

FREDERICO DE SIQUEIRA NEVES

**EFEITOS DA ESTRUTURA DO HABITAT SOBRE INSETOS HERBÍVOROS
ASSOCIADOS AO DOSSEL**

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

**VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2005**

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

N518e
2005

Neves, Frederico de Siqueira, 1977-
Efeitos da estrutura do habitat sobre insetos herbívoros
associados ao dossel / Frederico de Siqueira Neves.
– Viçosa : UFV, 2005.
xiii, 67f. : il. ; 29cm.

Orientador: Carlos Frankl Sperber.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.
Referências bibliográficas: f. 55-67.

1. Insetos - Ecologia. 2. Insetos - Habitat. 3. Conservação
da natureza. 4. Parque Estadual do Rio Doce. I. Universidade
Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22.ed. 595.717

FREDERICO DE SIQUEIRA NEVES

**EFEITOS DA ESTRUTURA DO HABITAT SOBRE INSETOS HERBÍVOROS
ASSOCIADOS AO DOSSEL**

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

APROVADA: 21 de fevereiro de 2005.

Prof. José Henrique Schoereder
(Conselheiro)

Prof. Sérgio Pontes Ribeiro
(Coorientador)

Prof. Og Francisco Fonseca de Souza

Prof. Flavio Antônio Maës dos Santos

Dr. Carlos Frankl Sperber
(Orientador)

DEDICATÓRIA

À minha mãe Maria Ângela de Siqueira Neves
e ao meu pai, Pedro Ribeiro da Silva Neves (*in memorium*),
dedico.

AGRADECIMENTOS

À minha família, especialmente aos irmãos Fernanda e Juninho e à minha mãe, Maria Ângela, pelo exemplo de luta e dedicação, com cobranças e carinhos na medida certa....

À família Vitta, por ter me acolhido, me trazendo força e alegria...

Aos companheiros de laboratório, Leandro (Kbcinha gigante), Fredson (Frutinha do café), Carla (Ribas *et al.*), Marcelo Madureira, Maria Célia, Cristiano, Marcos, Iracenir, Carina, Moisés e Washington, pelos bons momentos de discussão científica e pelas divertidas discussões “não científicas”....

Aos antigos e eternos companheiros de BH; Magô, Mário, Lemuca, Velharia, Taioba, Dudu, PH, Pita, Maurício, Felipe, Fabiano e Tiago, pela disponibilidade em tomar uma cerveja nas visitas a nossa bela capital...

Aos novos e também eternos companheiros de cerveja e bate-papo sem fim de Viçosa; Eraldo, Fred Falcão, Marcelo Baptista, Walter, Ruthinha, entre tantos outros...

Aos amigos e grandes companheiros que participaram desta empreitada no Parque Estadual do Rio Doce, a competente “equipe-então”. Formada pelos pesquisadores Janaína, Ricardo, Ronara, Wesley (Spixo), Teresa (Big friend), pela super cozinheira Maria do Carmo (Duca) e pelos escaladores Geraldo (Canela) e Rogério (Manu Fly), se não fosse a dedicação de vocês este trabalho não teria sido realizado. Obrigado pela

paciência em me agüentar durante 20 dias no campo e ao mesmo tempo proporcionar momentos tão especiais.

Aos Professores Og de Souza e Ronaldo Reis, por terem me apresentado o programa R, que mudou a minha forma de trabalhar...

Ao Professor José Henrique Schoereder, por ter me recebido de portas abertas em seu laboratório, disponibilizando equipamentos e o mais importante, paciência para discutir e ajudar a organizar minhas idéias em ecologia de um modo geral. Zhé, você cumpriu muito bem a função de conselheiro deste trabalho...

Ao Professor Sérgio Pontes Ribeiro, que além de co-orientador se tornou um grande amigo. Sérgio, obrigado por ter me acolhido em um momento de desespero e me trazido para este mundo fascinante, a ecologia de dossel. Agradeço também pela estrutura logística e tecnológica fornecida e ao mesmo tempo pela confiança em permitir a utilização destes equipamentos.

Ao Professor Carlos Frankl Sperber, vulgo Dr. Ovo, que se tornou um exemplo de profissional pela dedicação aos orientados e pelo seu modo de fazer ciência. Carlos, obrigado por ter criado tantas dúvidas e ao mesmo tempo organizado minhas idéias, encontrando sempre respostas “simples” para padrões ecológicos tão complexos e modificando, o meu modo de enxergar a ciência. Agradeço também pelos bons e divertidos eventos sociais proporcionados...

Ao amigo Marcílio Fagundes, que abriu as portas para um novo mundo em Montes Claros, o qual foi fundamental para meu amadurecimento profissional nestes últimos meses.

Ao amigo Bruno Gini Madeira, pelo companheirismo e ajuda nos momentos felizes e difíceis encontrados nessa jornada.

À minha amada Ana Cristina Renna de Vitta. Aninha, muito obrigado pela paciência e companheirismo nos bons e maus momentos, pelo carinho, dedicação e exemplo profissional.

Ao CNPq pela concessão da bolsa de mestrado, que viabilizou a realização deste estudo.

Agradeço ainda à administração do Parque Estadual do Rio Doce pela estrutura física cedida, aos financiadores deste trabalho; PROFIX, embaixada britânica, UFV e pela bolsa de mestrado fornecida, nestes últimos 24 meses, pelo CNPq, apoio financeiro fundamental para execução deste projeto.

Agradeço especialmente às árvores do Parque Estadual do Rio Doce, as quais ao pé-da-letra me suportaram sem definitivamente quebrar “nenhum galho”, nessa difícil mas prazerosa “escalada”....

BIOGRAFIA

Frederico de Siqueira Neves, filho de Pedro Ribeiro da Silva Neves e Maria Ângela de Siqueira Neves, nascido em 08 de julho de 1977 na cidade de Belo Horizonte, Estado de Minas Gerais.

Em julho de 1996 concluiu o curso de Técnico em Patologia Clínica no Colégio Técnico da Universidade Federal de Minas Gerias. Em agosto de 1998 iniciou o curso de graduação em Ciências Biológicas na Universidade Federal de Minas Gerais, se formando como Bacharel em Ciências Biológicas com ênfase em Ecologia em março de 2003. Nesse mesmo mês e ano iniciou o curso de mestrado em Entomologia na Universidade Federal de Viçosa.

CONTEÚDO

	Página
LISTA DE FIGURAS	xi
LISTA DE TABELAS	xiii
RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
1 Introdução geral	1
2 Efeitos da arquitetura da árvore sobre insetos herbívoros: estrutura ou tamanho do habitat?	4
Resumo.....	6
2.1 Introdução.....	8
2.2 Métodos.....	12
2.2.1 Área de estudo.....	12
2.2.2 Desenho amostral.....	13
2.2.3 Medida das variáveis arquitetônicas.....	14
2.2.4 Acesso ao dossel e coleta de insetos.....	14
2.2.5 Análises estatísticas.....	15
2.3 Resultados.....	17
2.4 Discussão.....	18
3 Efeitos da estrutura do dossel sobre a riqueza e abundância de insetos herbívoros	30
Resumo.....	32
3.1 Introdução.....	34
3.2 Métodos.....	38
3.2.1 Área de estudo.....	38
3.2.2 Desenho amostral.....	39
3.2.3 Medida das variáveis da estrutura do dossel.....	39
3.2.4 Acesso ao dossel e coleta de insetos.....	40
3.2.5 Análises estatísticas.....	42
3.3 Resultados.....	43
3.4 Discussão.....	44

4 Conclusão Geral.....	53
5 Referências.....	55

LISTA DE FIGURAS

		Pagina
1	Variáveis da arquitetura das árvores.....	26
2	Análise de componentes principais das variáveis da arquitetura das árvores. A variação do componente 1 esta correlacionada com a altura total, altura da copa e circunferência à altura do peito. A variação do componente 2 esta correlacionada com o número de ramos secundários e terciários. (ver Tabela 2).....	27
3	Análise de regressão entre o componente 1 da PCA e a riqueza e abundância de insetos herbívoros. (a) riqueza de sugadores, (b) abundância sugadores. As curvas representam uma relação significativa ($p < 0.05$).....	28
4	Análise de regressão entre o componente 1 da PCA e a riqueza e abundância de insetos herbívoros. (a) riqueza de mastigadores, (b) abundância mastigadores. As curvas representam uma relação significativa ($p < 0.05$).....	29
5	Variáveis da estrutura do dossel medidos através dos transectos verticais. (sp) espécies arbóreas interceptadas pelo transecto vertical; (e) estratos interceptados pelo transecto vertical.....	49
6	Análise de componentes principais das variáveis da estrutura do dossel. A variação do componente 1 é determinada pela riqueza de árvores, somatório da altura dos estratos e altura máxima do dossel. A variação do componente 2 é determinada pela área foliar e número de estratos presentes no transecto vertical. (ver Tabela 2).....	50
7	Análise de regressão da riqueza e abundância de insetos herbívoros (variáveis resposta) em função do componente 1 da PCA (variável explicativa). (a) riqueza de mastigadores, (b) abundância mastigadores, (c) riqueza sugadores, (d) abundância de sugadores. (todos $p > 0.05$).....	51
8	Análise de regressão entre o componente 2 da PCA e a riqueza e	52

abundância de insetos herbívoros. (a) riqueza de mastigadores, (b) abundância mastigadores, (c) riqueza sugadores, (d) abundância de sugadores. As curvas representam uma relação significativa ($p < 0.05$).

LISTA DE TABELAS

	Pagina
1	Número de indivíduos e morfoespécies de insetos herbívoros..... 23
2	Peso das vadeáveis da arquitetura das árvores na variação dos componentes 1 e 2 obtidos, a partir da análise de componentes principais (PCA)..... 24
3	Análises de regressão múltipla da riqueza e a abundância de herbívoros (variáveis resposta) em função dos componentes principais obtidos a partir da PCA (variáveis explicativas)..... 25
4	Peso das variáveis da estrutura do dossel na variação dos componentes 1 e 2 obtidos a partir da análise de componentes principais (PCA)..... 47
5	Análises de regressão múltipla da riqueza e a abundância de herbívoros (variáveis resposta) em função dos componentes principais obtidos a partir da PCA (variáveis explicativas)..... 48

RESUMO

NEVES, Frederico de Siqueira, M.S., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2005.
Efeitos da estrutura do habitat sobre insetos herbívoros associados ao dossel.
Orientador: Carlos Frankl Sperber. Conselheiros: José Henrique Shoereder e Sérgio Pontes Ribeiro.

O dossel de florestas tropicais oferece uma grande diversidade de recursos que são essenciais para a manutenção da biodiversidade. Entretanto, poucos estudos verificaram os efeitos da estrutura do dossel sobre comunidades de insetos herbívoros em regiões tropicais. O objetivo deste estudo foi responder por que a diversidade de insetos herbívoros varia no dossel de uma floresta. Para isso foi testada a hipótese de que a abundância e riqueza de insetos herbívoros são afetadas pela estrutura do dossel em duas escalas espaciais distintas, verificando estes efeitos em duas guildas alimentares: insetos herbívoros sugadores e mastigadores. Foram amostrados 314 insetos herbívoros. A guilda de insetos herbívoros mastigadores foi mais rica e abundante, apresentando 91 morfoespécies e 235 indivíduos. Foi verificado que a estrutura do dossel influencia a abundância e riqueza de insetos herbívoros em diferentes escalas espaciais, de acordo com a guilda alimentar. Insetos herbívoros sugadores respondem aos efeitos da arquitetura da árvore hospedeira na escala local (arquitetura da árvore), aumentando a abundância e riqueza de espécies com o aumento do tamanho da árvore hospedeira. Já insetos herbívoros mastigadores aumentam sua abundância com o tamanho da árvore hospedeira, na escala local, e aumentam a sua abundância e a riqueza de espécies com a densidade foliar do dossel, na escala regiões do dossel. Ambas as guildas não são afetadas pela complexidade das copas das árvores ou pela riqueza de espécies de árvores.

ABSTRACT

NEVES, Frederico de Siqueira, M.S., Universidade Federal de Viçosa, February 2005.
Structure habitat effects of canopy insects herbivorous. Advisor: Carlos Frankl Sperber. Committee members: José Henrique Shoereder and Sérgio Pontes Ribeiro.

The canopy of tropical forests offers a large diversity of resources that are essential for the maintenance of the biodiversity. There is a lack of studies on the effects of canopy habitat structure upon herbivorous communities, mainly at tropical regions. The aim of this study was to answer why herbivorous insect diversity varies within the forest canopy. We tested the hypothesis that herbivores' abundance and species richness are affected by canopy structure, comparing two distinct spatial scales and two different feeding guilds: sap-sucking and chewing herbivores. We collected 314 herbivorous insect individuals. Herbivorous chewers was the richest and most abundant guild, with 91 morphospecies and 235 individuals. Canopy structure influences insect herbivore's abundance and species richness in different spatial scales, according to the herbivore's guild. Sap-sucking herbivores respond to plant architecture on a local spatial scale (tree architecture), increase their abundance and species richness with tree size. While chewing herbivores increase their abundance with tree size, and increase their abundance and species richness with leaf density within the canopy, on a larger spatial scale. Neither of the herbivorous guilds' species richness were affected by tree crown complexity nor tree species richness.

1 Introdução geral

Sistemas ecológicos são complexos e bastante imprevisíveis, devido às múltiplas interações existentes entre os organismos e o habitat que os compõem (Storch & Gaston 2004). Vários estudos tentam entender os mecanismos determinantes dos padrões de distribuição da biodiversidade encontrados em ecossistemas terrestres, em diferentes escalas temporais e espaciais (Bell *et al.* 1991, Ricklefs & Schluter 1993, Godfray & Lawton 2001, Storch & Gaston 2004, Turner 2004). Mecanismos como interações interespecíficas (Chesson 2000), quantidade de recursos (Price 1997), influência dos processos históricos e filogenéticos (Webb *et al.* 2002), e da estrutura do habitat (Bell *et al.* 1991, Cornell & Lawton 1992) são importantes para a determinação da riqueza (número de espécies) e abundância (número de indivíduos) em uma comunidade.

O termo “estrutura de habitat” já foi foco de uma série de estudos em ecologia (Bell *et al.* 1991). Estes estudos visam explicar os padrões de distribuição da biodiversidade através de características físicas e biológicas encontradas no habitat. Assim, uma série de termos como “estrutura”, “complexidade”, “arquitetura”, “heterogeneidade” e “diversidade” foram utilizados como sinônimos para descrever as características físicas e biológicas presentes no habitat em diversos ecossistemas (McCoy & Bell 1991). Como exemplo, Moran (1980) utilizou os termos arquitetura e complexidade estrutural representando a área espacial ocupada por espécies de planta, o tamanho e a forma destes vegetais. Crowder & Cooper (1982) utilizaram o termo complexidade estrutural para medir a densidade de macrófitas aquáticas e Coull & Weells (1983) utilizaram o mesmo termo para comparar área e volume de corais. Lawton (1983) e Strong *et al.* (1984) utilizaram o termo arquitetura de plantas representando o tamanho e a variedade de estruturas vegetais, tanto em forma quanto em persistência do recurso no habitat.

Dentre os ecossistemas terrestres, o dossel de florestas tropicais apresentam-se como um dos ecossistemas mais biodiversos e ao mesmo tempo um dos menos estudados (Erwin 1983, Stork *et al.* 1997, Basset *et al.* 2003). A dificuldade na definição de metodologias amostrais replicáveis e

factíveis, diante dos obstáculos físicos de acessar o dossel, são as principais razões que restringem o progresso deste tipo de pesquisa (Stork *et al.* 1997, Basset *et al.* 2003).

O dossel florestal é definido como o conjunto de copas arbóreas, suas folhas, galhos, ramos, epífitas, espaços e microclimas associados (Basset *et al.* 1992, Parker 1995, Stork *et al.* 1997, Moffett 2000). Nas florestas tropicais, o dossel é um habitat que oferece uma vasta diversidade de recursos fundamentais para a manutenção da diversidade biológica (Stork *et al.* 1997, Basset *et al.* 2003), sendo a principal região de assimilação de energia e produção primária (Lowman & Nadkarni 1995), além de um habitat excepcionalmente rico em recursos orgânicos e em diversidade de consumidores primários (Basset *et al.* 2003). Entretanto, o número de espécies, padrões de variação da diversidade entre tipos florestais e os mecanismos determinantes destes padrões estão ainda por serem entendidos (Basset *et al.* 2003, Ribeiro *et al.* 2003).

Como em todos os demais ecossistemas terrestres, os insetos são os animais mais diversos e abundantes em associação com os dosséis. Desta forma, os mecanismos importantes para a manutenção destes artrópodes e os efeitos destes no restante da comunidade são aspectos fundamentais a serem considerados em estudos de ecologia de dosséis (Basset *et al.* 2003). Assim, o presente estudo teve como objetivo responder a pergunta: Por que a diversidade de insetos herbívoros varia no dossel de uma floresta tropical? Para isso foi verificado o efeito da estrutura do habitat de dossel em duas escalas distintas; uma escala menor, a copa da árvore hospedeira, e uma escala mais ampla, um transecto vertical incluindo todos os estratos de uma região do dossel.

Para facilitar o entendimento dos mecanismos envolvidos em cada escala espacial, o trabalho foi dividido em dois capítulos:

- **Capítulo 1.** Efeitos da arquitetura da copa da árvore sobre insetos herbívoros: estrutura ou tamanho do habitat? Neste capítulo foram avaliados os efeitos da arquitetura da copa das árvores hospedeira sobre a riqueza e abundância de insetos herbívoros associados.

- **Capítulo 2.** Efeitos da estrutura do dossel sobre a riqueza e abundância de insetos herbívoros. Neste capítulo foram avaliados os efeitos da estrutura do dossel sobre a riqueza e abundância de

insetos herbívoros presentes em uma escala mais ampla, um transecto vertical incluindo todos os estratos de uma região do dossel.

2 Efeitos da arquitetura da copa da árvore sobre insetos herbívoros: estrutura ou tamanho do habitat?

Efeitos da arquitetura da copa da árvore sobre insetos herbívoros: estrutura ou tamanho do habitat?

Frederico de Siqueira Neves^{1, 2}, Janaina Pizzatti Soares³, Ricardo Ildefonso Campos⁴, Sérgio Pontes Ribeiro³ & Carlos Frankl Sperber⁵

¹Programa de Pós-graduação em Entomologia, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil, ²Departamento de Biologia Geral, Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros, MG, Brasil, ³Departamento de Geologia, Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, MG, Brasil, ⁴Departamento de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG, Brasil, ⁵Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil

Correspondência:

Frederico de Siqueira Neves
Departamento de Biologia Geral - C.P. 486
CCBS / Universidade Estadual de Montes Claros
39401-089 Montes Claros, Minas Gerais, Brasil
Fone: 55 38 3229 8190
Fax: 55 38 3229 8298
E-mail: frederico.neves@unimontes.br

Resumo

1. Estudos que avaliam os efeitos da arquitetura de plantas sobre a riqueza e abundância de insetos herbívoros associados são escassos, especialmente em dosséis de florestas tropicais. Neste sentido, este estudo teve como objetivo responder a pergunta: Por que a diversidade de insetos herbívoros varia entre árvores em uma floresta tropical?

2. Para responder a essa pergunta, foi testada a predição da hipótese de que a riqueza e abundância de herbívoros são afetadas pela arquitetura de copa da árvore, desconsiderando a espécie arbórea, além de verificar se guildas diferentes de herbívoros (mastigadores e sugadores) respondem de forma distinta aos efeitos da arquitetura da planta hospedeira.

3. Foi amostrado um total de 314 insetos herbívoros. A guilda mais rica e abundante foi a de herbívoros mastigadores, com 91 morfoespécies e 235 indivíduos. Dentre os herbívoros mastigadores a família mais abundante foi Curculionidae, com 79 indivíduos. Já para a guilda de herbívoros sugadores a família mais abundante foi Psyllidae, com 12 indivíduos.

4. Parte significativa da variação da riqueza e abundância de herbívoros sugadores foi explicada pela circunferência à altura do peito, altura total da planta, altura da copa e nível máximo de ramificação, principais variáveis arquitetônicas da planta hospedeira correlacionadas com componente 1 de uma análise de componentes principais. Entretanto, para a guilda de herbívoros mastigadores, o componente 1 explicou somente a variação da abundância, e não de sua riqueza.

5. A variação da riqueza e da abundância de insetos sugadores e mastigadores não foi explicada pelo número de ramos primários e secundários, principais parâmetros arquitetônicos da planta hospedeira representados pelo componente 2 da análise de componentes principais.

6. Os resultados do presente estudo mostram que tanto a riqueza quanto a abundância de herbívoros sugadores e a abundância de herbívoros mastigadores estão positivamente relacionados ao aumento do tamanho da planta hospedeira.

7. Este estudo evidencia a importância da arquitetura das árvores para a manutenção de uma maior riqueza e abundância de herbívoros especialistas. Assim, ressaltamos a importância da conservação de árvores de arquitetura mais complexa em florestas tropicais.

Palavras-chave: área *per se*, escala espacial, herbívoros especialistas, guilda, qualidade e quantidade de recursos.

2.1 Introdução

Insetos herbívoros, além de utilizarem a planta hospedeira como recurso alimentar, utilizam a vegetação como sítio de oviposição, nidificação, abrigo contra flutuações temporais de temperatura e umidade e proteção contra inimigos naturais (Lawton 1983, Price 1997, Novotny *et al.* 2003). Ao encontrar tais características, o inseto estabelece fidelidade pela planta hospedeira (Bernays & Grahan 1988) ou pelo conjunto de condições disponíveis nas copas que formam o habitat de dossel (Ribeiro *et al.* 2005).

A diversidade de insetos herbívoros associada a uma planta hospedeira é afetada por pressões exercidas tanto pelo primeiro quanto pelo terceiro níveis tróficos (Strong *et al.* 1984, Price *et al.* 1996, Hunter *et al.* 1997, Fagundes *et al.* 2005). Entretanto, em sistemas tri-tróficos, as influências do primeiro nível trófico sobre os demais são consideradas preponderantes para a estrutura da comunidade (Ohgushi 1992, Price 1992, 2002, Hunter *et al.* 1997). Dessa forma, várias características da planta hospedeira afetam a distribuição de seus herbívoros associados, como defesas químicas e físicas (Southwood 1986, Taper & Case 1987, Abrahamson 1989, Ribeiro *et al.* 1994, Cornelissen & Fernandes 2001), conteúdo de água e nutrientes dos tecidos (Waring & Price 1990, Rossi & Stiling 1998), variações fenológicas em taxas de crescimento, produção de folhas, flores e frutos (Price 1991, Horner *et al.* 1999, Ngakan & Yukawa 1997, Espírito-Santo & Fernandes 1998, Rehill & Schultz 2000) e complexidade arquitetônica (Moran 1980, Lawton 1983, Denno & Roderick 1991, Denno 1994, Alonso & Herrera 1996, Marquis *et al.* 2002, Espírito-Santo 2004).

Dentre as características listadas acima, a arquitetura da planta está entre os mecanismos menos compreendidos (veja Marquis 1992, Espírito-Santo 2004). Os termos “arquitetura de plantas”, “complexidade estrutural” e “complexidade arquitetônica” já foram utilizados como sinônimos para descrever uma vasta gama de características vegetais (Hallé *et al.* 1978, Lawton 1983, Alonso & Herrera 1996, Marquis *et al.* 2002, Espírito-Santo 2004). Do ponto de vista

botânico, a arquitetura tem um sentido mais geral, definida como a organização morfológica da planta (Sussex & Kerk 2001). Esta organização é o resultado do padrão de ramificação dos indivíduos, que é determinado geneticamente e dependente da função e destino dos meristemas (Küppers 1989, Sussex & Kerk 2001). Entretanto, plantas pertencentes a *taxa* não relacionados podem apresentar o mesmo modelo arquitetural (Hallé *et al.* 1978). Neste sentido, a arquitetura de uma planta pode ser resultado da influência das condições ambientais, como características do solo e luminosidade do ambiente, além das características genéticas (Bongers & Sterck 1998, Sterck *et al.* 2001). Por outro lado, há um número limitado de modelos arquiteturais possíveis, e certos habitats podem selecionar arquiteturas convergentes (Hallé *et al.* 1978).

Investigações sobre os efeitos da complexidade estrutural das plantas sobre insetos se iniciaram no final da década de 1970 e foram revisados por Lawton (1983) e Strong *et al.* (1984). Segundo estes autores, a arquitetura de uma planta compreende o tamanho, que é a expansão de tecidos da planta em diferentes posições no espaço, e a variedade de estruturas, tanto em forma quanto em persistência do recurso no habitat. Vários componentes da estrutura da vegetação, como textura e arquitetura, emergem da literatura como mecanismos importantes para a determinação da riqueza e abundância de insetos herbívoros (Denno & Roderick 1991). A textura da vegetação inclui vários atributos como densidade das plantas, distribuição geográfica da espécie hospedeira e diversidade local de vegetais (Kareiva 1983). Além disso, plantas hospedeiras podem variar quanto ao tamanho e estrutura, formando diferentes padrões arquiteturais (Southwood *et al.* 1979, Lawton 1983). Em conjunto, esses componentes representam o habitat utilizado por insetos herbívoros (Strong *et al.* 1984, Denno 1994, Novotny *et al.* 2003).

Diversos estudos, ao definirem arquitetura, utilizaram características como altura da planta, padrão de ramificação, persistência e densidade de folhas, flores e frutos, que indicassem sua complexidade estrutural e fossem importantes para a biologia dos insetos herbívoros (Kareiva & Sahakian 1990, Alonso & Herrera 1996, Denno & Roderick 1991, Larson & Whitham 1997, Marquis *et al.* 2002, Espírito-Santo 2004). A maioria destes estudos abordou os efeitos diretos do

tamanho e diversidade de recursos oferecidos pelas plantas, incluindo espaço livre de inimigos naturais (Bernays & Gahan 1988, Ribeiro *et al.* 2005), sobre a riqueza e abundância de insetos herbívoros de vida livre (Moran 1980, Lawton 1983, Kareiva & Sahakian 1990, Alonso & Herrera 1996, Hayson & Coulson 1998, Marquis *et al.* 2002). Neste sentido, Lawton (1983) verificou que a riqueza de herbívoros associados a uma planta hospedeira aumenta com o porte da planta, de ervas para arbustos e destes para árvores. O fator determinante deste padrão é o aumento da área do recurso disponível (distribuição geográfica) para os insetos, devido à uma série de mecanismos correlacionados a área da planta (Lawton 1983). Da mesma forma, Barrios (2003) verificou que existe uma maior riqueza e abundância de insetos herbívoros em árvores adultas, se comparadas a plântulas, em uma floresta tropical no Panamá.

Guildas diferentes de insetos podem responder de forma distinta aos efeitos da área de distribuição da planta hospedeira em diferentes escalas espaciais (Strong *et al.* 1984, Denno & Roderick 1991). O aumento da área geográfica ocupada pela planta hospedeira explica 32 % da variância de insetos minadores (Lawton 1983). O mesmo mecanismo explica somente 16% da variação de herbívoros sugadores (Claridge & Wilson 1981), enquanto que a distribuição geográfica da planta hospedeira explica de 19 a 90% da variação da riqueza de herbívoros mastigadores (Strong *et al.* 1984, Denno & Roderick 1991).

Da mesma forma, vários estudos têm demonstrado que os mecanismos importantes para determinar a riqueza e abundância em comunidades de herbívoros podem exercer pressões diferentes, dependendo da guilda de herbívoro estudada (Weis & Berenbaum 1989, Denno & Roderick 1991, Crawley 1983). É razoável supor que guildas que apresentam maior grau de monofagia, como herbívoros sugadores (Denno & Perfect 1994), devem responder mais localmente, na escala da planta hospedeira, à qualidade e quantidade do recurso. Já guildas mais polífagas, como herbívoros mastigadores (Ødegaard 2000, 2003), devem responder à presença do recurso em uma escala mais ampla, como regiões de um dossel florestal (Neves *et al.* em preparação, ver capítulo 2).

Em florestas tropicais, a produção primária e a diversidade biológica estão distribuídas de forma não aleatória, sendo que as condições bióticas variam entre os estratos florestais (Basset *et al.* 2003). O dossel superior, diretamente exposto a uma intensa radiação solar, apresenta-se como a região que concentra a maior densidade de folhas, principalmente jovens, flores e sementes, se comparado aos estratos inferiores (Parker 1995, Hallé 1998). Copas que atingem um estrato superior na floresta, passando de um habitat de sub-bosque para o habitat de dossel, tornam-se expostas a diferentes características microclimáticas, tais como maior intensidade luminosa e menor umidade. Dessa forma, o simples fato da árvore alcançar o dossel pode causar modificações nas condições do habitat planta hospedeira e afetar a fauna de insetos associados (Basset *et al.* 1992).

Alguns estudos visam entender o efeito da disponibilidade de nutrientes no solo e da luminosidade local nos padrões arquitetônicos de árvores que formam os dosséis florestais (Hallé *et al.* 1978, Bonges & Sterck 1998, Bell *et al.* 1999, Sterck *et al.* 2001), entretanto poucos estudos relacionam a arquitetura da planta hospedeira com a riqueza e abundância de herbívoros associados (Espírito-Santo 2004). Este estudo tem como objetivo responder: Por que a diversidade de insetos herbívoros varia entre árvores em uma floresta tropical?

Para isso, foi testada a predição da hipótese de que a riqueza e abundância de herbívoros são afetadas pela arquitetura da copa da árvore, desconsiderando a espécie arbórea, além de verificar se guildas diferentes de herbívoros (mastigadores e sugadores) respondem de forma distinta à arquitetura da planta hospedeira.

2.2 Métodos

2.2.1 Área de estudo

O Parque Estadual do Rio Doce (PERD) é atualmente a maior reserva de floresta tropical do Estado de Minas Gerais, com área de 35.974 ha. O Parque está localizado no Vale do Aço, região

leste de Minas Gerais, entre as coordenadas 19°48'18'' - 19°29'24''S e 42°38'30'' - 42°28'18''W. Abrange parte dos municípios de Marliéria, Dionísio e Timóteo, sendo limitado pelo Rio Doce a leste e o Rio Piracicaba ao norte (IEF 1994).

O PERD situa-se no domínio da Mata Atlântica, um dos biomas prioritários para a conservação da biodiversidade (Myers *et al.* 2000). Destaca-se, ainda, por ser considerado um dos últimos redutos de Mata Atlântica sob proteção legal em Minas Gerais. A altitude local varia entre 230 e 515m acima do nível do mar (SOCT 1981). O clima é do tipo Aw (Tropical Quente Semi-Úmido), com estações chuvosa (outubro – março) e seca (abril – setembro) bem definidas (Gilhuis 1986). A formação vegetal predominante do PERD é do tipo floresta estacional semidecidual (Lopes 1988), caracterizada por uma moderada a alta porcentagem (20 a 50%) de árvores caducifólias (Velloso *et al.* 1991). Entretanto, existe uma grande heterogeneidade de fisionomias florestais dentro do Parque, como regiões de matas mais úmidas e regiões com alta deciduidade de folhas.

O parque compreende formações geomorfológicas diferenciadas quanto a relevo, origem, tempo geológico/evolutivo, dinâmicas de erosão e lixiviação de nutrientes. Abaixo descrevemos as regiões amostradas:

- Mata do Gambá: dossel descontínuo, de cerca de 20 metros de altura, sub-bosque com presença de gramíneas, herbáceas e arbustivas (bambus). Parte sobre o topo de interflúvios, com o solo não movimentado (eluvial) e a outra parte sobre rampa de colúvio, encosta de inclinação leve, formada por solos movimentados, responsáveis pelo barramento dos canais fluviais;
- Trilha da Teresa: dossel contínuo, de cerca de 45 metros, sub-bosque sem gramíneas. Sobre aluviões de paleoleito abandonado em função de movimentos tectônicos ocorridos no passado geológico;
- Mata do Macuco: dossel fechado, de cerca de 30 metros de altura, sub-bosque sem gramíneas. Parte sobre aluviões de paleoleito, e outra parte sobre solo movimentado formando rampa de colúvio. A outra parte, ainda, mais baixa, com dossel descontínuo, sobre topos de interflúvios.

2.2.2 Desenho amostral:

Um aspecto importante deste desenho é a distribuição dos pontos entre feições geológicas e entre regiões com fisionomias distintas dentro do Parque. Para que os testes das hipóteses tenham poder explicativo generalizável e representativo das distintas condições que compõem a heterogeneidade florestal (Beck 1997, Crawley 2002), a amostragem foi realizada em três formações geomorfológicas (topo de interflúvios, rampa de colúvio e aluviões de paleoleito). Na região denominada Mata do Gambá foram amostradas as feições topo de interflúvios e rampa de colúvio; na região Trilha da Teresa foi amostrado paleoleito; na Mata do Macuco foram amostrados paleoleito, rampa de colúvio e topo de interflúvio. Dessa forma, as amostragens foram realizadas em 30 pontos arbitrariamente distribuídos nas três regiões descritas anteriormente. Em cada ponto foram amostradas quatro árvores, com circunferência à altura do peito mínima de 12 cm, totalizando 120 árvores. O primeiro ponto de cada região localizava-se a uma distância mínima de 40 metros da borda da mata, a fim de minimizar o efeito de borda. A partir do primeiro ponto, seguiu-se um transecto pela mata, e a cada 50 metros foi marcado um novo ponto. Todas as amostras foram feitas a pelo menos sete metros do solo.

2.2.3 Medida das variáveis arquitetônicas

Em cada uma das 120 árvores amostradas foram medidos cinco parâmetros arquitetônicos da planta hospedeira (Fig. 1):

- Altura total: altura entre o ponto mais alto da copa até o solo, medida com trena, por meio de escalada (Fig. 1);
- Altura da copa: distância entre o ponto mais alto da copa até a primeira ramificação central (fuste) medida com trena, por meio de escalada (Fig. 1);

- Circunferência à altura do peito: circunferência do tronco medida com trena a 1,3 metros do solo;
- Contagem dos ramos primários e secundários: contagem do número de ramos primários (os primeiros a saírem do tronco) e do número de ramos secundários (aqueles que emergem dos primários) (Fig.1);
- Nível máximo de ramificação: número de vezes em que um ramo se divide originando dois outros de diâmetro menor, contado a partir da primeira subdivisão do tronco até a última ramificação (Fig. 1). Para executar esta medida foram escolhidos arbitrariamente três locais diferentes na copa de cada árvore e posteriormente calculado o valor médio (Fig. 1).

2.2.4 Acesso ao dossel e coleta de insetos

O acesso ao dossel foi realizado através da técnica de escalada livre em corda, com auxílio de um arborista do PERD. Em cada árvore amostrada, os insetos foram coletados pelo método de batimento. Este método consiste na utilização de um guarda-chuva entomológico, que segue os padrões propostos por Basset (1999), modificados por Ribeiro *et al.* (2005). Esse instrumento é composto por duas varetas de madeira presas de forma sobreposta e perpendicular por um parafuso, formando uma armação simples em forma de cruz. Essa armação é revestida por um lençol branco, que é preso nas quatro pontas das varetas de madeira. O lençol possui uma abertura circular, onde os insetos são “varridos” para dentro de sacos plásticos que ficam acoplados nesta abertura. Assim, para a coleta por batimento foi escolhida arbitrariamente uma região na copa da planta onde, com a utilização de um bastão de madeira, foram feitas 10 batidas, de forma que os insetos presentes no ramo caíssem sobre o guarda-chuva e fossem coletados.

Em cada árvore amostrada, foi determinada a riqueza de “morfoespécies” (unidades taxonômicas operacionais) e a abundância total de insetos herbívoros de vida livre. Os espécimes herbívoros coletados foram agrupados em duas guildas, sugadores e mastigadores, de acordo com Weis & Berenbaum (1989). Posteriormente os herbívoros foram identificados em nível de família, com o auxílio de chaves de identificação de insetos (Borror *et al.* 2002) e comparação de espécimes

em coleções zoológicas do Laboratório de Ecologia Evolutiva de Herbívoros de Dossel e Sucessão Natural – ICEB, UFOP e do Museu de Entomologia da UFV. A guilda de insetos sugadores é composta por formas adultas e jovens das ordens Auchenorrhyncha, Sternorrhyncha e famílias herbívoras da ordem Heteroptera (segundo Borror *et al.* 2002). Já a guilda de mastigadores é composta por indivíduos da família Phasmidae (ordem Phasmatodea) e por formas adultas de famílias herbívoras das ordens Coleoptera e Orthoptera, (segundo Costa *et al.* 1988, Borror *et al.* 2002). Após a identificação da família, os herbívoros foram separados em morfoespécies utilizando caracteres morfológicos externos. Todos os insetos coletados foram depositados na coleção temática de Zoologia do Departamento de Ciências Biológicas do Instituto de Ciências Exatas e Biológicas da Universidade Federal de Ouro Preto.

2.2.5 Análises estatísticas

Para testar a predição da hipótese de que a riqueza e abundância de herbívoros (sugadores e mastigadores) são afetadas pela arquitetura da árvore hospedeira, foi realizada primeiramente uma análise de componentes principais (PCA). Através dessa análise, a variação dos cinco parâmetros arquitetônicos medidos em 120 árvores foi reduzida em apenas dois componentes principais. A análise de componentes principais foi utilizada pelo fato de os cinco parâmetros arquiteturais medidos não serem ortogonais, ou seja, os parâmetros medidos não são independentes, sendo desaconselhável o uso de uma análise de regressão múltipla (Crawley 2002). Análises semelhantes foram utilizadas em estudos que avaliaram o efeito de características foliares (Peeters 2002) e da arquitetura da planta sobre insetos herbívoros (Espírito-Santo 2004).

Posteriormente, foram realizadas quatro análises de regressão múltipla independentes, utilizando a riqueza e a abundância de herbívoros sugadores e mastigadores, como variáveis resposta e os dois componentes principais como variáveis explicativas. As análises de regressão múltipla foram realizadas através de modelos lineares generalizados (Crawley 2002). Os modelos completos foram ajustados utilizando-se erros Poisson (Crawley 2002), com a significância sendo

avaliada através da omissão dos termos não significativos, a partir do modelo completo. Os modelos completos foram submetidos a análises de resíduos (Crawley 2002) para avaliar a adequação do modelo de distribuição de erros. A análise de componentes principais (PCA) foi realizada utilizando-se o software Systat 8.0 for Windows (1998), enquanto as análises de regressão múltipla e a crítica aos modelos foram realizadas através do software R (R Development Core Team 2004).

2.3 Resultados

Foi amostrado um total de 314 insetos herbívoros, sendo que a guilda mais rica e abundante foi a de herbívoros mastigadores, apresentando 91 morfoespécies e 235 indivíduos. A ordem mais abundante foi Coleoptera, apresentando 211 indivíduos, seguida por Auchenorrhyncha, com 44 indivíduos. Dentre os herbívoros mastigadores a família mais importante foi Curculionidae, com 79 indivíduos. Já para a guilda de herbívoros sugadores a família mais abundante foi Psyllidae, com 12 indivíduos (Tabela 1).

O primeiro componente da PCA (componente 1) explicou 48,8 % da variação dos parâmetros medidos da arquitetura das árvores, enquanto o segundo (componente 2) explicou 27 % (Fig. 2, Tabela 2). No componente 1, os parâmetros da arquitetura da planta de maior peso foram: circunferência à altura do peito, altura total, altura da copa e nível máximo de ramificação, respectivamente (Tabela 2). Para o componente 2, os parâmetros arquitetônicos de maior importância foram o número de ramos primários e o número de ramos secundários, respectivamente (Tabela 2).

O componente 1 explicou parte significativa da variação da riqueza e abundância de herbívoros sugadores ($p < 0,05$) (Tabela 3 e Fig. 3). O componente 1 explicou somente parte da variação da abundância de herbívoros mastigadores ($p < 0,05$) (Tabela 3 e Fig. 4b) e não a variação da riqueza desta guilda ($p > 0,05$) (Tabela 3 e Fig. 4a). A riqueza e abundância de herbívoros sugadores e a abundância de herbívoros mastigadores responderam positivamente ao aumento da circunferência à altura do peito, altura total, altura da copa e nível máximo de ramificação.

O componente 2 não explicou a variação da abundância ou da riqueza de nenhuma das guildas (Tabela 3), sendo retirado dos modelos mínimos adequados. Dessa forma, tanto a riqueza quanto a abundância de ambas as guildas de herbívoros não foram correlacionadas com a presença de ramos secundários e terciários.

2.4 Discussão

A guilda de maior importância no dossel foi a de herbívoros mastigadores, apresentando a família Curculionidae (ordem Coleoptera) como a mais abundante e a família Psyllidae (ordem Sternorrhyncha) como a mais abundante dentre os herbívoros sugadores. Esses resultados são semelhantes a outros trabalhos realizados no dossel de regiões tropicais (Hammond *et al.* 1996, Kitching *et al.* 1997, Guilbert 1997), que apresentaram a ordem Coleoptera, com a família Curculionidae, como a mais abundante dentre os herbívoros mastigadores e a família Psyllidae a mais abundante dentre os herbívoros sugadores. Além disso, Basset *et al.* (2001) em um estudo realizado em florestas do Panamá, que também utilizou coletas por batimento, obtiveram amostragens dominadas por indivíduos das famílias Chrysomelidae e Curculionidae.

Tanto a riqueza quanto a abundância de herbívoros sugadores e a abundância de herbívoros mastigadores estão positivamente correlacionadas com as características arquitetônicas da planta, representadas pelo componente 1. O aumento deste componente é determinado pelo aumento da circunferência à altura do peito, altura total, altura da copa e nível máximo de ramificação. O aumento desses parâmetros arquitetônicos indica o aumento do tamanho da árvore em várias dimensões. Assim, podemos concluir que tanto a riqueza quanto a abundância de herbívoros sugadores e a abundância de herbívoros mastigadores estão positivamente correlacionados ao aumento do tamanho da planta hospedeira, desconsiderando a espécie arbórea estudada.

Estudos realizados em florestas tropicais têm encontrado uma maior riqueza e abundância de herbívoros em árvores adultas, ou grandes árvores presentes no dossel, se comparadas a árvores jovens ou que estão presentes no sub-bosque (Basset *et al.* 1992, 2001). Em um estudo com a espécie arbórea *Castilla elastica* (Moraceae) em florestas do Panamá, foi verificado que árvores adultas sustentam uma maior riqueza e abundância de espécies de insetos herbívoros se comparadas a plântulas da mesma espécie (Barrios 2003). Da mesma forma, em um estudo com a espécie arbórea *Anadenanthera macrocarpa* (Mimosaceae), no Parque estadual do Rio Doce (Brasil), foi

verificado que existe uma relação positiva entre a altura da planta hospedeira e a riqueza e abundância de herbívoros de vida livre (Ricardo Campos, comunicação pessoal). Entretanto, Le Corff & Marquis (1999) verificaram que a densidade de herbívoros não varia entre o dossel e o sub-bosque em duas espécies do gênero *Quercus*, mas observaram uma relação positiva entre a qualidade nutricional da folha e a densidade de insetos herbívoros.

Muitas hipóteses alternativas foram propostas para explicar o aumento da diversidade de espécies em áreas maiores em diferentes escalas espaciais (Rosenzweig 1995). O padrão da maior diversidade de organismos em áreas maiores é determinado por vários mecanismos relacionados à área, conhecidos como efeitos da área *per se* (Lawton 1983, Rosenzweig 1995). Dentre esses mecanismos, destacam-se a hipótese da amostragem passiva, segundo a qual será encontrada maior diversidade de organismos em áreas maiores simplesmente pelo fato de que áreas maiores apresentam amostras maiores (Connor & McCoy 1979). As hipóteses das taxas de imigração (Osman 1977) e extinção (Simberloff 1976) que predizem a existência de maiores densidades de espécies em áreas maiores devido às taxas de imigração serem superiores e as taxas de extinção inferiores, se comparadas a áreas menores. A hipótese da influência de distúrbios naturais ou antrópicos, a qual prediz que será amostrada uma maior diversidade de organismos em áreas maiores pelo fato de o efeito de um distúrbio em uma área menor acarretar uma maior perda de espécies se comparado ao efeito do mesmo distúrbio em uma área maior (Sousa 1979). A hipótese da heterogeneidade de habitats, que prediz que em áreas maiores será amostrada uma maior diversidade de organismos pelo fato de áreas maiores apresentarem uma maior heterogeneidade de habitats, sustentando uma fauna mais rica de organismos especialistas (Paine & Levin 1981, Triants *et al.* 2003).

Já na escala da planta hospedeira, vários mecanismos podem ser responsáveis pelo aumento da riqueza e abundância de herbívoros com o aumento do tamanho da planta. Plantas maiores são mais aparentes e dessa forma, mais facilmente colonizadas (Lawton 1983). A taxa de recolonização de ramos em árvores maiores deve ser superior a árvores menores (ver Rey 1981). Dessa forma,

após um distúrbio, permanecer em árvores maiores é mais provável do que em árvores menores, sugerindo que árvores menores devem perder espécies herbívoras mais facilmente se comparadas a árvores maiores (ver Sousa 1979). Além disso, árvores maiores estão presentes no ambiente há mais tempo se comparadas a plântulas, dessa forma podem armazenar uma riqueza e abundância maior de espécies simplesmente devido à fidelidade estabelecida pelo habitat (ver Ribeiro *et al.* 2005).

Alonso & Herrera (1996) sugeriram que ao encontrar uma planta de tamanho maior o herbívoro reduz os custos com locomoção, além de diminuir a susceptibilidade ao ataque por parasitóides e predadores (Bernays 1997) e os riscos de predação acidental por herbívoros maiores, como vertebrados (Milewski *et al.* 1991, Palo *et al.* 1993). Além disso, formigas representam entre 20 e 40 % de todos os animais associados ao dossel de uma floresta (Hunt 2003), e dessa forma os organismos associados a estes habitats estão sujeitos a um elevado risco de predação (Novotny *et al.* 1991, 2003). Neste sentido, permanecer em árvores maiores é vantajoso pois a probabilidade de ser encontrado por um predador é menor. Entretanto, plantas maiores também sustentam uma maior riqueza e abundância de formigas (Ricardo Campos, comunicação pessoal). Dessa forma, ainda não está elucidado se a probabilidade de ser predado é maior em árvores maiores ou em árvores menores (ver Barrios 2003).

Herbívoros monófagos como os sugadores (Denno & Perfect 1994), além de estarem sujeitos aos mecanismos descritos acima, são beneficiados pelo aumento da quantidade do recurso alimentar (Stiling & Moon 2005), possibilitando um aumento da densidade populacional (Price 1997), resultado confirmado no presente estudo.

Já para herbívoros mastigadores, embora alguns estudos tenham verificado uma maior riqueza e abundância de herbívoros mastigadores em árvores adultas se comparadas a indivíduos imaturos da mesma espécie (Basset 2001, Barrios 2003, Ricardo Campos, comunicação pessoal), no presente trabalho este padrão não foi encontrado. Barrios (2003) verificou que a maior riqueza e abundância de herbívoros mastigadores estava associada à presença de um maior número de folhas

jovens em indivíduos adultos. Esse resultado foi também encontrado em outros estudos, que verificaram que a riqueza de coleópteros polípagos é diretamente associada à presença de folhas jovens (Basset 1991, 2001, Ødegaard 2003). No presente estudo, o aumento do tamanho das árvores pode não estar associado ao aumento do número de folhas jovens nas mesmas, uma vez que o estudo foi realizado utilizando-se espécies de árvores distintas. Dessa forma, somente a abundância de algumas espécies de coleópteros especialistas, e não sua riqueza, respondem positivamente ao aumento do tamanho da planta hospedeira, devido provavelmente aos mesmos mecanismos que afetam os herbívoros sugadores.

No presente trabalho, através da análise de componentes principais, foi possível separar o efeito do tamanho da planta (componente 1), discutido anteriormente, do efeito da complexidade do padrão de ramificação da planta hospedeira (componente 2). Assim, não foi verificada uma relação significativa entre insetos herbívoros e o padrão de ramificação da planta hospedeira, ou intensidade de ramificação dentro de um dado volume de copa. Embora outros estudos indiquem uma relação positiva entre o aumento da complexidade do habitat e a riqueza e densidade de insetos herbívoros (Lawton 1983, Morse *et al.* 1988, Denno & Roderick 1991, Denno 1994). A maior parte destes estudos não distingue o efeito da área *per se* do efeito da complexidade ou estrutura do habitat, e dessa maneira, os efeitos da complexidade do habitat se confundem muitas vezes com o efeito da área (Lawton 1983, Denno & Roderick 1991). Já Marquis *et al.* (2002) verificaram que a arquitetura da planta hospedeira afeta diretamente a abundância de lepidópteros construtores de abrigo, e que plantas com folhas mais próximas suportam uma abundância maior se comparadas a plantas com folhas mais espaçadas. Dessa forma, estudos experimentais devem ser realizados para verificar o efeito da complexidade separadamente do efeito da área *per se*, na riqueza e abundância de herbívoros associados ao dossel.

No presente estudo fica evidenciado a importância da arquitetura das árvores, principalmente o efeito do tamanho da planta na riqueza e abundância de insetos herbívoros

especialistas. Assim, ressaltamos a importância da conservação de árvores de grande porte em florestas tropicais, independente do padrão de ramificação apresentado.

Tabela 1. Número de indivíduos e morfoespécies de insetos herbívoros.

<i>Taxa</i>	<i>Riqueza</i>	<i>Abundância</i>
Sternorrhyncha		
Psyllidae	8	12
Auchenorrhyncha		
Achilidae	1	2
Cicadellidae	6	10
Cixiidae	1	1
Derbidae	1	1
Flatidae	3	3
Membracidae	3	3
Tropiduchidae	1	1
Ninfas	17	23
Heteroptera		
Coreidae	1	1
Lygaeidae	2	2
Miridae	4	7
Pentatomidae	1	2
Phloeidae	1	2
Tingidae	2	4
Ninfas	6	6
Coleoptera		
Aderidae	1	2
Anobiidae	3	12
Brenthidae	4	23
Bostrichidae	1	2
Buprestidae	1	1
Cerambycidae	1	1
Chrysomelidae	15	61
Curculionidae	36	79
Elateridae	3	4
Lathridiidae	1	1
Lycidae	2	2
Mordellidae	1	1
Phalacridae	4	5
Scarabaeidae	1	1
Tenebrionidae	5	16
Phasmatodea		
Phasmidae	2	3
Orthoptera		
Tettigonidae	2	3
Acrididae	8	17
Total	149	314

Tabela 2. Peso das vadeáveis da arquitetura das árvores na variação dos componentes 1 e 2 obtidos, a partir da análise de componentes principais (PCA).

Parâmetro	Componente	
	1	2
Altura total	0.86	0.30
Altura da copa	0.77	0.31
Circunferência à altura do peito	0.87	0.22
Ramos primários	-0.43	0.84
Ramos secundários	-0.45	0.83
Nível máximo de ramificação	0.67	0.06
Percentagem da variação	48.75	27.04

Tabela 3. Análises de regressão múltipla da riqueza e a abundância de herbívoros (variáveis resposta) em função dos componentes principais obtidos a partir da PCA (variáveis explicativas).

Termo			Variável resposta							
			Sugadores				Mastigadores			
			Riqueza		Abundância		Riqueza		Abundância	
	g.l.	g.l.do resíduo	F	p	F	p	F	p	F	p
Modelo nulo		119								
Componente 1	1	118	4,65	0,031	9,412	0,002	1,27	0,261	12,082	<0,001
Componente 2	1	117	0,19	0,664	0,041	0,840	0,28	0,597	1,238	0,266

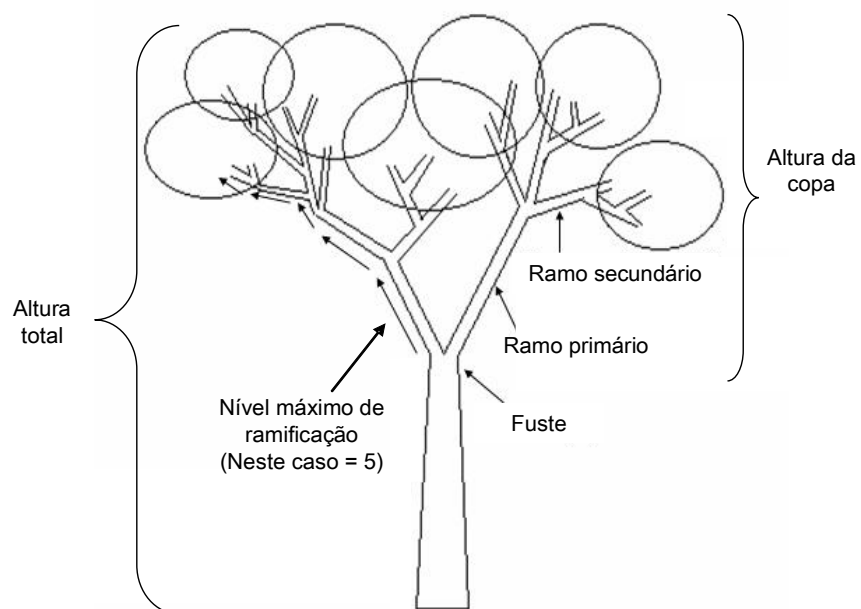


Figura 1.

Variáveis da arquitetura das árvores.

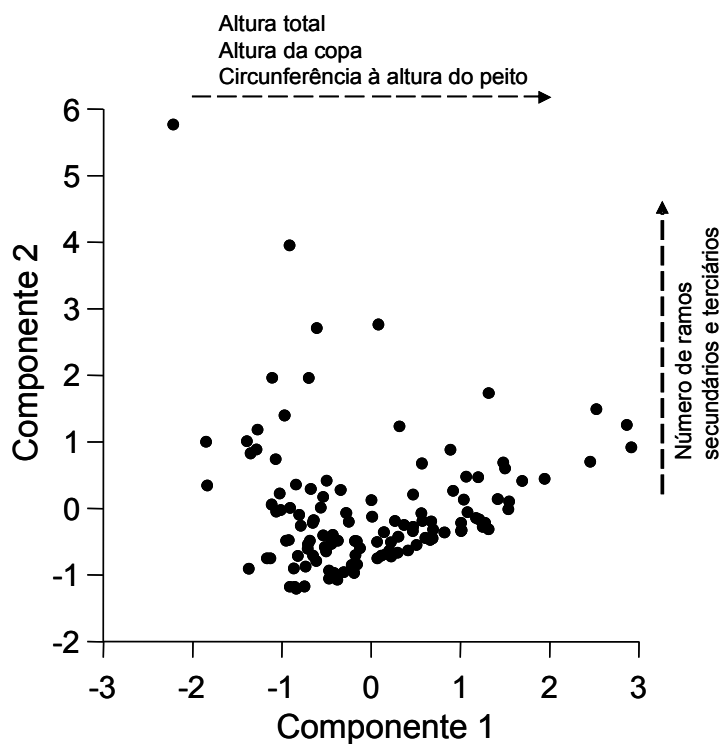


Figura 2. Análise de componentes principais das variáveis da arquitetura das árvores. A variação do componente 1 está correlacionada com a altura total, altura da copa e circunferência à altura do peito. A variação do componente 2 está correlacionada com o número de ramos secundários e terciários. (ver Tabela 2).

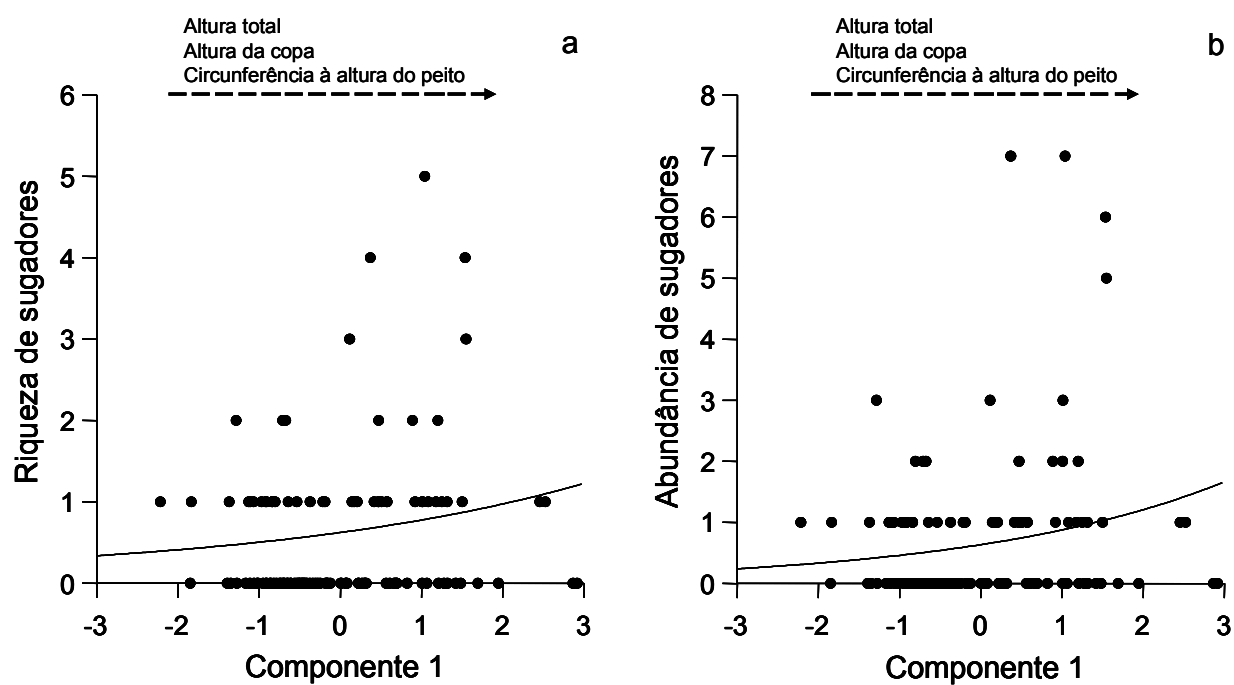


Figura 3. Análise de regressão entre o componente 1 da PCA e a riqueza e abundância de insetos herbívoros. (a) riqueza de sugadores, (b) abundância sugadores. As curvas representam uma relação significativa ($p < 0.05$).

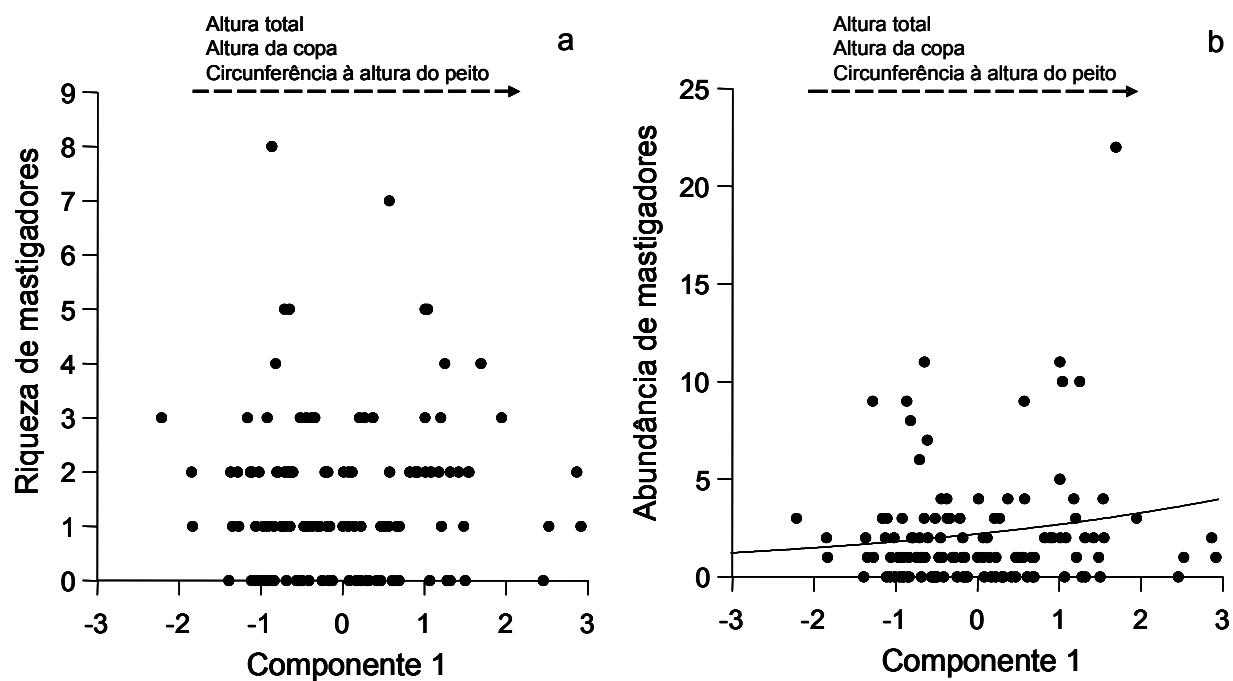


Figura 4. Análise de regressão entre o componente 1 da PCA e a riqueza e abundância de insetos herbívoros. (a) riqueza de mastigadores, (b) abundância mastigadores. As curvas representam uma relação significativa ($p < 0.05$).

3 Efeitos da estrutura do dossel sobre a riqueza e abundância de insetos herbívoros

Efeitos da estrutura do dossel sobre a riqueza e abundância de insetos herbívoros

Título curto: Estrutura do dossel e insetos herbívoros

Frederico de Siqueira Neves^{1,2}, Janaina Pizzatti Soares³, Ricardo Ildefonso Campos⁴, Carlos Frankl Sperber⁵ & Sérgio Pontes Ribeiro³

¹Programa de Pós-graduação em Entomologia, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil, ²Departamento de Biologia Geral, Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros, MG, Brasil, ³Departamento de Geologia, Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, MG, Brasil, ⁴Departamento de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG, Brasil ⁵Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil

Correspondência:

Frederico de Siqueira Neves
Departamento de Biologia Geral - C.P. 486
CCBS / Universidade Estadual de Montes Claros
39401-089 Montes Claros, Minas Gerais, Brasil
Fone: 55 38 3229 8190
Fax: 55 38 3229 8298
E-mail: frederico.neves@unimontes.br

Resumo

1. Existe uma carência de estudos que explicam os efeitos da estrutura do habitat de dossel sobre as comunidades de herbívoros, principalmente em regiões tropicais. Um aspecto importante e inexplorado é a distribuição vertical e a complexidade dos recursos e condições deste habitat. O objetivo deste trabalho é responder a pergunta: Por que a diversidade de insetos herbívoros varia no dossel de uma floresta tropical?

2. Para responder a pergunta foi testada a predição da hipótese de que a riqueza e a abundância de herbívoros são afetadas pela variação espacial dos diversos componentes da estrutura do dossel. Também foi verificado se guildas diferentes de herbívoros (mastigadores e sugadores) respondem de forma distinta a esta variação.

3. A riqueza e a abundância de herbívoros mastigadores e sugadores não se correlacionou com as variáveis riqueza de árvores, soma da altura dos estratos e altura máxima do dossel, representados pelo componente 1 de uma análise de componentes principais (PCA).

4. Por outro lado, o componente 2, representado pela área foliar e pelo número de estratos do dossel, explicou parte da variação da riqueza e abundância de herbívoros mastigadores, mostrando que estes herbívoros se correlacionam positivamente com estas características do dossel. Entretanto, a variação da riqueza e da abundância de herbívoros sugadores não foi explicada pelo componente 2, indicando que a abundância e riqueza desta guilda de herbívoros não é determinada pela área foliar e pelo número de estratos disponíveis.

5. Nossos resultados sugerem que a heterogeneidade do habitat, gerada pela riqueza de espécies arbóreas, não influencia a riqueza e abundância de insetos herbívoros na escala espacial estudada.

6. Provavelmente pelo fato de ser uma guilda mais especializada, herbívoros sugadores respondem às características mais locais do habitat. Já insetos herbívoros mais generalistas, como os mastigadores, respondem às características do dossel em uma escala espacial mais ampla, como regiões do dossel.

Palavras-chave: escala espacial, fidelidade de habitat, especialistas e generalistas, guildas, heterogeneidade de habitat, qualidade e quantidade de recursos.

3.1 Introdução

Nas florestas tropicais o dossel é um habitat que oferece uma vasta diversidade de recursos fundamentais para a manutenção da diversidade biológica (Stork *et al.* 1997, Basset *et al.* 2003). O dossel é a principal região de assimilação de energia e produção primária (Lowman & Nadkarni 1995), além de um habitat excepcionalmente rico em recursos orgânicos e em diversidade de consumidores primários (Basset *et al.* 2003). O dossel de uma floresta consiste no conjunto de copas arbóreas, suas folhas, galhos, ramos, epífitas, espaços e microclimas associados (Basset *et al.* 1992, Parker 1995, Stork *et al.* 1997, Moffett 2000). Apresenta-se como um dos ecossistemas mais biodiversos da Terra e um dos menos estudados (Erwin 1983, Basset *et al.* 2003). Como em todos os demais ecossistemas terrestres, os insetos são os animais mais abundantes em associação com os dosséis. Desta forma, os mecanismos importantes para a manutenção destes artrópodes e os efeitos destes no restante da comunidade são aspectos fundamentais a serem considerados em estudos de ecologia de dosséis (Basset *et al.* 2003). Entretanto, o número de espécies, padrões de variação da diversidade entre tipos florestais e os mecanismos determinantes destes padrões estão ainda por serem entendidos (Basset *et al.* 2003, Ribeiro *et al.* 2003).

Segundo Stork *et al.* (1997) e Franklin *et al.* (2003), a diversidade de insetos herbívoros associados ao dossel pode variar local e geograficamente. A riqueza de espécies de uma comunidade pode ser determinada por vários fatores em diferentes escalas espaciais (Ricklefs & Schluter 1993, Godfray & Lawton 2001, Storch & Gaston 2004). Mecanismos como interações interespecíficas (Chesson 2000), quantidade de recursos (Price 1997), heterogeneidade (Bell *et al.* 1991) e complexidade do habitat (Cornell & Lawton 1992), além da influência dos processos históricos e filogenéticos (Webb *et al.* 2002), são importantes para a determinação da riqueza e abundância de espécies de uma comunidade (Ricklefs & Schluter 1993). Entretanto, estes mecanismos podem não ter a mesma importância em escalas espaciais distintas (Tilman & Pacala 1993, Ricklefs & Schluter 1993, Roland & Taylor 1997). Em uma escala mais ampla, como uma

ilha ou um fragmento florestal, os mecanismos mais influentes na adição e manutenção da diversidade de organismos associados são área e heterogeneidade do habitat (Triantis *et al.* 2003), além dos processos históricos relacionados a distúrbios, clima, geomorfologia e filogenia (Ricklefs & Schluter 1993).

Em uma escala mais local, como a planta hospedeira, os principais mecanismos determinantes da manutenção da diversidade são as interações interespecíficas, como a presença de predadores e parasitóides (Espírito-Santo *et al.* 2004, Fagundes *et al.* 2005), além da qualidade e quantidade do recurso alimentar (Strong *et al.* 1984, Basset 1991a, Stiling & Moon 2005). Nessa escala, Neves e colaboradores (em preparação, ver capítulo 1) verificaram que árvores maiores sustentam uma fauna mais abundante de herbívoros. Além disso, Barrios (2003) verificou que árvores maduras em uma floresta sustentam uma fauna mais rica e abundante se comparadas a plântulas, o que foi explicado pelo fato de a produção de folhas jovens ser maior em árvores maduras.

Em uma escala intermediária, como regiões no dossel de uma floresta, os principais mecanismos que determinam a riqueza e abundância de comunidades de herbívoros são a elevada diversidade de defesas químicas (Coley & Barone 1996), alta pressão exercida por predadores generalistas como formigas (Hunt 2003), grande heterogeneidade espacial, elevada atividade meristemática, além da escassez e imprevisibilidade de recursos (Basset *et al.* 2001, Novotny *et al.* 2003, Ribeiro 2003).

Para medir a heterogeneidade espacial de um habitat deve-se conhecer que tipo de recurso o organismo estudado utiliza. Para herbívoros (Lawton 1983, Lill *et al.* 2002) e seus inimigos naturais (Ribas *et al.* 2003, Sperber *et al.* 2004), a riqueza e densidade de árvores pode caracterizar a heterogeneidade e disponibilidade de recursos. No dossel, estudos sugerem que a riqueza de insetos herbívoros está positivamente correlacionada com a riqueza de espécies de árvores (Erwin 1982, Basset 1999, Novotny *et al.* 2002, 2003). Além de recurso alimentar, insetos herbívoros

utilizam a vegetação como sítio de oviposição, nidificação, abrigo contra flutuações temporais e proteção contra inimigos naturais (Lawton 1983, Price 1997, Basset *et al.* 2003).

Novotny *et al.* (2002) verificaram uma sobreposição de 40 % da fauna de coleópteros e ortopteróides herbívoros entre espécies de árvores presentes em uma mesma região, observando ao mesmo tempo somente 4 % de monofagia estrita. Esta proporção de especialistas foi inferior àquela estimada por Erwin (1982), de 20 % dos coleópteros herbívoros monófagos em florestas tropicais. Os resultados de Novotny *et al.* (2002) estão mais próximos aos dados obtidos por Ødegaard (2000), que verificou somente 7 a 10 % de coleópteros monófagos em um estudo com herbívoros no Panamá.

No dossel de florestas úmidas, defesas químicas e a presença de predadores são agentes que promovem a monofagia (Bernays & Graham 1988, Novotny *et al.* 2003). Já a heterogeneidade espacial, elevada atividade meristemática, escassez e imprevisibilidade de recursos (Novotny *et al.* 2003) ou, por outro lado, disponibilidade de habitats similares entre copas de árvores freqüentes e ausência de predadores (Novotny *et al.* 2003, Ribeiro *et al.* 2005), promovem a polifagia. Dessa forma, a elevada sobreposição encontrada por Novotny *et al.* (2002) deve-se provavelmente ao fato de coleópteros herbívoros, principalmente das famílias Chrysomelidae e Curculionidae, se alimentarem somente de folhas jovens (Basset 2001). Folhas jovens representam um recurso de alta qualidade nutricional, mas de baixa disponibilidade temporal (Basset 1991b, Coley & Aide 1991) e pouca diferenciação fitoquímica (Feeny 1976, Coley & Barone 1996). Entretanto, herbívoros mastigadores com mandíbulas mais robustas, como Orthoptera, Phasmatodea e Lepidoptera, conseguem se alimentar de folhas mais maduras (Bernays & Janzen 1988). Outras guildas de herbívoros, como sugadores, minadores e galhadores, se alimentam de tecidos maduros (Novotny *et al.* 2003). Esses herbívoros possuem uma dieta mais restrita que os herbívoros mastigadores (Denno 1994, Ribeiro *et al.* 1994, Novotny *et al.* 2003, Ribeiro 2003), sendo influenciados principalmente pela qualidade nutricional do recurso (Price 1997, Stiling & Moon 2005) e pela

ação de parasitóides e predadores presentes no habitat (Espírito-Santo *et al.* 2004, Fagundes *et al.* 2005).

Existe uma carência de estudos que explicam os efeitos da estrutura do habitat de dossel sobre as comunidades de herbívoros (Basset *et al.* 2003), principalmente em regiões tropicais (Lawton 1983). Mais especificamente, um aspecto importante e inexplorado é a distribuição vertical e a complexidade dos recursos e condições de habitats acima descritos. A dificuldade na definição de metodologias amostrais integralmente aleatórias, replicáveis e factíveis, diante dos obstáculos físicos de acessar todo o dossel, são as principais razões que restringem o progresso deste tipo de pesquisa (Basset *et al.* 2003). Dessa forma, este trabalho tem como objetivo responder a pergunta: Por que a diversidade de insetos herbívoros varia no dossel de uma floresta tropical?

Para isso foi testada a predição da hipótese de que a riqueza e abundância de herbívoros são afetadas pela variação espacial dos diversos componentes da estrutura do dossel. Também foi verificado se guildas diferentes de herbívoros (mastigadores e sugadores) respondem de forma distinta a esta variação.

3.2 Métodos

3.2.1 Área de estudo:

O Parque Estadual do Rio Doce (PERD) é atualmente a maior reserva de floresta tropical do Estado de Minas Gerais, com área de 35.974 ha. O Parque está localizado no Vale do Aço, região leste de Minas Gerais, entre as coordenadas 19°48'18'' - 19°29'24''S e 42°38'30'' - 42°28'18''W. Abrange parte dos municípios de Marliéria, Dionísio e Timóteo, sendo limitado pelo Rio Doce a leste e o Rio Piracicaba ao norte (IEF 1994).

O PERD situa-se no domínio da Mata Atlântica, um dos biomas prioritários para a conservação da biodiversidade (Myers *et al.* 2000). Destaca-se, ainda, por ser considerado um dos últimos redutos de Mata Atlântica sob proteção legal em Minas Gerais. A altitude local varia entre 230 e 515 m acima do nível do mar (SOCT 1981). O clima é do tipo Aw (Tropical Quente Semi-Úmido), com estações chuvosa (outubro – março) e seca (abril – setembro) bem definidas (Gilhuis 1986). A formação vegetal predominante do PERD é do tipo floresta estacional semidecidual (Lopes 1988), caracterizada por uma moderada a alta porcentagem (20 a 50%) de árvores caducifólias (Velloso *et al.* 1991). Entretanto, existe uma grande heterogeneidade de fisionomias florestais dentro do Parque cuja descrição apropriada inexiste, como regiões de matas mais úmidas e regiões com alta deciduidade de folhas.

O parque compreende formações geomorfológicas diferenciadas quanto a relevo, origem, tempo geológico/evolutivo, dinâmicas de erosão e lixiviação de nutrientes. Abaixo descrevemos as regiões amostradas:

- Mata do Gambá: dossel descontínuo, de cerca de 20 metros de altura, sub-bosque com presença de gramíneas, herbáceas e arbustivas (bambus). Parte sobre o topo de interflúvios, com o solo não movimentado (eluvial) e a outra parte sobre rampa de colúvio, encosta de inclinação leve, formada por solos movimentados responsáveis pelo barramento dos canais fluviais;

- Trilha da Teresa: dossel contínuo, de cerca de 40 metros, sub-bosque sem gramíneas. Sobre aluviões de paleoleito abandonado em função de movimentos tectônicos ocorridos no passado geológico;
- Mata do Macuco: dossel fechado, de cerca de 30 metros de altura, sub-bosque sem gramíneas. Parte sobre aluviões de paleoleito, e outra parte sobre solo movimentado formando rampa de colúvio.

3.2.2 *Desenho amostral:*

Um aspecto importante deste desenho é a distribuição dos pontos entre feições geológicas e entre regiões com fisionomias distintas dentro do Parque. Para que os testes das hipóteses tenham poder explicativo generalizável e representativo das distintas condições que compõem a heterogeneidade florestal (Beck 1997, Crawley 2002), a amostragem foi realizada em três formações geomorfológicas (topo de interflúvios, rampa de colúvio e aluviões de paleoleito). Na região denominada Mata do Gambá foram amostradas as feições topo de interflúvios e rampa de colúvio; na região Trilha da Teresa foi amostrado paleoleito; na Mata do Macuco foram amostrados paleoleito, rampa de colúvio e topo de interflúvio. As amostragens foram realizadas em 30 pontos, arbitrariamente distribuídos nas três regiões descritas anteriormente. Em cada ponto foram amostradas quatro árvores, com circunferência à altura do peito mínima de 12 cm. O primeiro ponto de cada região localizava-se a uma distância mínima de 40 metros da borda da mata, a fim de minimizar o efeito de borda. A partir do primeiro ponto, seguiu-se um transecto pela mata, e a cada 50 metros foi marcado um novo ponto. Todas as amostras foram feitas a pelo menos sete metros do solo.

3.2.3 *Medida das variáveis da estrutura do dossel:*

Em cada um dos 30 pontos de coleta foram medidos os parâmetros da estrutura do dossel interceptados por um transecto cilíndrico vertical de um metro de diâmetro, partindo do solo à altura máxima do dossel. No transecto vertical foram medidos cinco parâmetros, com o objetivo de determinar a estrutura do habitat (Fig. 5):

- Altura máxima do dossel: altura entre o ponto mais alto da copa até o solo, medida com trena, por meio de escalada (Fig. 5);
- Número de estratos: número de colunas foliares descontínuas (estratos) interceptadas pelo transecto vertical, verificado ao longo da escalada (e1, e2, e3, na Fig. 5);
- Soma da altura dos estratos: somatório das alturas das colunas foliares descontínuas interceptadas pelo transecto vertical, medida com trena, por meio de escalada ($e1 + e2 + e3$, na Fig. 5);
- Riqueza de árvores: número de espécies arbóreas interceptadas pelo transecto vertical, verificado ao longo da escalada (sp. 1, sp. 2, sp. 3, na Fig. 5);
- Área foliar disponível: somatório das áreas foliares interceptadas pelo transecto vertical. Para isso, foi contado o número total de folhas interceptadas pelo transecto vertical, por indivíduo arbóreo em cada estrato (Fig. 5). Em seguida foi retirado um ramo, com no mínimo cinco folhas, por indivíduo arbóreo em cada estrato. Em cada um destes ramos foi medida a área de três folhas de tamanhos diferentes, com o auxílio de um medidor de área foliar. A partir destes valores foi calculada uma média da área foliar por indivíduo arbóreo em cada estrato. Esta média foi multiplicada pelo número de folhas interceptadas por indivíduo arbóreo em cada estrato. Finalmente foi calculado o somatório das áreas foliares dos indivíduos arbóreos interceptados pelo transecto vertical.

3.2.4 Acesso ao dossel e coleta de insetos:

O acesso ao dossel foi realizado através da técnica de escalada livre em corda, com auxílio de um arborista do PERD. Em cada árvore amostrada, os insetos foram coletados pelo método de batimento. Este método consiste na utilização de um guarda-chuva entomológico, que segue os padrões propostos por Basset (1999), modificados por Ribeiro *et al.* (2005). Esse instrumento é composto por duas varetas de madeira presas de forma sobreposta e perpendicular por um parafuso, formando uma armação simples em forma de cruz. Essa armação é revestida por um lençol branco, que é preso nas quatro pontas das varetas de madeira. O lençol possui uma abertura circular, onde os insetos são “varridos” para dentro de sacos plásticos que ficam acoplados nesta abertura. Para a coleta por batimento foi escolhida arbitrariamente uma região na copa da planta onde, com a

utilização de um bastão de madeira, foram feitas 10 batidas, de forma que os insetos presentes no ramo caíssem sobre o guarda-chuva e fossem coletados.

Em cada um dos 30 pontos amostrados foi determinada a riqueza acumulada de “morfoespécies” (unidade taxonômica operacional) e a abundância média por árvore de insetos herbívoros de vida livre. Os espécimes herbívoros coletados foram agrupados em duas guildas, sugadores e mastigadores, de acordo com Weis e Berenbaum (1989). Posteriormente os herbívoros foram identificados em nível de família, com o auxílio de chaves de identificação de insetos (Borror *et al.* 2002) e comparação de espécimes em coleções zoológicas do Laboratório de Ecologia Evolutiva de Herbívoros de Dossel e Sucessão Natural – ICEB, UFOP e do Museu de Entomologia (UFV). A guilda de insetos sugadores é composta por formas adultas e jovens das ordens Auchenorrhyncha, Sternorrhyncha e famílias herbívoras da ordem Heteroptera (segundo Borror *et al.* 2002). Já a guilda de mastigadores é composta por formas adultas de famílias herbívoras da ordem Coleoptera, indivíduos herbívoros da ordem Orthoptera e por indivíduos da ordem Phasmatodea (segundo Costa *et al.* 1988, Borror *et al.* 2002). Após a identificação da família, os herbívoros foram separados em morfoespécies utilizando critérios morfológicos externos, como tamanho e coloração. Todos os insetos coletados foram depositados na coleção temática de zoologia do Departamento de Ciências Biológicas do Instituto de Ciências Exatas e Biológicas da Universidade Federal de Ouro Preto.

3.2.5 Análises estatísticas:

Para testar a predição da hipótese de que a estrutura do dossel explica parte da variação da riqueza e abundância de insetos herbívoros foi realizada primeiramente uma análise de componentes principais (PCA). Através dessa análise, a variação das cinco variáveis estruturais medidos nos 30 pontos amostrados foi reduzida para dois componentes principais. A análise de componentes principais foi utilizada pelo fato de as cinco variáveis da estrutura do dossel medidas

não serem ortogonais, ou seja, as variáveis medidas não são independentes, sendo desaconselhável o uso de uma análise de regressão múltipla (Crawley 2002). Análises semelhantes foram utilizadas em estudos que avaliaram o efeito de características foliares (Peeters 2002) e da arquitetura da planta sobre insetos herbívoros (Espírito-Santo 2004).

Posteriormente foram realizadas análises de regressão múltipla, utilizando a riqueza acumulada de herbívoros por ponto e a abundância média de herbívoros por árvore, em cada ponto, como variáveis resposta, e os dois componentes principais como variáveis explicativas. Assim, foram feitas quatro análises independentes: riqueza acumulada de mastigadores, riqueza de sugadores, abundância média de mastigadores e abundância média de sugadores. As análises de regressão múltipla foram realizadas através de modelos lineares generalizados (Crawley 2002). Os modelos completos que utilizaram riqueza acumulada como variável resposta foram ajustados utilizando-se erros Poisson, enquanto que os modelos completos que utilizavam a abundância média como variável resposta foram ajustados utilizando-se erros normais (Crawley 2002), com a significância sendo avaliada através da omissão dos termos não significativos, a partir do modelo completo. O modelo completo foi submetido à análise de resíduos (Crawley 2002) para avaliar a adequação do modelo e da distribuição de erros. A análise de componentes principais (PCA) foi realizada utilizando-se o software Systat 8.0 for Windows (1998), enquanto as análises de regressão múltipla e a crítica aos modelos foram realizadas através do software R (R Development Core Team 2004).

3.3 Resultados

Variação dos parâmetros da estrutura do dossel:

Através da análise de componentes principais (PCA) foi verificado que o primeiro componente (componente 1) explica 53,7 % da variação dos parâmetros da estrutura do dossel, e o segundo (componente 2) explica 25,3 % (Fig. 6, Tabela 4). No componente 1, as variáveis da estrutura do dossel de maior importância foram a riqueza de árvores, a soma da altura dos estratos e

a altura máxima do dossel (Tabela 4). Já no componente 2, as variáveis da estrutura do dossel de maior importância foram a área foliar disponível e o número de estratos (Tabela 4).

Efeito da estrutura de dossel sobre a distribuição de insetos herbívoros:

O componente 1 não explicou a variação da riqueza e abundância de herbívoros de vida livre associados ao dossel ($p > 0,05$) (Tabela 5, Fig. 7), mostrando que tanto a riqueza quanto a abundância de ambas as guildas de herbívoros não foram correlacionadas com a variação da riqueza de árvores, soma da altura dos estratos ou altura total do dossel. Por outro lado, o componente 2 explicou parte da variação da riqueza e abundância de herbívoros mastigadores ($p < 0,05$) (Fig 8a e b, Tabela 5), mostrando que estes herbívoros se correlacionam positivamente à área foliar e ao número de estratos disponíveis. Entretanto, a variação da riqueza e da abundância de herbívoros sugadores não foi explicada pelo componente 2 ($p > 0,05$) (Fig 8c e 4d, Tabela 5), indicando que esta guilda de herbívoros não é afetada pela área foliar e número de estratos disponíveis.

3.4 Discussão

A riqueza de espécies de árvores, em conjunto com a altura máxima do dossel e a soma das alturas dos estratos explica a maior parte da variação dos parâmetros estruturais medidos no transecto vertical. Entretanto, nenhuma das guildas estudadas foi influenciada por este componente, sugerindo que a heterogeneidade do habitat, gerada pela riqueza de espécies arbóreas, não influencia a riqueza e abundância de insetos herbívoros nessa escala espacial. Outros estudos verificaram que a riqueza de insetos herbívoros está positivamente correlacionada com a riqueza de espécies de árvores, em uma escala mais ampla (Erwin 1982, Basset 1999, Novotny *et al.* 2002, 2003). Da mesma forma, formigas (Ribas *et al.* 2003) e parasitóides (Sperber *et al.* 2004) respondem positivamente à riqueza de árvores.

No presente estudo foi verificado que tanto a riqueza quanto a abundância de herbívoros mastigadores aumentam com a área foliar disponível e o número de estratos foliares presentes no transecto vertical. Uma vez que o estudo abrangeu várias espécies arbóreas, nossos resultados mostram que a influência da estrutura do dossel sobre a riqueza e abundância de herbívoros se mantém independentemente da espécie arbórea, o que pode ser reflexo da elevada polifagia nesta guilda de herbívoros encontrados por Novotny *et al.* (2002).

As amostragens dos herbívoros foram realizadas em regiões de provável expansão da copa, nos ramos mais externos (Hallé *et al.* 1978, Bell *et al.* 1999, Sterck *et al.* 2001). Regiões de crescimento da copa possuem uma maior probabilidade de encontro de folhas jovens (Hallé 1998, Bell *et al.* 1999, Barrios 2003). Além disso, em florestas tropicais existe uma elevada competição entre espécies arbóreas (Sterck 1997). Em locais com baixa disponibilidade de luz, as copas das árvores ficam mais achatadas (Sterck *et al.* 2001), o que deve levar à formação de maior número de estratos de vegetação e ao mesmo tempo aumentar as áreas de crescimento com folhas novas disponíveis para herbívoros. Dessa forma, regiões no dossel com maior disponibilidade de área foliar e um maior número de estratos devem oferecer uma maior disponibilidade de folhas jovens,

favorecendo (segundo Basset 2001 e Barrios 2003) uma maior riqueza e abundância de herbívoros mastigadores.

No presente trabalho, tanto a riqueza quanto a abundância de herbívoros sugadores não responderam a nenhum dos parâmetros da estrutura do dossel medidos. Este resultado deve estar associado ao fato de que guildas de herbívoros como galhadores, minadores e sugadores se alimentam de tecidos maduros (Novotny *et al.* 2003) e respondem à estrutura do dossel de forma distinta daquela dos mastigadores. Neves e colaboradores (em preparação, ver capítulo 1) verificaram que em uma escala menor, tanto a riqueza quanto a abundância de herbívoros sugadores estão positivamente relacionadas a características da estrutura do habitat, ligadas ao tamanho da planta hospedeira. Provavelmente pelo fato de ser uma guilda mais especializada (Denno & Perfect 1994), herbívoros sugadores estão mais associados à qualidade do recurso, se comparados à guilda de herbívoros mastigadores. Dessa forma, esta guilda deve estar mais associada às características intrínsecas da planta hospedeira, como arquitetura e propriedades bioquímicas (Lawton 1983, Bernays & Chapman 1994, Novotny *et al.* 2003) e não às do dossel, em escala maior. Basset (1992) verificou que existe uma correlação positiva entre concentração de nitrogênio e a abundância de herbívoros sugadores em florestas úmidas. A abundância da espécie de herbívoro sugador *Pissonotus quadripustulatus* (Delphacidae) está positivamente correlacionada ao aumento da concentração do nitrogênio, independente da densidade da planta hospedeira (Stiling & Moon 2005). Ribeiro *et al* (1994) verificaram que espécies de *Rhabdotalebra* (Cicadellidae) e *Tingis tecomae* (Tingidae) possuem um comportamento refinado de deslocamento nas copas de *Tabebuia ochracea* em resposta à densidade de tricomas aciculares, preferindo folhas maduras com menor densidade de tricomas do que folhas novas com altas densidades de tricomas. Denno e Roderick (1991) também verificaram que herbívoros sugadores respondem de forma menos intensa ao aumento da área geográfica ocupada por uma planta hospedeira, se comparados a outras guildas como herbívoros minadores, galhadores e lepidópteros de vida livre, indicando que herbívoros sugadores respondem às características mais locais do habitat.

No presente estudo foi verificado que diversos mecanismos podem atuar de forma diferente e em escalas distintas em insetos com formas de alimentação e mobilidade diferentes (de acordo com Roland & Taylor 1997, Godfray & Lawton 2001). Neste sentido, podemos concluir que herbívoros mais especializados, como os sugadores, respondem aos efeitos das características do habitat mais localmente (Basset 1992, Stiling & Moon 2005, Neves *et al.* em preparação, ver capítulo1), enquanto que herbívoros mais generalistas, como os mastigadores, respondem aos efeitos da estrutura do dossel em uma escala mais ampla, como regiões do dossel. Dessa forma, a preservação de espécies arbóreas, preferencialmente de porte maior, que possibilite a presença de vários estratos, poderá beneficiar a conservação de uma maior riqueza e densidade de herbívoros mastigadores.

Tabela 4. Peso das variáveis da estrutura do dossel na variação dos componentes 1 e 2 obtidos a partir da análise de componentes principais (PCA).

Parâmetro	Componente	
	1	2
Altura máxima do dossel	0.79	-0.52
Soma da altura dos estratos	0.80	-0.49
Número de estratos	0.63	0.60
Riqueza de árvores	0.87	0.13
Área foliar disponível	0.51	0.61
Percentagem da variação explicada	53.68	25.33

Tabela 5. Análises de regressão múltipla da riqueza e a abundância de herbívoros (variáveis resposta) em função dos componentes principais obtidos a partir da PCA (variáveis explicativas).

Termo			Variável resposta							
			Sugadores				Mastigadores			
			Riqueza acumulada		Abundância média		Riqueza acumulada		Abundância média	
	g.l.	g.l. do resíduo	F	p	F	p	F	p	F	p
Modelo nulo		29								
Componente 1	1	28	1,223	0,267	0,472	0,498	0,679	0,410	1,309	0,263
Componente 2	1	27	1,064	0,302	0,303	0,587	3,935	0,047	8,747	0,006
Erros			Poisson		Normal		Poisson		Normal	

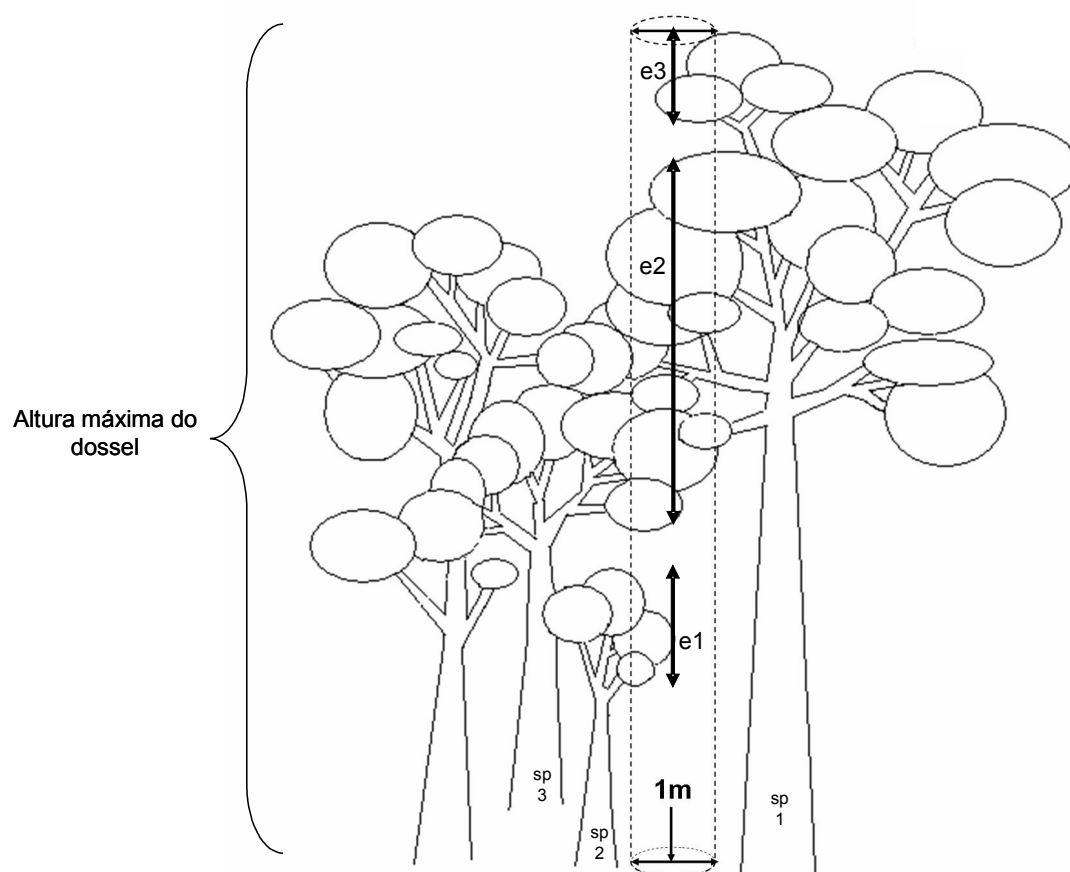


Figura 5. Variáveis da estrutura do dossel medidos através dos transectos verticais. (sp) espécies arbóreas interceptadas pelo transecto vertical; (e) estratos interceptados pelo transecto vertical.

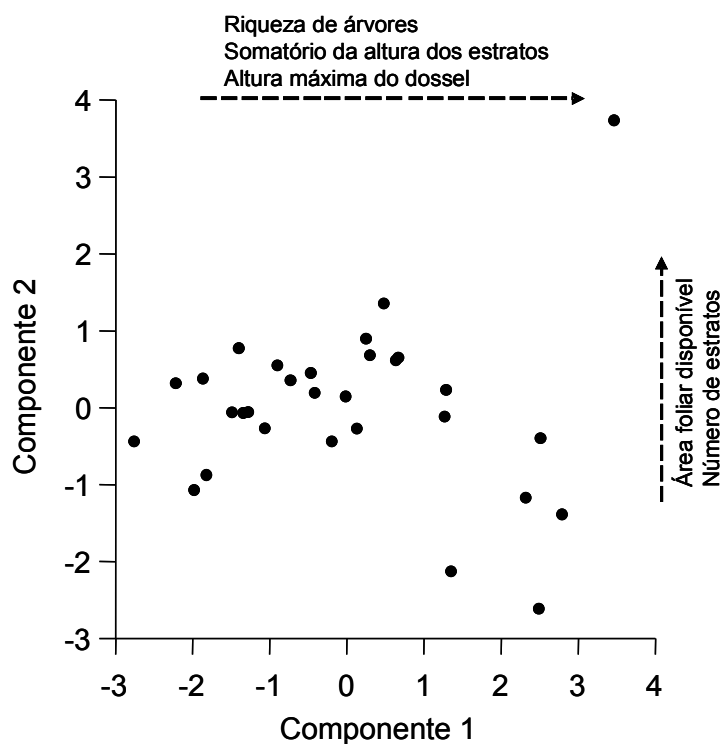


Figura 6. Análise de componentes principais das variáveis da estrutura do dossel. A variação do componente 1 é determinada pela riqueza de árvores, somatório da altura dos estratos e altura máxima do dossel. A variação do componente 2 é determinada pela área foliar e número de estratos presentes no transecto vertical. (ver Tabela 2).

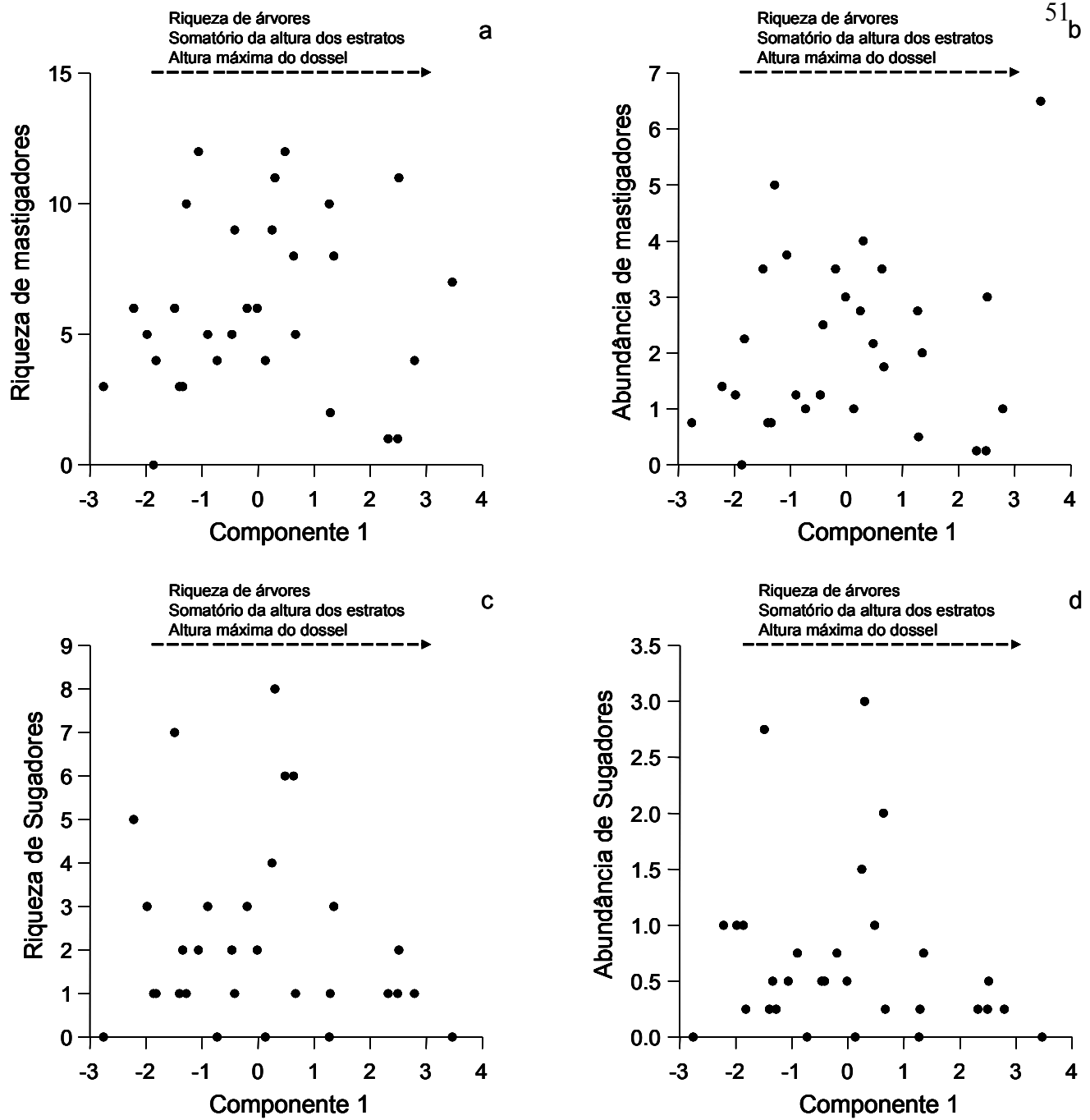


Figura 7. Análise de regressão da riqueza e abundância de insetos herbívoros (variáveis resposta) em função do componente 1 da PCA (variável explicativa). (a) riqueza de mastigadores, (b) abundância mastigadores, (c) riqueza sugadores, (d) abundância de sugadores. (todos $p > 0.05$).

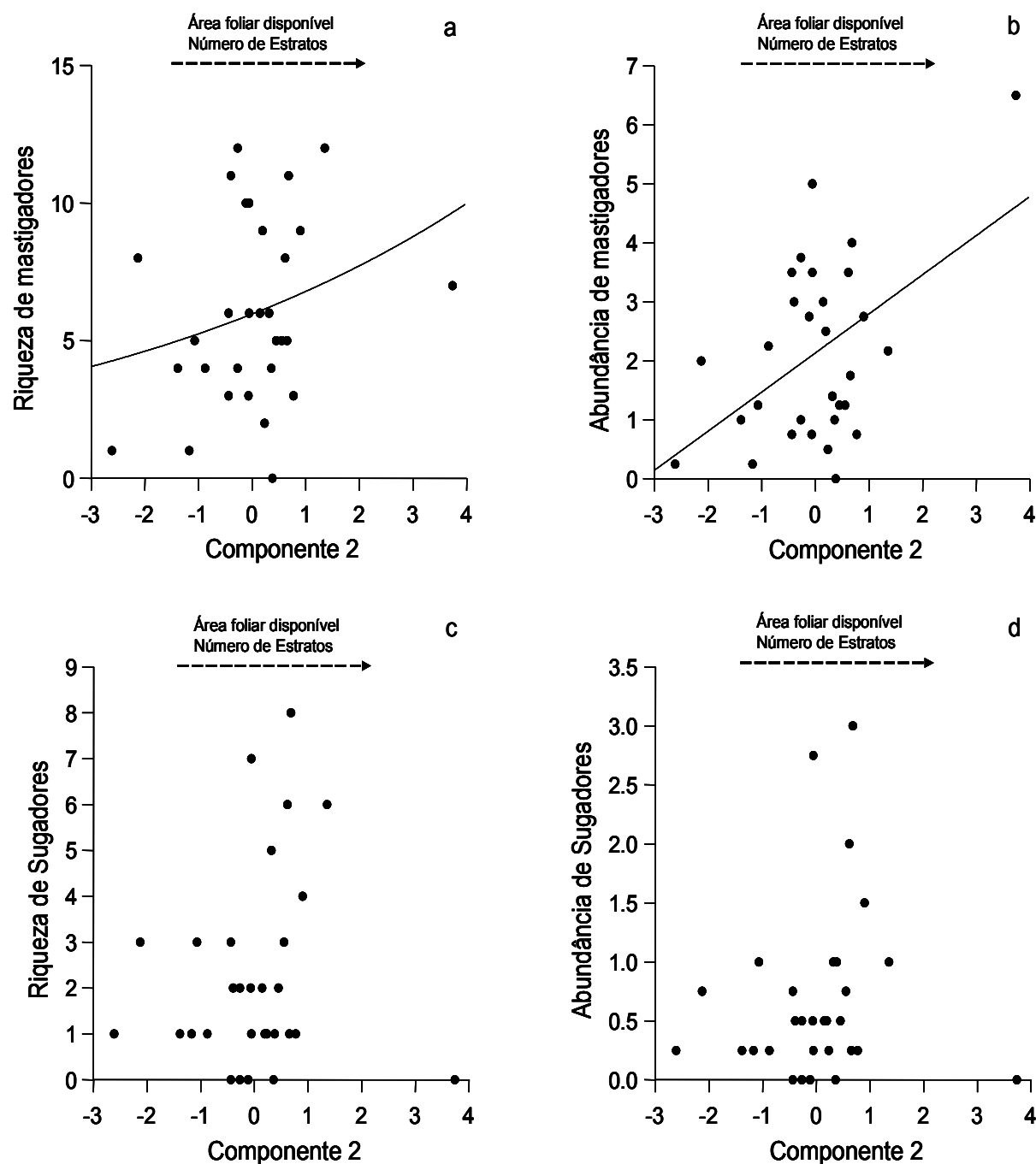


Figura 8. Análise de regressão entre o componente 2 da PCA e a riqueza e abundância de insetos herbívoros. (a) riqueza de mastigadores, (b) abundância mastigadores, (c) riqueza sugadores, (d) abundância de sugadores. As curvas representam uma relação significativa ($p < 0.05$).

4 Conclusão geral

- Os resultados do presente estudo indicam que tanto a riqueza quanto a abundância de herbívoros sugadores e a abundância de herbívoros mastigadores estão positivamente correlacionadas ao aumento do tamanho da árvore hospedeira.
- A riqueza de herbívoros mastigadores não é influenciada pelo aumento do tamanho da árvore hospedeira.
- Insetos herbívoros não respondem ao aumento do padrão de ramificação da planta hospedeira, ou intensidade de ramificação.
- A heterogeneidade do habitat, gerada pela riqueza de espécies de árvores, não determina a riqueza e abundância de insetos herbívoros, em regiões do dossel.
- Tanto a riqueza quanto a abundância de insetos herbívoros mastigadores aumentam com a área foliar disponível e o número de estratos foliares presentes em regiões do dossel, desconsiderando a espécie arbórea hospedeira. Provavelmente este aumento ocorre devido a uma maior disponibilidade de folhas jovens nestes locais.
- Insetos herbívoros sugadores não respondem a nenhuma das variáveis da estrutura do dossel, provavelmente pelo fato de serem insetos mais especializados, que respondem a uma escala espacial mais restrita, não sendo influenciados por características do habitat em uma escala mais ampla como regiões do dossel.

- Mecanismos podem atuar de forma diferente e em escalas distintas em insetos com formas de alimentação e mobilidade diferentes. Insetos herbívoros mais especialistas, como sugadores, respondem aos efeitos das características do habitat mais localmente, e insetos mais polípagos, como mastigadores, respondem aos efeitos principalmente da qualidade (disponibilidade de folhas novas) e quantidade (área foliar disponível) do recurso em uma escala mais ampla, como regiões do dossel.

- Em florestas tropicais a preservação de espécies arbóreas, preferencialmente de grande porte, que possibilite a presença de vários estratos poderá beneficiar a conservação de uma maior riqueza e densidade de insetos herbívoros de vida livre.

5 Referências

- Abrahamson, W.G. (ed) (1989) *Plant-Animal Interactions*. McGraw-Hill, New York.
- Alonso, C. & Herrera, C.M. (1996) Variation in herbivory within and among plants of *Daphne laureola* (Thymelaeaceae): correlation with plant size and architecture. *Journal of Ecology*, **84**, 495-502.
- Barrios, H. (2003) Insect herbivores feeding on conspecific seedlings and trees. *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy* (ed. by Y. Basset, V. Novotny, S. Miller and R. Kitching), pp. 282-290. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Basset, Y. (1991a) The spatial distribution of herbivory, mines and galls within an Australian rainforest tree. *Biotropica*, **23**, 271-281.
- Basset, Y. (1991b) The taxonomic composition of the arthropod fauna associated with an Australian rainforest tree. *Australian Journal of Zoology*, **39**, 171-190.
- Basset, Y. (1992) Host specificity of arboreal and free-living insect herbivores in rain forests. *Biological Journal of the Linnean Society*, **47**, 115-133.
- Basset, Y. (1999) Diversity and abundance of insect herbivores collected on *Castanopsis acuminatissima* (Fagaceae) in New Guinea: relationships with leaf production and surrounding vegetation. *European Journal of Entomology*, **96**, 381-391.
- Basset, Y. (2001) Communities of insect herbivores foraging on saplings versus mature trees of *Pourouma bicolor* (Cecropiaceae) in Panama. *Oecologia*, **129**, 253-260.
- Basset, Y., Aberlenc, H.P. & Delvare, G. (1992) Abundance and stratification of foliage arthropods in lowland rain forest of Cameroon. *Ecological Entomology*, **17**, 310-318.
- Basset, Y., Aberlenc, H.P., Barrios, H., Curletti, G., Béranger, J.M., Vesco, J.P., Causse, P., Haug, A., Hennion, A.S., Lesobre, L., Marques, F. & O'Meara, R. (2001) Stratification and diel activity of arthropods in a lowland rainforest in Gabon. *Biological Journal of the Linnean Society*, **72**,

585-607.

- Basset, Y., Novotny, V., Miller, S.E. & Kitching, R.L. (eds) (2003) *Arthropods of Tropical Forests – Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Beck, M.W. (1997) Inference and generality in ecology: current problems and an experimental solution. *Oikos*, **78**, 265–273.
- Bell, S.S., McCoy, E.D. & Mushinsky, H.R. (eds) (1991) *Habitat Structure – The Physical Arrangement of Objects in Space*. Chapman & Hall, London.
- Bell, A.D., Bell, A. & Dines, T.D. (1999) Branch construction and bud defence status at the canopy surface of a West African rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*, **66**, 481-499.
- Bernays, E.A. (1997) Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. *Ecological Entomology*, **22**, 121-123.
- Bernays, E.A. & Graham, M. (1988) On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*, **69**, 886-892.
- Bernays, E.A. & Janzen, D.H. (1988) Saturniid and sphingid caterpillars: two ways to eat leaves. *Ecology*, **69**, 1153-1160.
- Bernays, E.A. & Chapman, R.F. (1994) *Host-Plant Selection by Phytophagous Insects*. Chapman & Hall, New York.
- Bongers, F. & Sterck, F.J. (1998) The architecture of tropical rain forest trees: responses to light. *Dynamics of Tropical Communities* (ed. by D.M. Newbery, H.H.T. Prins and N. Brown), pp. 125-162. Blackwell Science, Oxford, England.
- Borror, D.J., Triplehorn, C.A. & Johnson, N.F. (2002) *An Introduction to the Study of insects*. 6 ed. Saunders College Publishing, Orlando.
- Chesson, P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 343-366.

- Claridge, M.F. & Wilson, M.R. (1981) Host plant associations, diversity and species-area relationships of mesophyll-feeding leafhoppers of trees and shrubs in Britain. *Ecological Entomology*, **6**, 217-238.
- Coley, P.D. & Aide, T.M. (1991) Comparison of herbivory and plant defense in temperate and tropical broad-leaved forests. *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions* (ed. by P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes and W.W. Benson), pp. 25-49. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Coley, P.D. & Barone, J.A. (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 305-335.
- Connor, E.F. & McCoy, E.D. (1979) The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*, **113**, 791-833.
- Cornell, H.V. & Lawton, J.H. (1992) Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 1-12.
- Cornelissen, T.G. & Fernandes, G.W. (2001) Induced defenses in the neotropical tree *Bauhinia brevipes* (Vog.) to herbivory: effects of damage-induced changes on leaf quality and insect attack. *Trees*, **15**, 236-241.
- Costa, C., Vanin, S.A. & Casari-Chen, S.A. (1988) *Larvas de Coleoptera do Brasil*. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Coull, B. C. & Weells, J. B. J. (1983) Refuges from fish predation: experiments with phytal meiofauna from the New Zealand rocky intertidal. *Ecology*, **64**, 1599-1610.
- Crawley, M.J. (1983) *Herbivory: the Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Blackwell Scientific Publications, New York.
- Crawley, M.J. (2002) *Statistical Computing – An Introduction to Data Analysis Using S-plus*. John Wiley & Sons, London.

- Crowder, L. B. & Cooper, W. E. (1982) Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology*, **63**, 1802-1812
- Denno, R.F. (1994) The influence of habitat structure on the abundance and diversity of planthoppers. *Planthoppers: Their Ecology and Management* (ed by R.F. Denno and T.J. Perfect), pp. 140-159. Chapman & Hall, London, Great Britain.
- Denno, R.F. & Roderick, G.K. (1991) Influence of patch size, vegetation texture, and host plant architecture on the diversity, abundance, and life history styles of sap-feeding herbivores. *Habitat Structure – The Physical Arrangement of Objects in Space* (ed. by S.S. Bell, E.D. McCoy and H.R. Mushinsky), pp. 169-196. Chapman & Hall, London, United Kingdom.
- Denno, R.F. & Perfect, T.J. (eds) (1994) *Planthoppers: Their Ecology and Management*. Chapman & Hall, London.
- Erwin, T. (1982) Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists Bulletin*, **36**, 74-75.
- Erwin, T (1983) Tropical forest canopies: the last biotic frontier. *Bulletin of the Entomological Society of America*, **29**, 14-19.
- Espírito-Santo, M.M. (2004) *Diversidade de Insetos Galhadores Associados a Baccharis (Asteraceae)*. PhD dissertation, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil.
- Espírito-Santo, M.M. & Fernandes, G.W. (1998) Abundance of *Neopelma baccharidis* (Homoptera: Psyllidae) galls on the dioecious shrub *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae). *Environmental Entomology*, **27**, 870-876.
- Espírito-Santo, M.M., Faria, M.L. & Fernandes, G.W. (2004) Parasitoid attack and its consequences to the development of the galling psyllid *Baccharopelma dracunculifoliae*. *Basic and Applied Ecology*, **5**, 475-484.
- Espírito-Santo, M.M. & Fernandes, G.W. (1998) Abundance of *Neopelma baccharidis* (Homoptera: Psyllidae) galls on the dioecious shrub *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae). *Environmental Entomology*, **27**, 870-876.

- Fagundes, M., Neves, F.S. & Fernandes, G.W. (2005) Direct and indirect interactions involving ants, insect herbivores, parasitoids, and the host plant *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae). *Ecological Entomology*, **30**, 28-35.
- Feeny, P.P. (1976) Plant apparency and chemical defense. *Recent Advances in Phytochemistry*, Vol. 10 (ed. by J.B. Harborne), pp. 163-206. Academic Press, London, United Kingdom.
- Franklin, A.J., Liebhold, A.M., Murray, K. & Donahue, C. (2003) Canopy herbivore community structure: large-scale geographical variation and relation to forest composition. *Ecological Entomology*, **28**, 278-290.
- Gilhuis, J.P. (1986) *Vegetation Survey of the Parque Florestal Estadual do Rio Doce, MG, Brasil*. MSc. dissertation, Universidade Federal de Viçosa & Wageningen Agricultural University, Viçosa, Brasil.
- Godfray, H.C.J. & Lawton, J.H. (2001) Scale and species numbers. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 400-404.
- Guilbert, E. (1997) Arthropod biodiversity in the canopy of New Caledonian forests. *Canopy Arthropods* (ed. by N.E. Stork, J. Adis and R.K. Didham), pp. 265-277. Chapman & Hall, London, United Kingdom.
- Hallé, F. (1998) Distribution verticale des métabolites secondaires en forêt équatoriale – une hypothèse. *Biologie d'une Canopée de Forêt Equatoriale – III. Rapport de la Mission d'Exploration Scientifique de la Canopée de Guyane, Octobre-Décembre 1996* (ed. by F. Hallé), pp. 129-138. Pro-Natura International & Opération Canopée, Paris, France.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A. & Tomlinson, P.B. (1978) *Tropical Trees and Forests, an Architectural Analysis*. Springer-Verlag, Berlin.
- Hammond, P.M., Kitching, R.L. & Stork, N.E. (1996) The composition and richness of the tree-crown coleopteran assemblage in an Australian subtropical forest. *Ecotropica*, **2**, 99-108.

- Haysom, K.A. & Coulson, J.C. (1998) The Lepidoptera fauna associated with *Calluna vulgaris*: effects of plant architecture on abundance and diversity. *Ecological Entomology*, **23**, 377-385.
- Horner, J.D., Craig, T.P. & Itami, J.K. (1999) The influence of oviposition phenology on survival in the host races of *Eurosta solidaginis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **93**, 121-129.
- Hunt, J.H. (2003) Cryptic herbivores of the rainforest canopy. *Science*, **300**, 916-917.
- Hunter, M.D., Varley, G.C., & Gradwell, G.R. (1997) Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: a classic study revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **94**, 9176-9181.
- IEF – Instituto Estadual de Florestas (1994) Pesquisas prioritárias para o Parque Estadual do Rio Doce, Brasil. Belo Horizonte, Brasil.
- Kareiva, P. (1983) Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems* (ed. by R.F. Denno and M.S. McClure), pp. 259-289. Academic Press, New York, USA.
- Kareiva, P. & Sahakian, R. (1990) Tritrophic effects of a simple architectural mutation in pea plants. *Nature*, **345**, 433-434.
- Kitching, R.L., Mitchell, H., Morse, G. & Thebaud, C. (1997) Determinants of species richness in assemblages of canopy arthropods in rainforests. *Canopy Arthropods* (ed. by N.E. Stork, J. Adis and R.K. Didham), pp. 131-150. Chapman & Hall, London, United Kingdom.
- Küppers, M. (1989) Ecological significance of above-ground architectural patterns in woody plants: a question of cost-benefit relationships. *Trends in Ecology and Evolution*, **4**, 375-379.
- Larson, K.C. & Whitham, T.G. (1997) Competition between gall aphids and natural plant sinks: plant architecture affects resistance to galling. *Oecologia*, **109**, 575-582.
- Lawton, J.H. (1983) Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, **28**, 23-39.

- Le Corff, J. & Marquis, R.J. (1999) Differences between understorey and canopy in herbivore community composition and leaf quality for two oak species in Missouri. *Ecological Entomology*, **24**, 46-58.
- Lill, J.T., Marquis, R.J. & Ricklefs, R.E. (2002) Host plants influence parasitism of forest caterpillars. *Nature*, **417**, 170-173.
- Lopes, W.P. (1988) *Florística e Fitossociologia de um Trecho de Vegetação Arbórea no Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais*. MSc. dissertation, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brasil.
- Lowman, M.D. & Nadkarni, N.M. (eds) (1995) *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego.
- Marquis, R.J. (1992) Selective impact of herbivores. *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution, and Genetics* (ed. by R.S. Fritz and E.L. Simms), pp. 301-325. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Marquis, R.J., Lill, J.T. & Piccinni, A. (2002) Effect of plant architecture on colonization and damage by leafy caterpillars of *Quercus alba*. *Oikos*, **99**, 531-537.
- McCoy, E. D. & Bell, S. S. (1991) Habitat structure: The evolution and diversification of a complex topic. *Habitat Structure – The Physical Arrangement of Objects in Space* (ed. by S.S. Bell, E.D. McCoy and H.R. Mushinsky), pp. 169-196. Chapman & Hall, London, United Kingdom.
- Milewski, A.V., Young, T.P. & Madden, D. (1991) Thorns as induced defenses: experimental evidence. *Oecologia*, **86**, 70-75.
- Moffett, M.W. (2000) What's "up"? A critical look at the basic terms of canopy biology. *Biotropica*, **32**, 569-596.
- Moran, V.C. (1980) Interactions between phytophagous insects and their *Opuntia* hosts. *Ecological Entomology*, **5**, 153-164.

- Morse, D.R., Stork, N.E. & Lawton, J.H. (1998) Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecological Entomology*, **13**, 25-37.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.
- Ngakan, P.O. & Yukawa, J. (1997) Synchronization with host plant phenology and gall site preference of *Dinipponaphis autumnum* (Homoptera: Aphididae). *Applied Entomology and Zoology*, **32**, 81-90.
- Novotny, V., Tonner, M. & Spitzer, K. (1991) Distribution and flight behaviour of the junglequeen butterfly, *Stichophthalma lousia* (Lepidoptera: Nymphalidae), in an Indochinese montane rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera*, **30**, 279-288.
- Novotny, V., Basset, Y., Miller, S.E., Weiblen, G.D., Bremer, B., Cizek, L. & Drozd, P. (2002) Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature*, **416**, 841-844.
- Novotny, V., Basset, Y. & Kitching, R. (2003) Herbivore assemblages and their food resources. *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy* (ed. by Y. Basset, V. Novotny, S. Miller and R. Kitching), pp. 40-53. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Ødegaard, F. (2000) How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society*, **71**, 583-597.
- Ødegaard, F. (2003) Taxonomic composition and host specificity of phytophagous beetles in a dry forest in Panama. *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy* (ed. by Y. Basset, V. Novotny, S. Miller and R. Kitching), pp. 220-236. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Ohgushi, T. (1992) Resource limitation on insect herbivore populations. *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions* (ed. by M.D. Hunter, T. Ohgushi and P.W. Price), pp. 287-325. Academic Press, New York, USA.

- Osman, R.W. (1977) The establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecological Monographs*, **47**, 37-63.
- Paine, R.T. & Levin, S.A. (1981) Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecological Monographs*, **51**, 145-178.
- Palo, R.T., Gowda, J. & Hogberg, P. (1993) Species height and root symbiosis, two factors influencing antiherbivore defense of woody plants in East African savanna. *Oecologia*, **93**, 322–326.
- Parker, G.G. (1995) Structure and microclimate of forest canopies. *Forest Canopy* (ed. by M.D. Lowman and N.M. Nadkarni), pp. 431-455. Academic Press, San Diego, USA.
- Peeters, P.J. (2002) Correlations between leaf structural traits and the density of herbivorous insect guilds. *Biological Journal of the Linnean Society*, **77**, 43-65.
- Price, P.W. (1991) The plant vigor hypothesis and herbivore attack. *Oikos*, **62**, 244-251.
- Price, P.W. (1992) The resource-based organization of communities. *Biotropica*, **24**, 273-282.
- Price, P.W. (1997) *Insect Ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- Price, P.W. (2002) Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research*, **17**, 241-247.
- Price, P.W., Fernandes, G.W. & Dèclerck-Floate, R. (1996) Gall-inducing insect herbivores in multitrophic systems. *Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems* (ed. by A. Gange and V.K. Brown), pp. 239-255. Blackwell Scientific, London, England.
- R Development Core Team (2004) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-003, URL <http://www.R-project.org>.
- Rehill, B. & Schultz, J. (2002) Opposing survivorship and fecundity effects of host phenology on the gall-forming aphid *Hormaphis hamamelidis*. *Ecological Entomology*, **27**, 475-483.
- Rey, J.R. (1981) Ecological biogeography of arthropods on *Spartina* islands in northwest Florida. *Ecological Monographs*, **51**, 237-265.
- Ribas, C.R., Schoereder, J.H., Pic, M. & Soares, S.M. (2003) Tree heterogeneity, resource

availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology*, **12**, 305-314.

Ribeiro, S.P. (2003) Insect herbivores in the canopies of savannas and rainforests. *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy* (ed. by Y. Basset, V. Novotny, S. Miller and R. Kitching), pp. 348-359. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Ribeiro, S.P., Pimenta, H.R. & Fernandes, G.W. (1994) Herbivory by chewing and sucking insects on *Tabebuia ochracea*. *Biotropica*, **26**, 302-307.

Ribeiro, S.P., Borges, P.P., Gaspar, C., Melo, C., Serrano, A.R.M., Amaral, J., Aguiar, C., Andre, G. & Quartau, J.A. (2005) Canopy insect herbivores in the Azorean laurisilva forests: key host plant species in a highly generalist insect community. *Ecography* (in press).

Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (1993) Species diversity: regional and historical influences. *Species Diversity in Ecological Communities* (ed. by R.E. Ricklefs and D. Schluter), pp. 350-363. University of Chicago Press, Chicago, USA.

Roland, J. & Taylor, P.D. (1997) Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature*, **386**, 710-713.

Rosenzweig, M.L. (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.

Rossi, A.M. & Stiling, P. (1998) The interactions of plant clone and abiotic factors on a gall-making midge. *Oecologia*, **116**, 170-176.

Simberloff, D. (1976) Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology*, **57**, 629-648.

SOCT – Sistema Operacional de Ciência e Tecnologia (1981) *Fundação Centro Tecnológico de Minas Gerais – CETEC*. Programa de pesquisas ecológicas do Parque Estadual do Rio Doce. Belo Horizonte v.2.

- Sousa, W.P. (1979) Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*, **60**, 1225-1239.
- Southwood, T.R.E. (1986) Plant surfaces and insects – an overview. *Insects and the Plant Surface* (ed. by B. Juniper and T.R.E. Southwood), pp. 1-22. Edward Arnold, London, England.
- Southwood, T.R.E., Brown, V.K. & Reader, P.M. (1979) The relationships of plant and insect diversity in succession. *Biological Journal of the Linnean Society*, **12**, 327-348.
- Sperber, C.F., Nakayama, K., Valverde, M.J. & Neves, F.S. (2004) Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cacao agroforestry. *Basic and Applied Ecology*, **5**, 241-251.
- Sterck, F.J. (1997) *Trees and light: tree development and morphology in relation to light availability in a tropical rain forest in French Guiana*. PhD dissertation, Wageningen Agricultural University, Wageningen, The Netherlands.
- Sterck, F.J., Bongers, F. & Newbery, D.M. (2001) Tree architecture in a Bornean lowland rain forest: intraspecific and interspecific patterns. *Plant Ecology*, **153**, 279-292.
- Stiling, P. & Moon, D.C. (2005) Quality or quantity: the direct and indirect effects of host plants on herbivores and their natural enemies. *Oecologia*, **142**, 413-420.
- Storch, D. & Gaston, K.J. (2004) Untangling ecological complexity on different scales of space and time. *Basic and Applied Ecology*, **5**, 389 – 400.
- Stork, N.E., Adis, J. & Didham, R.K. (eds) (1997) *Canopy Arthropods*. Chapman & Hall, London.
- Strong, D.R., Lawton, J.H. & Southwood, T.R.E. (1984) *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Harvard University Press, Cambridge.
- Sussex, I.A. & Kerk, N.M. (2001) The evolution of plant architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, **4**, 33-37.
- Taper, M.L. & Case, T.J. (1987) Interactions between oak tannins and parasite community structure: unexpected benefits of tannins to cynipid gall-wasps. *Oecologia*, **71**, 254-261.

- Tilman, D. & Pacala, S. (1993) The maintenance of species richness in plant communities. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives* (ed. by R.E. Ricklefs and D. Schluter), pp. 13-25. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Triants, K.A., Mylonas, M., Lika, K. & Vardinoyannis, K. (2003) A model for the species-area-habitat relationship. *Journal of Biogeography*, **30**, 19-27.
- Turner, J. R. G. (2004) Explaining the global biodiversity gradient: energy, area, history and natural selection. *Basic and Applied Ecology*, **5**, 435 – 448.
- Veloso, H.P., Rangel Filho, A.L.R. & Lima, J.C. (1991) *Classificação da Vegetação Brasileira, Adaptada a um Sistema Universal*. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- Waring, G.L. & Price, P.W. (1990) Plant water stress and gall formation (Cecidomyiidae: *Asphondylia* spp.) on creosote bush. *Ecological Entomology*, **15**, 87-95.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475-505.
- Weis, A.E. & Berenbaum, M.R. (1989) Herbivorous insects and green plants. *Plant-Animal Interactions* (ed. by W.G. Abrahamson), pp. 123-162. Mc Graw-Hill, New York, USA.