conditions, a field experiment was devised. The time spent until ants predate live termites in quadrats with differing amounts of litter was recorded . In this experiment it is not possible to control: i) ants' effort and ii) termite ability to hide/flee from ants because it would impossible to check the encounter and predation of termites by ants. So we evaluated in field the ants' efficiency to find termites by the elimination of the termite ability to flee/hide of ants by glueing them onto a toothpick end, as detailed below.

4.3.2 Lab experiment

In the lab experiment, the proportion of termites still alive was recorded in an arena where a given number of ants have been released for a known time. Arenas held increasing amounts of litter, simulating increasing numbers of vertical strata.

Termite workers (third instar and beyond) have been collected in the field from 12 colonies of *Cornitermes cumulans* (Isoptera: Termitidae). Testing individuals were always collected right before the trial, to standardize mortality factors not involved in the experiment. In order to choose the ants to be used in the experiment, we ran a test trial to check, in Petri dishes, the predation performance of three species: *Camponotus rufipes* (Formicinae: Camponotini), *Solenopsis invicta* (Myrmicinae: Solenopsidini) and *Pachycondyla marginata* (Ponerinae: Ponerini). The trial test revealed that only *S. invicta* was suited to the experiment, effectively predating termites quickly after the beginning of the trial. The other two ant species showed excitement without aggressivity towards termites even spending more than one hour in contact to them in the Petri dish.

Arenas were set up using plastic trays 21 x 14 x 5.5 cm (width x length x depth). To ease insect movement in the arena, a thin coat of sterile soil (32 mesh sieved) plus distilled water was applied onto its inner bottom surface. In addition, neutral talc was applied to the arena upper borders to prevent insects to escape.

The litter used in the arenas was previously dried out in Berlese-Tullgren funnels for 72 h, and visually inspected afterwards, to ensure that it was void of ants and termites. In order to standardize its physical composition, the litter was sieved (1 mesh) to exclude the coarser matter and this sieved litter was then passed through mesh 9, to eliminate the finer

matter. The final litter was composed of a standard range of different litter items (leaves, branches, etc). Arenas received increasing amounts of litter (0, 7, 14, 28, and 56 g) which corresponds respectively to 0, 0.024, 0.048, 0.095 and 0.190 g/m^2 of litter. This last value corresponds to a layer of litter 4.5 cm thick. Because larger amounts of litter imply in more overlapping planes (layers), these treatments represent a continuum of increasing habitat structuring.

Five free moving termite workers were released at the centre of each arena, on top of its litter layer. Ten minutes later, a known number of ants (0, 5, 10, or 20 individuals) was released in the arena and let to chase after termites for a pre-set amount of time (15 to 180 min, at intervals of 15 min). Such a procedure generated 240 trials. After the pre-set time was elapsed, the trial was interrupted and the killed termites were counted.

4.3.3 Field experiment

The field experiment was carried out in the municipality of Viçosa (20° 45'S, 42° 51'W; altitude 648 m a.s.l.), Minas Gerais State, Southeastern Brazil. The climate is wet subtropical, with a dry season between May and September, annual mean precipitation of 1400 mm and annual mean temperature of 19 °C (Valverde, 1958). The study areas comprised eight fragments (Table 4.1), which are regenerating remnants of Brazilian coastal rainforest ('Atlantic rainforest') that has been intensively fragmented in the 1930s and 1940s, as the result of activities associated with cattle farms and coffee plantations in the region (Gomes, 1975). Currently the region is a mosaic of forest remnants of varying sizes and regeneration ages, immersed in a matrix composed of implanted pastures and small-scale agricultural fields. The experiment was carried out in the Autumn season

of 2006 (mid April to early May) and 2007 (April), always in the warmest hours of the day (10:00-15:00h). Mean temperature and mean rainfall during the experimental period attained 24 °C and 55 mm in 2006, and 23 °C and 50 mm in 2007.

Risks experienced by termites from ant predation were measured by recording the amount of time elapsed until a 'termite bait' was attacked by an ant. Such kind of baits is commonly used in the field to test predation patterns of ants upon termites (Oliveira, 1997). Baits were prepared sticking with polyvinyl acetate based glue, a live termite worker by its dorsal surface on the end of a toothpick which has been previously cut blunt. The opposite end of the toothpick was then driven into the soil until the termite touched the litter layer top surface, thereby allowing ease access of ant predators to the termite prey. Termite workers were used from the same species and instar above. We used only those workers which were alive and active after being glued to the toothpick.

In order to estimate the predation risk in each forest fragment, eight 1 x 1 m quadrats were demarcated, 10 m apart, within each one of the eight fragments (a total of 64 quadrats for the whole experiment). Eight termite baits were fixed along the perimeter of each quadrat, one at each corner and one at the middle of each side (1×4 corners + 1×4 sides = 8 baits), totalizing 64 baits for each forest fragment and therefore 512 baits for the whole experiment. Immediately after installing the baits we started recording the time spent to ants located and attacked each termite, during 40 min. To do so, each quadrat was visually evaluated by two observers; each observer looking after the four nearest baits. After predation test, the litter layer was sampled, collecting all debris from a 0.5 x 0.5 m surface in the middle of each quadrat. Such samples were oven dried at 70 °C for 72

h, and weighted in a two-digit scale. The mean of dried litter amount per fragment, divided by the quadrat area, was the measure of habitat structure used, litter biomass (g/m^2).

4.3.4 Statistical analyses

Analyses were performed under R (R Development Core Team, 2009), using generalized linear modelling, followed by residual analyses to verify error distribution and the suitability of the models employed, including checks for over-dispersion (Crawley, 2007). Full models were built by including all explanatory variables (or the single one, in the case of simple regression) and their interactions. Model simplification was achieved by extracting non-significant terms ($P > 0.05$) from the model according to their respective complexity, starting from the most complex one. When two non-significant terms presented the same complexity, the one explaining less deviance was extracted first. Each term deletion was followed by an ANOVA in order to recalculate the deviance explained by remaining terms.

The lab experiments demanded multiple regression, since there were more than one explanatory variable to be tested. The analysis aimed to inspect the combined effects of habitat structured and potential searching effort by predators (x-vars) on the proportion of termites being preyed upon (y-var). Again, the amount of litter layer (g/m^2) in the arena was taken as a surrogate of habitat structure. The potential searching effort of the predators was taken as two independent variables: the number of ants and the time ants were allowed to chase termites in each arena. Due to the nature of the y-var (proportions), the analysis was performed under Binomial errors.

For the field experiment, the analysis aimed to check whether

the mean time elapsed until ants predate termites was affected by the accumulated litter biomass in each forest fragment. Mean litter biomass (g/m^2) in each forest fragment was taken as a surrogate of habitat structure. To estimate the mean time to termite predation, data from each fragment isolated (n= 64 baits for fragment) were subjected to censored survival analysis under Weibull distribution (Crawley, 2007). This analysis was performed with survival package in R (R Development Core Team, 2009), according the general equation:

$$\log_e S(t) = -\mu^{-\alpha} \cdot t^\alpha \quad (4.1)$$

Where $S(t)$ is the accumulated proportion of baits predated until time t, μ is the time elapsed until 50% of the baits are attacked by ants, and α is the shape parameter for the survival curve. A model for each forest fragments data was performed to take the mean time (μ) to predation termites, that corresponds to the time elapsed until 50% of the baits (μ) were predated by ants. So, one μ valor was calculated for each forest fragment.

The estimated mean time for termite predation in each forest fragment (n = the mean time of eight fragments) were then used as y-var in a simple linear regression under normal errors, were mean litter biomass amount in each fragment entered in the model as the explanatory variable.

Tabela 4.1: Forest fragments which were estimated the time spent to termites baits be attacked by ants. Viçosa, MG, Brazil. The regeneration time was estimated considering the year of 2008.

Mata	Local	Tempo de regeneração (anos)
Mata Biologia	UFV Campus	80
Mata Chaves	Viçosa	50 a 60
Mata Garagem	UFV Campus	40
Mata Nico	Viçosa	120
Mata Paraíso I	Viçosa	40
Mata Paraíso II	Viçosa	84
Mata Zootecnia	UFV Campus	78

4.4 Results

In the lab experiments, habitat structure and predation effort presented opposing effects on the success of termite predation by ants: the number of termites killed by ants diminished in arenas holding thicker litter layers (Tables 4.2, Fig. 4.1). However the number of killed termites increased when more ants were present and when such ants were allowed to search longer. Thus, impairments imposed by habitat structure on predation is less evident i) where ants are abundant and/or ii) when the predators spend more time searching prey.

Ants collected preying on termites in the field comprised five subfamilies, nine genera and 15 species or morphospecies. All collected genera included potential predator ants, according to Agosti et al. (2000) (Table 4.3).

Predation risks suffered by termites in the field correlated negatively to habitat structure, as denoted by the increment in the time needed by ants to find termite baits as litter biomass increased ($F = 6.591$; $P = 0.042$; Fig.4.2).

Tabela 4.2: Regression analysis of the minimal adequate model showing the effect of habitat structure, number of ants searching and time of ants spent searching on the proportion of termites killed in the lab. Modeling was carried out with Binomial error corrected for overdispersion

Source of variation	df	Deviance	P(> F)
litter biomass	1	69.88	2.05e-06
ants searching	1	237.94	<2.2e-16
time searching	1	177.27	2.63-13
error	237	485.07	
total	240		

Tabela 4.3: Species of ants that had attacked termite baits in the field, during the autumn of 2006 and 2007, Vicosia, MG, Brazil. Trophic groups defined according to Agosti et al. (2000). The last column gives previous records of the respective ant species as a termite predator.

Subfamily	Tribe	Species or morphospecies	Trophic group	References
Ectatomminae	Ectatommini	<i>Gnamptogenys striatula</i> Mayr	predators and scavengers	(Johnson et al., 2003)
Formicinae	Camponotini	<i>Camponotus (myrmothrix) rufipes</i> Forel	generalized foragers	(Sheppe, 1970; Leponce et al., 1999; Dejean et al., 2007)
	Plagiolepidini	<i>Brachymyrmex</i> sp.1	generalized foragers	(Oliveira, 1997; Guimarães Jr et al., 2006)
Heteroponerinae	Heteroponerini	<i>Ectatomma edentatum</i> Roger	predators, some thieves other ants' brood extrafloral nectararies	(Pie, 2004; Dejean et al., 2007)
Myrmicinae	Crematogastrini	<i>Crematogaster</i> sp.1	generalized foragers,	(Sheppe, 1970; Leponce et al., 1999; Cogni & Freitas, 2002)
		<i>Pheidole (G-fallax)</i> sp.1	many omnivorous and harvesters seeds	(Sheppe, 1970; Oliveira, 1997; Dejean et al., 2007)
	Pheidolini	<i>Pheidole</i> sp.3		
		<i>Pheidole</i> sp.4		
		<i>Pheidole</i> sp.5		
Solenopsidini	<i>Solenopsis</i> sp.1			(Cogni & Freitas, 2002; Dejean et al., 2007)
	<i>Solenopsis</i> sp.2			
	<i>Solenopsis</i> sp.3			
Ponerinae	Ponerini	<i>Odontomachus chelifer</i>	predators	(Fowler, 1980)
		<i>Odontomachus meinerti</i>		
		<i>Pachychondyla striata</i>	predators	(Alan, 1984; Dejean et al., 2007)
TOTAL	8	15		

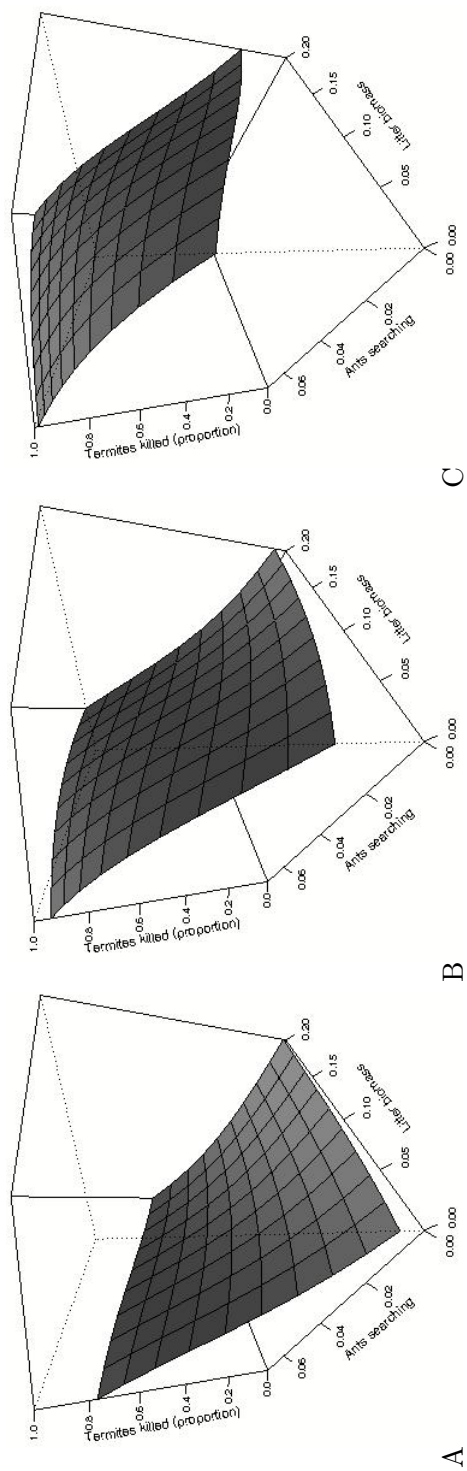


Figure 4.1: Effects of litter biomass (g/cm^2) and number of ants ($\text{individuals}/\text{cm}^2$) at different times of searching effort on the proportion of termites killed, in lab conditions. Times of ants searching effort: a) 15 min, b) 97.5 min and c) 180 min. See Material and Methods for details.

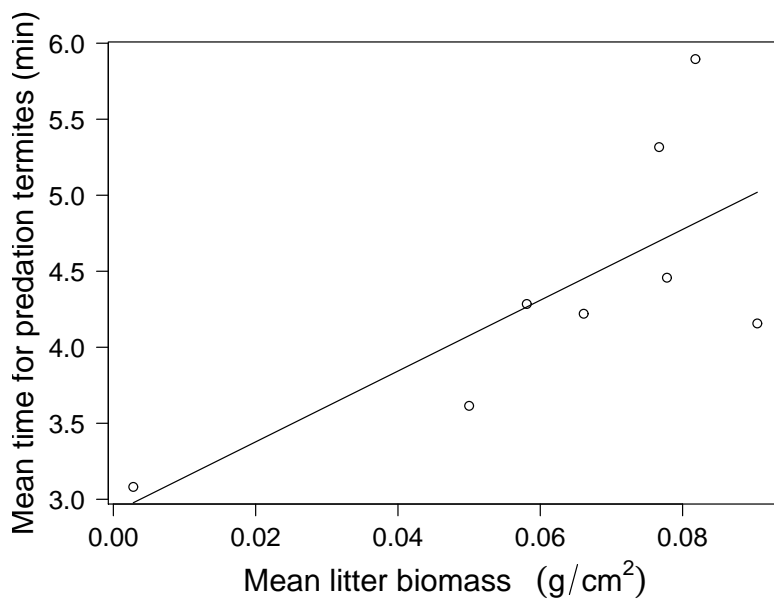


Figura 4.2: Effects of litter biomass (g/cm^2) on the mean time (min) spent until a *Cornitermes cumulans* termite worker was predated by an ant, in field quadrats demarcated within Brazilian Atlantic Rain forest remnants. Each dot represents the mean time spent to predate termites calculated upon 64 baits in each forest fragment. The mean time to predation termites is the time spent to ants predate 50% of these baits. See table 1 for the list of ants species recorded.

4.5 Discussion

The results seem to conform closely to the hypothesis that the success of termites to escape ant predation may be favoured by more habitat structured, with ants being able to circumvent this by increasing their searching effort. In the field experiment, where termites were prevented to hide/flee from ants, the positive correlation between the amount of litter and time to predation seems to denote that habitat structure poses, indeed, impairments to ant ability to find their termite prey Fig. 4.2. The lab experiment, on its turn, seems to show that ants may circumvent such impairments increasing their searching effort, by increments in the number of patrolling individuals and/or by increments in searching time. Moreover, Fig. 4.1 (1a to 1c) allow accommodating under a single scenario observations previously thought as conflicting, such as those by Araújo et al. (2007) and by Sanders et al. (2008) (see Introduction). It is shown that several outcomes are possible for a given interaction between predatory ants and termites in more structured habitats: termite success in escaping predation varied from 0 to 100% depending not only the amount of litter accumulated on the floor, but also on the number of patrolling ants and the amount of time they spend patrolling.

It seems, therefore, that habitat structure may provide an ephemeral “enemy free space” (Price et al., 1980) for termites, if the enemy under consideration is a predator able to modulate its searching effort, as ants do by recruiting nestmates or spending more time patrolling a given

area. This is in line with the proposition by Ayal (2007) that habitat complexity would shift relative importance of bottom- and top-down controls upon termite populations in deserts. This author hypothesized that “[...] in productive habitats, plant cover blocks the vision of endothermic predators and provides refuge to small ectothermic ones. This results in ectothermic predators becoming abundant in habitats with high plant cover and controlling their prey, the macrodetritivores”. Conversely, this author states that bottom-up controls upon macrodetritivores would operate in less productive habitats, and this is supposed to be driven mainly by the structural effect posed by plant cover (i.e., habitat complexity) on predation interactions. Accordingly, Ponsard & Jost (2000) reporting lack of evidence of top-down controls over detritivores in a temperate deciduous forest attributed it to diminished vulnerability of such prey caused by the annual accumulation of leaf litter.

In the present study, increased amounts of litter may have acted as a spatio-temporal barrier to the ants, in a manner rather similar to that proposed by Farji-Brener et al. (2004), who stated that leaf litter density delays the access of both large and small ants to their resource, but such a constraint would be more evident for large ants. Therefore, if our experiments spotted such an effect on ants as small as the generalist predator *Solenopsis invicta*, it is reasonable to suppose that for specialized termite predators, which are commonly much bigger than *Solenopsis* spp., (e.g. *Pachycondyla* (= ? Termitopone) *marginata* Leal & Oliveira (1995)) this may be even more evident.

Despite the impairments imposed by structure of habitats upon the performance of predatory ants, it is evident from our results that predators which are able to modulate searching effort can circumvent such

constraints (Figs. 1a to 1c). Indeed, increments in the number of foraging individuals aiming optimization of predation is a well developed strategy in ants (Hölldobler & Wilson, 1990). Also, ant societies exhibit a high diversity of foraging patterns that allow them to exploit resources efficiently, meet internal needs, and face environmental constraints (Detrain & Deneubourg, 2002). Accordingly, studies on different taxa have suggested that the outcome of predator-prey relationships in more structured habitats can depend on predators behaviour such as: visibility of predator to prey (Coen et al., 1981), ambush tactics (Janes, 1985), and shelter characteristics (Almany, 2004). However, physical capabilities of prey to escape predation can also be important. Therefore, the variety of outcomes for ant-termite relationships in more structured habitats, as denoted in Figs. 1a to 1c, is indeed biologically sound. Termites may, then, experience higher risk in habitats more structured if predators occur in high abundance, if such predators present well developed recruitment strategies or if predators spend more time in prey search. It is reasonable to suspect that termites, in turn, may change their exploration patterns, evaluating the cost/benefit ratio of foraging in such habitats. After all, as observed by Korb & Linsenmair (2002), termites trade off predation pressure differently, according to the relative value of food patches.

In summary, whether or not more structured habitats would represent refuges for termites will depend on the balance between the number of available refuges and predation pressure.

Conclusões

1. Os resultados dessa tese sugerem que cupins são regulados por efeitos *bottom-up*.
2. Galerias de cupins são mais frequentes em árvores grandes e mortas, ao invés de árvores pequenas e vivas e isso pode nos indicar que cupins buscam recursos em quantidade e não simplesmente ao acaso.
3. Cupins foram mais abundantes em níveis intermediários de sucessão florestal sendo os efeitos *bottom-up* determinantes na variação de cupins ao longo da sucessão. Já os efeitos *top-down* não foram comprovados.
4. O acúmulo de serapilheira pode influenciar o comportamento de forrageamento dos cupins e com isso regular a abundância deles. O risco de predação de cupins é menor em habitats mais estruturados (maior quantidade de serapilheira $/m^2$) mas, as formigas conseguem contornar isso quando seu esforço de busca é aumentado.
5. Assim, conclui-se que os efeitos *bottom-up* são importantes na regulação de cupins e podem atuar tanto como recurso alimentar, quanto

como refúgio. Isso pode afetar os efeitos *top-down* sobre cupins fazendo com que eles não sejam detectados nas análises de correlação predador-presa.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABE, T.; DARLINGTON, J. Distribution and abundance of mound-building termite, *Macrotermes michaelseni*, with special reference to its subterranean colonies and ant predators. **Physiological Ecology**, v.22, p.59–74, 1985.
- AGOSTI, D.; JOHNSON, N. Antbase - World Wide electronic publication. **antbase.org**. <<http://www.antbase.org>>, v.Acesso em 20 out. 2007, 2007.
- AGOSTI, D.; MAJER, J.; ALONSO, L.; SHULTZ, T. **Ants: standart methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington: Smithsonian Instution Press, 2000.
- ALAN, M. Predation by the ponerine ant *Pachycondyla communata* on termites of the genus *Syntermes* in Amazonian rain forest. **Journal of Natural History**, v.18, n.3, p.405–410, 1984.
- ALMANY, G. Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? **Oikos**, v.106, p.275–284, 2004.
- ALTO, B.; GRISWOLD, M.; LOUNIBOS, L. Habitat complexity and sex dependent predation of mosquito larvae in containers. **Oecologia**, v.146, p.300–310, 2005.
- ANDERSEN, A. A global ecology of rainforest ants: functional groups in relation environmental stress and disturbance. In: AGOSTI, D.; MAJER, J.; ALONSO, L.; SCULTZ, T., (Ed.), **Ants: standart methods for measuring and monitoring biodiversity**, Smithsonian Instution Press, 2000.

- ARAB, A.; COSTA-LEONARDO, A. Effect of biotic and abiotic factors on the tunneling behavior of *Coptotermes gestroi* and *Heterotermes tenuis* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Behavioural Processes**, v.70, p.32–40, 2005.
- ARAÚJO, A.; GALBIATI, C.; DESOUZA, O. Neotropical termite species (Isoptera) richness declining as resource amount rises: food or enemy-free space constraints? **Sociobiology**, v.49, p.93–106, 2007.
- AUGUST, P. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. **Ecology**, v.64, p.1495–1507, 1983.
- AYAL, Y. Trophic structure and the role of predation in shaping hot desert communities. **Journal of Arid Environments**, v.68, p.171–187, 2007.
- BEHR, E.; BEHR, C.; WILSON, L. Influence of wood hardness on feeding by the Eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v.65, p.457–460, 1972.
- BELL, S.; MCCOY, E.; MUSHINSKY, H. **Habitat structure: the physical arrangement of objects in space**. Chapman and Hall, London, 1991.
- BIGNELL, D.; EGGLETON, P. On the elevated intestinal pH of higher termites (Isoptera, Termitidae). **Insectes Sociaux**, v.42, n.1, p.57–69, 1995.
- BOLTON, B. **Identification guide to the ant genera of the world**. Harvard University Press, Cambridge, 1994. 201p.
- BOLTON, B. **Synopsis and classification of Formicidae**. The American Entomological Institute, Gainesville, 2003. 370p.
- BOYER, A.; SWEARINGEN, R.; BLAHA, M.; FORTSON, C.; GREMILLION, S.; OSBORN, K.; MORAN, M. Seasonal variation in top-down and bottom-up processes in a grassland arthropod community. **Oecologia**, v.136, p.309–316, 2003.

- BRANDÃO, C.; SILVA, R.; DELABIE, J. Formigas (Hymenoptera). In: PANIZZII, A.; PARRA, J., (Ed.), **Bioecologia e nutrição de insetos: base para o manejo integrado de praga**, Embrapa, Brasília, 2009.
- COEN, L.; HECK JR., K.; ABELE, L. Experiments on competition and predation among shrimps of seagrass meadows. **Ecology**, v.62, p.1481–1493, 1981.
- COGNI, R.; FREITAS, A. The ant assemblage visiting extrafloral nectaries of *Hibiscus pernambucensis* (Malvaceae) in a mangrove forest in southeast Brazil (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v.40, p.373–383, 2002.
- CONSTANTINO, R. Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v.40, n.25, p.387–448, 1999.
- CRAWLEY, M. **Statistical Computing: an introduction to data analysis using s-plus**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 2007.
- CROWDER, L.; COOPER, W. Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. **Ecology**, v.6, p.1802–1813, 1982.
- DAVIES, R.; EGGLETON, P.; JONES, D.; GATHORNE-HARDY, F.; HERNÁNDEZ, L. Evolution of termite functional diversity: analysis and synthesis of local ecological and regional influences on local species richness. **Journal of Biogeography**, v.30, p.847–877, 2003.
- DEJEAN, A.; KENNE, M.; MOREAU, C. Predatory abilities favour the success of the invasive ant *Pheidole megacephala* in a introduced area. **Journal of Applied Entomology**, v.131, p.625–629, 2007.
- DENNIS, P.; M.R., Y.; HOWARD, C.; GORDON, I. The response of epigeal beetles (Col.: Carabidae, Staphylinidae) to varied grazing regimes on upland *Nardus stricta* grasslands. **Ecological Entomology**, v.23, p.253–264, 1998.

- DESOUZA, O.; ARAÚJO, A.; REIS-JR, R. Trophic controls delaying foraging by termites: reasons for the ground being brown? **Bulletin of Entomological Research**, v.99, n.6, p.603–609, 2009.
- DETRAIN, C.; DENEUBOURG, J. Complexity of environment and parsimony of decision rules in insect societies. **The Biological Bulletin**, v.202, p.268–274, 2002.
- DICKMAN, C. Predation and habitat shift in the house mouse, *Mus domesticus*. **Ecology**, v.71, p.313–322, 1992.
- DIDHAM, R. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. **Oecologia**, v.116, p.397–406, 1998.
- DIEHL, S. Fish predation and benthic community structure: The role of omnivory and habitat complexity. **Ecology**, v.73, p.1646–1661, 1992.
- DONOVAN, S.; EGGLETON, P.; BIGNELL, D. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. **Ecological Entomology**, v.26, p.356–366, 2001.
- EGGLETON, P. Global patterns of termite diversity. In: PRESS, A., (Ed.), **Termites: Evolution, sociality, symbioses and Ecology**, 2000.
- EGGLETON, P.; BIGNELL, D.; SANDS, W.; MAWDSLEY, N.; LAWTON, J.; WOOD, T.; BIGNELL, N. The diversity, abundance and biomass of termites under differing levels of disturbance in the the Mblamayo Forest Reserve, southern Cameroon. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v.351, p.51–68, 1996.
- EGGLETON, P.; HOMATHEVI, R. The species richness and composition of termites (Isoptera) in primary and regenerating lowland dipterocarp forest in Sabah, east Malaysia. **Ecotropica**, v.3, p.119–128, 1997.
- EGGLETON, P.; HOMATHEVI, R.; JONES, D. T.; MACDONALD, J. A.; JEEVA, D.; BIGNELL, D. E.; DAVIES, R. G.; MARYATI, M. Termite assem-

- blages, forest disturbance and greenhouse gas fluxes in Sabah, East Malaysia. **Philosophical Transactions Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences**, v.354, n.1391, p.1791–1802, 1999.
- ESAU, K. **Plant anatomy**. John Wiley, New York, 1965.
- EVANS, T.; LAI, J.; TOLEDANO, E.; MCDOWALL, L.; RAKOTONARIVO, S.; LENZ, M. Termites assess wood size by using vibration signals. **Proceedings of the National Academic Science**, v.102, p.3732–3737, 2005.
- FACELLI, J.; CARSON, W. Heterogeneity of plant litter accumulation in successional communities. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v.118, p.62–66, 1991.
- FARJI-BRENER, A.; BARRANTES, G.; RIGGIERO, A. Environmental rugosity, body size and access to food: a test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants. **Oikos**, v.104, p.165–171, 2004.
- FORKNER, R.; HUNTER, M. What goes up must come down? **Ecology**, v.81, p.1588–1600, 2000.
- FOWLER, H. Populations, prey capturing and sharing, and foraging of the Paraguayan ponerine *Odontomachus chelifer* Latreille. **Journal of Natural History**, v.14, n.1, p.79–84, 1980.
- FRAZER, G.; CANHAM, C.; LERTZMAN, K. **Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, user manual and program documentation**. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, New York, 1999.
- FREDERIKSEN, M.; EDWARDS, M.; RICHARDSON, A. J. AND HALLIDAY, N. C.; WANLESS, S. From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. **Journal of Animal Ecology**, v.75, p.1259–1268, 2006.

- GALLAGHER, N.; JONES, S. Effects of resource availability on search tunnel construction by the eastern subterranean termites, *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Sociobiology**, v.45, n.3, p.1–12, 2005.
- GALLARDO, A.; SCHLESINGER. Factors limiting microbial biomass in the mineral soil and forest floor of a warm-temperate forest. **Soil Biology and Biochemistry**, v.26, p.1409–1415, 1994.
- GERSHENZON, J.; CROTEAU, R. Terpenoids. In: ROSENTHAL, G.A. BERENBAUM, M. E., (Ed.), **Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites**, Academic Press, 1991.
- GILLISON, A.; JONES, D.; SUSILO, F.; BIGNELL, D. Vegetation indicates diversity of soil macroinvertebrates: a case study with termites along a land-use intensification gradient in lowland Sumatra. **Organisms Diversity and Evolution**, v.3, p.111–126, 2003.
- GOMES, S. **Condicionantes do pequeno agricultor**. EDUSP, São Paulo, Brasil, 1975.
- GONÇALVES, T.; DESOUZA, O.; REIS-JR; RIBEIRO, S. Effect of tree size and growth form on the presence and activity of arboreal termites (Insecta : Isoptera) in the Atlantic rain forest. **Sociobiology**, v.46, n.2, p.421–431, 2005.
- GORHAM, E.; VITOUSEK, P. M.; REINERS, W. A. The regulation of chemical budgets in the course of terrestrial ecosystem succession. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.10, p.53–84, 1979.
- GRACE, J. Influence of tree extractives on foraging preferences of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Sociobiology**, v.30, p.35–42, 1997.
- GRIME, J.; CORNELISSEN, J.; THOMPSON, K.; HODGSON, J. Evidence for causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. **Oikos**, v.77, p.489–494, 1996.

- GUIMARÃES JR, P.; RAIMUNDO, R.; BOTTCHER, C.; SILVA, R.; TRIGO, J.
Extrafloral nectaries as a deterrent mechanism against seed predators in the chemically protected weed *Crotalaria pallida* (Leguminosae). **Austral Ecology**, v.31, p.776–782, 2006.
- HARPER, J. Canopies as populations. In: RUSSEL, G.; MARSHALL, B.; JARVIS, P., (Ed.), **Plant canopies: Their growth, form and function**, Cambridge University, 1989.
- HEDLUND, J.; HENDERSON, G. Effect of available food size on search tunnel formation by the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). **Journal of Economical Entomology**, v.92, n.3, p.610–616, 1999.
- HIGASHI, M.; ABE, T.; BURNS, T. Carbon-nitrogen balance and termite ecology. **Proceedings of the Royal Society London B**, v.57, p.180–190, 1990.
- HILL, P.; HOLWELL, G.; GÖTH, A.; HERBERSTEIN, M. Preference for habitats with low structural complexity in the praying mantide *Ciulfina* sp. (Mantidae). **Acta Oecologica**, v.26, p.1–7, 2004.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. **The Ants**. Havard University Press, 1990.
- HOLT, R. Prey communities in patchy environments. **Oikos**, v.50, p.276–290, 1987.
- HUNTER, M.; PRICE, P. Playing chutes and ladder: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. **Ecology**, v.73, p.724–732, 1992.
- JANES, S. Habitat selection in raptorial birds. In: CODY, M., (Ed.), **Habitat selection in birds**, Academic Press, 1985.
- JENNINGS, S.; BROWN, N.; SHEIL, D. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. **Forestry**, v.1, p.59–63, 1999.

- JOHNSON, C.; LOMMELEN, E.; ALLARD, D.; GOBIN, B. The emergence of collective foraging in the arboreal *Gnamptogenys menadensis* (Hymenoptera: Formicidae). **Naturwissenschaften**, v.90, p.332–336, 2003.
- JONES, D.; GATHRONE-HARDY, F. Foraging activity of the processional termite *Hospitalitermes hospitalis*. **Insectes Souciaux**, v.42, n.4, p.359–369, 1995.
- KASPARI, M.; WEISER, M. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. **Functional Ecology**, v.13, p.530–538, 1999.
- KASPARI, M.; WEISER, M. The size-grain hypothesis: do macroarthropods see a fractal world? **Ecological Entomology**, v.32, n.3, p.279–282, 2007.
- KORB, J.; LINSENMAIR, K. Evaluation of predation risk in the collectively foraging termite. **Insectes Sociaux**, v.49, n.264–269, 2002.
- KRAUS, T.; DAHLGREN, R.; ZASOSKI, R. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems - a review. **Plant and Soil**, v.256, p.41–66, 2003.
- LAWTON, J. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. **Annual Review of Entomology**, v.28, p.23–39, 1983.
- LEAL, I.; OLIVEIRA, P. Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= ? *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v.37, p.373–383, 1995.
- LEPAGE, M. Etude de la prédation de *Megaponera foetens* (F.) sur semi-aride (Kajiado-kenya). **Insectes Sociaux**, v.28, p.247–262, 1981.
- LEPONCE, M.; ROISIN, Y.; PASTEELS, J. Structure and dynamics of the arboreal termite community in New Guinean coconut plantations. **Biotropica**, v.29, n.2, p.193–203, 1997.
- LEPONCE, M.; ROISIN, Y.; PASTEELS, J. Community interaction between ants and arboreal-nesting termites in New Guinea coconut plantations. **Insectes Sociaux**, v.46, p.126–130, 1999.

- LIMA, M.; GONÇALVES, T.; DESOUSA, O.; REIS-JR, R. Nesting site selection by *Coptotermes gestroi* (Insecta: Isoptera). **Sociobiology**, v.48, n.3, p.681–688, 2006.
- MACARTHUR, R.; MACARTHUR, J. On bird species diversity. **Ecology**, v.42, p.594–598, 1961.
- MATHEWS, A. **Studies on termites from the Mato Grosso state, Brazil**. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 1977.
- MCLOUGHLIN, P.; FERGUSON, S.; MESSIER, F. Intraespecific variation in home range overlap with habitat quality: a comparison among brown bear populations. **Evolutionary Ecology**, v.14, p.39–60, 2000.
- MELILLO, J.; ABER, J.; MURATORE, J. Nitrogen and lignin of hardwood leaf litter decomposition dynamics. **Ecology**, v.63, p.621–626, 1982.
- MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Open-air litter foraging in the nasute termite *Longipeditermes longipes* (Isoptera: Termitidae). **Journal of Insect Behavior**, v.11, n.2, p.179–189, 1998.
- MORAN, M.; SCHEIDLER, A. Effects of nutrients and predators on an old-field food chain: implications of top-down and bottom-up processes. **Oikos**, v.98, p.116–124, 2002.
- MORSE, D. **Behavioral Mechanisms in Ecology**. London: Harvard University Press, 1980.
- MURDOCH, W.; EVANS, F.; PETERSON, C. Diversity and pattern in plants and insects. **Ecology**, v.53, n.5, p.819–828, 1972.
- MURDOCH, W.; OATEN, M. Predation and population stability. **Advances in Ecological Research**, v.9, p.1–132, 1999.
- NAGA, P.; CLEMENT, J. Terpenes from the maritime pine *Pinus pinaster* - Toxins for subterranean termites of the genus *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Biochemical Systematics and Ecology**, v.18, p.3–16, 1990.

- OLIVEIRA, P. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). **Functional Ecology**, v.11, p.323–330, 1997.
- OLIVER, C. Forest development in North America following major disturbances. **Forest Ecology and Management**, v.3, p.153–168, 1981.
- PACE, M.; COLE, J.; CARPENTER, S.; KITCHELL, J. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. **Trends in Ecology and Evolution**, v.14, p.486–488, 1999.
- PALACIO, E.; FERNÁNDEZ, F. Claves para las subfamilias y género. In: FERNÁNDEZ, F., (Ed.), **Introducción a las hormigas de la region Neotropical**, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humbolt, Bogotá, Colômbia, 2003.
- PERSSON, L.; BENGTSSON, J.; MENGE, B.; POWER, M. Productivity and Consumer Regulation—Concepts, Patterns, and Mechanisms. In: POLIS, G.; WINEMILLER, K., (Ed.), **Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics**, Chapman and Hall, New York, 1996.
- PIE, M. Foraging ecology and behaviour of the ponerine ant *Ectatomma opavicentre* Roger in a Brazilian savanah. **Journal of Natural History**, v.38, n.6, p.717–729, 2004.
- PONSARD, S.; JOST, C. Assessing top-down and bottom-up control in a litter-based soil macroinvertebrate food chain. **Oikos**, v.89, p.524–540, 2000.
- PRICE, P.; BOSTON, C.; GROSS, P.; MCPHERON, B.; THOMPSON, J.; WEIS, A. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.11, p.41–65, 1980.
- PROVENCHER, L.; VICKERY, W. Territoriality, vegetation complexity, and biological control: the case of spiders. **The American Naturalist**, v.132, p.257–266, 1988.

- R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. **R Foundation for Statistical Computing**, 2009.
- SANDERS, D.; NICKEL, H.; GRUTZNER, T.; PLATNER, C. Habitat structure mediates top-down effects of spider and ants on herbivores. **Basic and Applied Ecology**, v.9, p.152–160, 2008.
- SCHEFFRAHN, R. Allelochemical resistance of wood to termites. **Sociobiology**, v.19, p.257–281, 1991.
- SCHEU, S.; SHAEFER, M. Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: manipulation of food resources. **Ecology**, v.79, p.1573–1585, 1998.
- SCHMIDT, F. Resposta de comunidades de formigas a um gradiente de sucessão, 2008. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.
- SCHMITZ, O.; HAMBACK, P.; BECKERMAN, A. Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. **The American Naturalist**, v.153, p.347–358, 1999.
- SCHNEIDER, K. Dominance, predation and optimal foraging in white-throated sparrow flocks. **Ecology**, v.65, p.1820–1827, 1984.
- SCHULTZ, T.; MCGLYNN, T. The interactions of ants with others organisms. In: AGOSTI, D.; MAJER, K.; ALONSO, L.; SHULTZ, T., (Ed.), **Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity**, Smithsonian Institution Press, 2000.
- SCHÄDLER, M.; JUNG, G.; AUGE, H.; BRANDL, R. Palatability, decomposition and insect herbivory: pattern in a successional old field plant community. **Oikos**, v.103, p.121–132, 2003.
- SHELLMAN-REEVE, J. Limited nutrients in a dampwood termite: nest preference, competition and cooperative nest defence. **Journal of Animal Ecology**, v.63, p.921–932, 1994.

- SHEPPE, W. Invertebrate predation on termites of the African savanna. **Insectes Sociaux**, v.3, p.205–218, 1970.
- SHURIN, J.; BORER, E.; ANDERSON, K.; BLANCHETTE, C.; BROITMAN, B.; COOPER, S.; HALPERN, B. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. **Ecology Letters**, v.5, p.785–791, 2002.
- SIEMANN, E.; TILMAN, D.; J., H.; RITCHIE, M. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. **The American Naturalist**, v.152, p.738–750, 1998.
- SLAYTOR, M. Energy metabolism in the termite and its gut microbiota. In: ABE, T.; BIGNELL, D.; HIGASHI, M., (Ed.), **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**, Kluwer Academic Press, 2000.
- SMYTHE, R.; CARTER, F. Feeding responses to sound wood by *Coptotermes formosanus*, *Reticulitermes flavipes*, and *R. virginicus* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v.63, p.841–847, 1970.
- STRONG, D.; LAWTON, J.; SOUTHWOOD, T. **Insect on Plants: Community Patterns and Mechanisms**. Backwell Science, London, 1984.
- SWIFT, M. J.; HEAL, O. W.; ANDERSON, J. M. The influence of resource quality on decomposition processes. In: SWIFT, M. J., H. O. W.; ANDERSON, J. M., (Ed.), **Decomposition in terrestrial ecosystems**, University of California Press, 1979.
- TIAN, G.; BRUSSAARD, L.; KANG, B. T. Biological effects of plant residues with contrasting chemical compositions under humid tropical conditions—decomposition and nutrient release. **Soil Biology and Biochemistry**, v.24, p.1051–1060, 1993.
- TUCK, J.; HASSAL, M. Foraging behaviour of *Armadillum vulgare* (Isopoda: Oniscidea) in heterogeneous environments. **Behaviour**, v.141, p.233–244, 2004.
- VALVERDE, O. O estudo regional da Zona da Mata de Minas Gerais. **Revista Brasileira de Geografia**, v.20, p.3–79, 1958.

- VAN PELT, R.; NADKARNI, N. Development of canopy structure in *Pseudotsuga menziesii* forests in the southern Washington Cascades. **Forest Science**, v.50, p.326–341, 2004.
- VERMA, M.; SHARMA, S.; PRASAD, R. Biological alternatives for termite control: A review. **International Biodeterioration and Biodegradation**, v.259-272, p.63, 2009.
- WARDLE, D. A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. **Biological Reviews**, v.67, p.321–358, 1992.
- WARDLE, D.; BARDGETT, R.; KLIRONOMOS, J.N.AND SETALA, V. D. P. W.; WALL, D. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. **Science**, v.304, p.1629–1633, 2004.
- YANKELEVICH, S.; FRAGOSO, C.; NEWTON, A.; RUSSELL, G.; HEAL, O. Spatial patchiness of litter, nutrients and macroinvertebrates during secondary succession in a Tropical Montane Cloud Forest in Mexico. **Plant Soil**, v.286, p.123–139, 2006.