

Frederico de Siqueira Neves

**Dinâmica espaço-temporal de guildas de insetos
associados a Floresta Estacional Decidual**

Belo Horizonte
Minas Gerais – Brasil
Agosto – 2009

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Frederico de Siqueira Neves

**Dinâmica espaço-temporal de guildas de insetos
associados a Floresta Estacional Decidual**

Tese apresentada à Universidade Federal de Minas Gerais, como parte das exigências do Curso de Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre, para obtenção do título de Doutor.

Belo Horizonte
Minas Gerais – Brasil
Agosto – 2009

Frederico de Siqueira Neves

**Dinâmica espaço-temporal de guildas de insetos
associados a Floresta Estacional Decidual**

Tese apresentada à Universidade Federal de Minas Gerais, como parte das exigências do Curso de Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre, para obtenção do título de Doutor.

Aprovada em 28 de agosto de 2009

Prof. Dr. Pablo Cuervas Reyes

Prof. Dra. Carla Rodrigues Ribas

Prof. Dr. Sérgio Pontes Ribeiro

Prof. Dra. Claudia Maria Jacobi

Prof. Dr. Geraldo Wilson Fernandes
Orientador

DEDICATÓRIA

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

AGRADECIMENTOS

À minha família, especialmente aos meus irmãos Fernanda e Juninho, à minha Mãe e a família Moreira.

À minha esposa, Patrícia de Abreu Moreira, sempre dedicada e carinhosa, ao meu lado nos momentos alegres e nos momentos difíceis, companheira no campo e fundamental para a revisão dessa tese.

Aos estudantes: Camila, Fernanda, Jhonathan, Maria Gisely, Lucimar, Renata, Rodrigo, Victor pela colaboração nos trabalhos de campo, de laboratório e na elaboração dos manuscritos.

Aos Co-autores: Fernando Vaz de Melo, Julio Louzada, Jacques Delabie que colaboraram na identificação dos insetos e na elaboração dos manuscritos.

Aos amigos e colegas professores: Anderson, Henrique, Lemuel, Magno, Marina, Maurício, Rodrigo e Ronaldo e pela disponibilidade para discutir idéias...

Ao Arturo Sánchez Azofeifa, por ter acreditado nas nossas idéias e apostado na equipe de trabalho.

Ao Professor Geraldo Wilson Fernandes, um exemplo de profissional pela dedicação e humildade. GW, agradeço pela confiança e companheirismo de todos esses anos.

Ao amigo Marcílio Fagundes, que abriu as portas para um novo mundo no norte de Minas, me apresentou a “Mata Seca” e me ajudou a criar as hipóteses que serão discutidas nesse trabalho.

Ao amigo Mário Marcos do Espírito-Santo, que foi fundamental como coordenador do Tropi Dry e na elaboração dos manuscritos apresentados nessa tese.

À Fundação de Amparo a Pesquisa de Minas Gerais (FAPEMIG) pela concessão da bolsa de doutorado e pelo apoio financeiro ao projeto (processos CRA-2288/07 e CRA APQ-3042-5.03/07).

Ao Inter-American Institute for Global Change Research pelo apoio financeiro (IAI-CRN II-021).

Ao Instituto Estadual de Florestas (IEF) e a administração do Parque Estadual da Mata Seca pela estrutura física cedida, especialmente ao gerente do parque José Luis Vieira.

À Universidade Estadual de Montes Claros, minha nova casa, que disponibilizou o Laboratório e veículos para as amostragens de campo.

À Universidade Federal de Minas Gerais, minha casa desde 1992, quando fui estudante no Colégio Técnico (Coltec), local que também cursei minha graduação em Ciências Biológicas (1998-2002) e onde curso meu doutorado. Essa Universidade será sempre a “minha casa”.

À disciplina de campo “Ecologia de Dossel” (GCP/UFOP) e ao professor Sérgio Pontes Ribeiro.

Ao curso de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre e seus professores.

CONTEÚDO

	Página
Resumo	ix
Abstract	xi
Introdução geral	1
Capítulo 1: Estratificação vertical e variação ao longo da estação úmida de insetos herbívoros e aranhas associados ao dossel de uma Floresta Estacional Decidual	8
1.1. Resumo.....	9
1.2. Introdução.....	10
1.3. Metodologia.....	13
1.3.1. Área de estudo.....	13
1.3.2. Desenho amostral.....	13
1.3.3. Amostragem dos insetos herbívoros.....	14
1.3.4. Análise de dados.....	14
1.4. Resultados.....	15
1.5. Discussão.....	20

Capítulo 2: Modificação da fauna de insetos herbívoros associados ao dossel de uma floresta estacional decidual com o avanço da sucessão secundária, em duas escalas espaciais.....	26
2.1. Resumo.....	27
2.2. Introdução.....	28
2.3. Metodologia.....	32
2.3.1. Área de estudo.....	32
2.3.2. Desenho amostral.....	33
2.3.3. Amostragem dos insetos herbívoros.....	34
2.3.4. Análise de dados.....	34
2.4. Resultados.....	36
2.5. Discussão.....	44
Capítulo 3: Diversidade de formigas arborícolas em uma Floresta Estacional Decidual brasileira: efeitos da sazonalidade ambiental e da sucessão secundária.....	49
3.1. Resumo.....	50
3.2. Introdução.....	51
3.3. Metodologia.....	53
3.3.1. Área de estudo.....	53
3.3.2. Desenho amostral.....	54
3.3.3. Amostragem de formigas.....	55
3.3.4. Análise de dados.....	55
3.4. Resultados.....	57
3.5. Discussão.....	63

Capítulo 4: Modificação sazonal e successional da comunidade de besouros rola-bosta (Coleoptera: Scarabaeinae) em uma Floresta Estacional Decidual brasileira.....	68
4.1. Resumo.....	69
4.2. Introdução.....	70
4.3. Metodologia.....	73
4.3.1. Área de estudo.....	73
4.3.2. Amostragem de besouros rola-bosta.....	74
4.3.3. Análise de dados.....	75
4.4. Resultados.....	77
4.5. Discussão.....	85
Conclusões finais	91
Referências citadas	93

RESUMO

NEVES, Frederico de Siqueira, Universidade Federal de Minas Gerais, agosto de 2009.

Dinâmica espaço-temporal de insetos associados a Floresta Estacional Decidual. Orientador: Geraldo Wilson Fernandes; Co-orientador: Arturo Sánchez Azofeifa.

Em ecossistemas tropicais a sazonalidade ambiental, a disponibilidade e qualidade de recursos e a sucessão secundária são mecanismos importantes para a determinação da diversidade e da estrutura de comunidades de animais. Entretanto, pouco se conhece a respeito da influência desses mecanismos na dinâmica espaço-temporal de insetos presentes em áreas de Floresta Estacional Decidual (FED). O continente americano abriga as maiores reservas de FEDs do mundo. Porém, essas florestas apresentam grande carência de estudos e crescente ameaça de degradação ambiental, devido ao impacto provocado por ações antrópicas. Assim, o objetivo do presente trabalho foi preencher uma lacuna de conhecimento em FEDs brasileiras. Para isso foram testadas hipóteses em uma FED no norte de Minas Gerais visando compreender a dinâmica espaço-temporal de insetos pertencentes a distintas guildas e em diferentes escalas espaciais, avaliando os efeitos da sucessão ecológica secundária, sazonalidade ambiental, estratificação vertical e estrutura do habitat na comunidade de insetos. O estudo foi realizado no Parque Estadual da Mata Seca, Manga (MG). O efeito da sazonalidade ambiental e da sucessão secundária foi verificado em distintas guildas alimentares. Alguns organismos são mais sensíveis às mudanças sazonais e da sucessão, como os insetos herbívoros e os besouros rola-bosta. Formigas permaneceram no ambiente ao longo de todo ano e a riqueza não muda com o avanço da sucessão secundária. A modificação da estrutura da comunidade de insetos foi determinada provavelmente pela mudança da composição da comunidade vegetal, pela modificação

sazonal da estrutura da vegetação e pelo avanço da sucessão secundária. As diferenças obtidas entre as guildas alimentares se devem, provavelmente, às diferenças de mobilidade e de estratégias na obtenção e utilização de alimento. Esses padrões são fundamentais para o conhecimento da dinâmica sazonal nesses sistemas e importantes para a determinação de estratégias de manejo e conservação de FEDs. Após cerca de 20 anos de regeneração natural, a comunidade de insetos presente nas áreas de sucessão intermediária (florestas secundárias) apresenta uma estrutura muito similar à de uma floresta com pelo menos 50 anos sem ações antrópicas. Este resultado ressalta a importância de áreas de florestas secundárias como refúgio para a biodiversidade animal em florestas tropicais.

ABSTRACT

NEVES, Frederico de Siqueira, Universidade Federal de Minas Gerais, agosto de 2009.
Spatial-temporal dynamics of insects in a Tropical Dry Forest. Advisor: Geraldo Wilson Fernandes; Co-advisor: Arturo Sánchez Azofeifa.

In tropical ecosystems the environmental seasonality, resource quality and availability and the succession have been reported as important factors driving the diversity and structure of animals communities. However, the knowledge about the influence of these mechanisms in the spatial-temporal dynamics of insects in tropical dry forest (TDF) is scarce. The America hosts the largest reserves of TDFs in the world, but these forests have a lack of studies and growing threat of environmental degradation due to the impact caused by human activities. The objective of this study was to fill a gap in knowledge of TDFs in Brazil. Was tested hypothesis in a TDF in the north of Minas Gerais to understand the spatial-temporal dynamics of insects from different guilds and in different spatial scales, along a successional gradient, assessing the effects of environmental seasonality, vertical stratification and structure of habitat in an insects community. The study was conducted in the Mata Seca State Park, Manga (MG). The successional gradient of insect diversity and insect seasonality was observed in different feeding guilds, but some organisms are more sensitive to seasonal and succession changes, such as herbivorous insects and dung beetles. Ants remain in the environment throughout all the year and the richness do not change along a successional. The insect community structure alteration is, probably, determinate by the change in plant community composition and structure along a successional gradient. The difference found among feeding guilds probably should be caused by differences in mobility and strategies to obtain and use food. These patterns are fundamental to the knowledge of seasonal dynamics in these systems and important to determine management strategies

for conservation of TDFs. After about 20 years of natural regeneration, the community of insects present in the areas of intermediate succession (secondary forests) displays a very similar structure to a forest if 50 years of natural regeneration. This result emphasizes the importance of areas of secondary forests as refuge for the animal biodiversity in tropical forests.

Introdução geral

Compreender os padrões de distribuição da diversidade e a dinâmica de organismos, bem como os mecanismos que os determinam, são os principais objetivos dos estudos em ecologia (Ricklefs & Schluter 1993, Lawton 1999, Price 2003). A diversidade de espécies presente em uma comunidade pode ser determinada por diversos fatores que atuam em diferentes escalas temporais e espaciais (Ricklefs & Schluter 1993, Godfray & Lawton 2001). A variação da diversidade nessas diferentes escalas já foi documentada para distintos organismos (Wolda 1978, DeVries *et al.* 1997, 1999, DeVries *et al.* 2001, Albrecht & Gotelli 2002, Spiesman & Cumming 2008).

A estrutura do habitat e a disponibilidade de recursos podem limitar a diversidade local e regional (Bell *et al.* 1991, Ricklefs & Schluter 1993), afetando, por exemplo, a diversidade de organismos associados a uma vegetação (Strong *et al.* 1984). O termo “estrutura de habitat” já foi foco de muitos estudos em ecologia (ver Bell *et al.* 1991, Espírito-Santo *et al.* 2007, Neves 2005). Estes estudos visaram 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).

Embora escalas espaciais e temporais sejam componentes fundamentais da diversidade tropical seus efeitos nas comunidades de insetos tropicais foram pouco documentados (veja Lewinsohn *et al.* 2005). A maior parte dos estudos a respeito da dinâmica temporal e espacial de insetos é limitada em função de períodos e esforços amostrais insuficientes. A inexistência de estudos em diferentes escalas espaciais e

temporais se torna mais evidente em alguns sistemas tropicais como as Florestas Estacionais Deciduais (FEDs). As FEDs do continente americano apresentam grande carência de estudos e crescente ameaça de degradação ambiental, devido ao impacto provocado por ações antrópicas (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2003, 2005).

A definição de florestas tropicais secas é relativamente ampla e, de acordo com Sánchez-Azofeifa *et al.* (2005), refere-se a vegetações tipicamente decíduas (com pelo menos 50% de perda de folhas na estação seca do ano), com temperatura anual média $\geq 25^{\circ}\text{C}$ e precipitação anual média entre 700 e 2000 mm, com pelo menos três ou mais meses secos (precipitação ≤ 100 mm/mês) por ano. Em escala global, 42% das florestas tropicais são secas (Murphy & Lugo 1986). Estas regiões propiciam condições ambientais e biológicas menos estressantes para o uso e colonização humana que outras zonas tropicais, que tendem a ser muito frias, quentes, secas ou úmidas (Ewel 1999). Além disso, vários fatores políticos e econômicos têm aumentado os impactos antrópicos em florestas tropicais secas, levando a sérios distúrbios e desmatamento intenso (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005). Desta forma, estes ecossistemas têm sido as zonas de agricultura e assentamento humano preferidas na Mesoamérica, Caribe e América do Sul (Murphy & Lugo 1986, Murphy 1995, Maass 1995).

Existe uma lacuna de conhecimento em florestas tropicais secas se comparado às florestas tropicais úmidas. Apenas 14% dos estudos realizados em florestas tropicais foram realizadas em ambientes secos, enquanto 86% foram realizados em regiões úmidas (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005). Além disso, a informação científica em florestas tropicais secas é fragmentada e limitada a poucas áreas, localizadas principalmente no México e na Costa Rica (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005). Do ponto de vista ecológico, a pesquisa em florestas secas na região Neotropical é caracterizada por estudos isolados sobre florística e estrutura, ecofisiologia, interação animal-planta, produção primária e

ciclagem de nutrientes. Estes estudos utilizaram métodos diferentes em escalas espaciais distintas (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005), impedindo comparações entre as áreas estudadas.

No Brasil, existe grande variação na denominação dada às florestas tropicais secas, que podem ser encontradas em pequenos fragmentos naturais em vários biomas (Pedralli 1997, Silva & Scariot 2003, Nascimento *et al.* 2004, Pennington *et al.* 2006). De maneira geral, o termo “floresta estacional decidual” é utilizado para designar estas formações florestais com elevados níveis de caducifolia na estação seca (Nascimento *et al.* 2004). Estas florestas não apresentam associação com cursos d’água, ocorrendo nos interflúvios, em solos mais ricos em nutrientes (Murphy & Lugo 1986, Neves *et al.* 2009). Portanto, na maioria das vezes, estas florestas estacionais formam fragmentos naturais descontínuos, com bordas definidas especialmente pela variação na qualidade do solo. Provavelmente, a origem destas florestas deciduais está associada à formação de ilhas de vegetação residual, devido a variações climáticas ocorridas no Pleistoceno (Prado & Gibbs 1993, Pennington *et al.* 2000, 2004, 2006, Wernek & Colli 2006, Caetano *et al.* 2008).

Uma das formas mais comuns do uso da terra em regiões tropicais é o desmatamento seguido de queimada para o estabelecimento de cultivo. Após alguns anos, quando o solo encontra-se desgastado, a área é transformada em pastagem e, posteriormente, abandonada. Um novo ciclo então se inicia com o desmatamento de outra área (Altieri 1998, Espírito-Santo *et al.* 2009, Quesada *et al.* 2009). Nestas áreas abandonadas, a sucessão ecológica pode promover a regeneração natural da vegetação, através de um processo direcional e contínuo de colonização e extinção de populações de espécies que pode durar centenas de anos (Quesada *et al.* 2009). À medida que o processo de sucessão secundária avança ocorrem mudanças graduais nas condições

abióticas, na composição e estrutura vegetal (Guariguata & Ostertag 2001, Kalácska *et al.* 2004, Ruiz *et al.* 2005, Madeira *et al.* 2009), bem como em outros níveis da cadeia trófica (Siemann *et al.* 1999, Davis 2000, Dunn 2004, Quesada *et al.* 2009). As florestas tropicais secas normalmente constituem um mosaico de formações vegetais em diferentes estágios sucessionais (Arroyo-Mora *et al.* 2005). O estudo comparativo de áreas adjacentes em distintos estágios de sucessão é uma forma eficiente de se compreender como a mudança da estrutura dos habitats e a disponibilidade de recursos, após o uso antrópico, determinam a diversidade de animais associados (Davis 2000, Siemann *et al.* 1999, Dunn 2004, Quesada *et al.* 2009).

Além da sucessão secundária, a mudança sazonal das condições e recursos pode também determinar a diversidade de organismos presentes em uma FED (Murphy & Lugo 1986, Quesada *et al.* 2009), pois altera a estrutura do habitat e a composição de espécies presente em cada estação (Quigley & Platt 1993). A sazonalidade ambiental afeta a fenologia das plantas, a taxa de crescimento vegetativo e a mortalidade das plantas e, dessa forma, pode influenciar o processo de sucessão secundária (Frankie *et al.* 1974, Opler *et al.* 1980). Tanto a estrutura do habitat quanto a disponibilidade de recursos podem mudar com o avanço da sucessão secundária e/ou entre estações em um ambiente sazonal como as FEDs e, por isso, determinar a diversidade e composição de insetos em uma comunidade. Contudo, pouco se conhece a respeito do efeito da sazonalidade ambiental e da sucessão secundária nos insetos associados às FEDs brasileiras.

Os insetos representam o táxon mais diverso do reino Animalia, tanto em número de espécies quanto em número de indivíduos. Esses animais dominam os ambientes de água doce e terrestres, representando cerca de 70% das espécies de animais (Lewinsohn & Prado 2005). Estimativas atuais indicam que o número de

espécies a serem descritas pode variar entre quatro e 14 milhões (Ødegaard *et al.* 2000, Novotny *et al.* 2002, Lewinsohn & Prado 2005). Entre outros fatores, esta elevada diversidade se deve ao pequeno tamanho corporal que, aliado a uma elevada complexidade, permite uma grande capacidade adaptativa, como por exemplo, diversas especializações alimentares incluindo hábitos detritívoros, saprófagos, fitófagos, filtradores de partículas na água, predadores e parasitas (Gullan & Cranston 2000). Assim, esses animais são fundamentais nas teias tróficas e desempenham diversas funções como reciclagem de nutrientes, propagação de plantas (polinização e dispersão), além de associações negativas e positivas com outros organismos, incluindo desde o parasitismo até o mutualismo (Gullan & Cranston 2000). Essas características colocam os insetos em destaque quando se trata de estudos ecológicos, pois são animais fundamentais para a manutenção da estrutura das comunidades.

No Brasil existe uma carência de conhecimento sobre comunidades de insetos em algumas regiões como os biomas Pantanal, Caatinga e áreas de transição entre biomas, como Cerrado-Caatinga (Lewinsohn & Prado 2005, Neves *et al.* 2008). Mesmo em regiões bem estudadas como as florestas úmidas, alguns habitats como o solo e o dossel das florestas são ainda pouco conhecidos (Lewinsohn & Prado 2005). Nenhum estudo em FEDs tropicais avaliou a dinâmica de insetos em diferentes escalas espaciais e temporais. Assim, o objetivo do presente trabalho foi preencher uma lacuna de conhecimento em FEDs brasileiras. Para isso, foram testadas hipóteses em uma FED no norte de Minas Gerais visando compreender a dinâmica espaço-temporal de insetos pertencentes a distintas guildas e em diferentes escalas espaciais, avaliando os efeitos da sucessão ecológica secundária, sazonalidade ambiental, estratificação vertical e estrutura do habitat na comunidade de insetos.

Para uma melhor compreensão das hipóteses que foram testadas, a tese foi dividida em quatro capítulos, todos realizados em uma FED no norte do estado de Minas Gerais, além da introdução e conclusões finais.

O primeiro capítulo; “Estratificação vertical e variação ao longo da estação úmida de insetos herbívoros e aranhas associados ao dossel de uma Floresta Estacional Decidual”, teve como objetivo testar as seguintes hipóteses: i. existe estratificação vertical de insetos herbívoros e aranhas; ii. a estratificação da fauna de insetos herbívoros e aranhas varia ao longo da estação úmida; iii. insetos herbívoros e aranhas respondem distintamente à estratificação vertical e as alterações ambientais.

O segundo capítulo; “Modificação da fauna de insetos herbívoros associados ao dossel de uma floresta estacional decidual com o avanço da sucessão secundária, em duas escalas espaciais”, teve como objetivos testar as seguintes hipóteses, em duas escalas espaciais distintas no dossel de uma FED: i. ao longo de um gradiente sucessional, ocorre uma mudança da composição e um aumento da riqueza e abundância de insetos herbívoros; ii. o aumento da disponibilidade de recursos ao longo de um gradiente sucessional provoca um aumento da riqueza e abundância de insetos herbívoros; iii. guildas alimentares distintas de insetos herbívoros respondem em escalas diferenciadas às modificações da estrutura e disponibilidade de recursos que ocorrem ao longo de um gradiente sucessional.

O terceiro capítulo; “Diversidade de formigas arborícolas em uma Floresta Estacional Decidual brasileira: efeitos da sazonalidade ambiental e da sucessão secundária”, testa as seguintes hipóteses: i. a composição de formigas arborícolas muda e a riqueza desses insetos aumenta ao longo do gradiente de sucessão secundária; ii. a composição de formigas arborícolas muda e a riqueza desses insetos diminui da estação

úmida para a seca; iii. a heterogeneidade do habitat e a disponibilidade de recursos determinam a riqueza de formigas arborícolas.

E, finalmente, o quarto capítulo; “Modificação sazonal e successional da comunidade de besouros rola-bosta (Coleoptera: Scarabaeinae) em uma Floresta Estacional Decidual brasileira”, testa as seguintes hipóteses: i. ao longo de um gradiente sucessional, ocorre uma mudança da composição e um aumento da riqueza e abundância de besouros rola-bosta; ii. existe uma mudança sazonal da comunidade de besouros rola-bosta, com uma diminuição da riqueza e abundância desses insetos da estação úmida para seca; iii. a riqueza de espécies de árvores e a disponibilidade de recursos determinam a riqueza e a abundância de besouros rola-bosta.

Capítulo 1

**Estratificação vertical e variação ao longo da
estação úmida de insetos herbívoros e aranhas
associados ao dossel de uma Floresta Estacional
Decidual**

1.1. Resumo

As florestas tropicais apresentam ampla variedade de habitats e recursos distribuídos ao longo de estratos verticais, desde o solo até o dossel, que determinam a distribuição dos organismos associados. Além disso, a sazonalidade ambiental encontrada nas Florestas Estacionais Deciduais pode também determinar o padrão de distribuição espacial e temporal dos organismos associados. Dessa forma, o presente trabalho tem como objetivos testar as seguintes hipóteses em uma FED; i. existe estratificação vertical de insetos herbívoros e aranhas; ii. a estratificação da fauna de insetos herbívoros e aranhas varia ao longo da estação úmida; iii. insetos herbívoros e aranhas respondem distintamente à estratificação vertical e as alterações ambientais. Os artrópodes foram amostrados em 185 árvores no final da estação úmida e em outras 140 árvores no início da estação úmida de 2007, em uma área sem registro de intervenção humana há pelo menos 50 anos, localizada no Parque Estadual da Mata Seca. O acesso ao dossel foi realizado através de técnicas de escalada livre em corda ou com auxílio de uma escada. Os insetos foram amostrados na região superior da copa, pelo do método de batimento e captura com guarda-chuva entomológico. Um total de 2.119 insetos herbívoros e 569 aranhas foi amostrado. Mudanças na composição das espécies foram verificadas entre os estratos e ao longo da estação úmida em ambas as guildas de insetos herbívoros. Também foi verificado uma estratificação vertical para a fauna de insetos herbívoros nos dois períodos de amostragem. Entretanto, a distribuição dos insetos herbívoros varia entre os períodos de amostragem e entre as guildas. Insetos herbívoros sugadores são mais diversos no dossel, no início da estação e no sub-bosque no final da estação úmida. Os insetos mastigadores são mais diversos no dossel ao longo de toda a estação úmida. Para ambas as guildas de insetos herbívoros foi verificada uma maior

riqueza e abundância no início da estação úmida. Não foi observada a estratificação vertical de aranhas, mas uma maior abundância de aranhas foi verificada no final da estação úmida. Os resultados encontrados se devem provavelmente a variação espaço-temporal da disponibilidade de recursos e ao tipo de recurso utilizado pelas distintas guildas alimentares. Esses padrões são fundamentais para o conhecimento da dinâmica sazonal nesses sistemas.

1.2. Introdução

As florestas tropicais apresentam ampla variedade de habitats e recursos distribuídos ao longo de estratos verticais, desde o solo até o dossel (Longino & Nadkarni 1990, Schaefer *et al.* 2002, Basset *et al.* 2003b, Wells *et al.* 2006). Usualmente, a distribuição dos organismos responde a variações nas condições microclimáticas e à qualidade e à quantidade de recursos presentes nos distintos estratos (Basset *et al.* 2003b, Novotny *et al.* 2003, Grimbacher & Stork, 2007). A disponibilidade de recursos determina a estrutura trófica da cadeia alimentar presente em cada estrato (Price 1992) e, geralmente, causa uma diminuição da diversidade de insetos do dossel para o sub-bosque (DeVries 1988, DeVries *et al.* 1997, 1999a, b; DeVries & Walla 2001, Basset *et al.* 2003b, Stork & Grimbacher 2006, Grimbacher & Stork 2007).

Poucas espécies de artrópodes foram encontradas uniformemente distribuídas através dos estratos das florestas tropicais. Organismos em distintos estágios de crescimento podem ocupar diferentes habitats dentro dos estratos florestais e se movimentar devido as mudanças sazonais (estação, clima) e as necessidades fisiológicas (dispersão, acasalamento), determinando mudanças na diversidade e na composição de

espécies entre estratos em um período de tempo específico (Basset *et al.* 2003b). Assim, o estudo dos padrões de distribuição vertical pode fornecer o entendimento dos processos que promovem a distribuição das diversas espécies através das camadas verticais que constituem os habitats florestais (Schulze *et al.* 2001).

O dossel de uma floresta tropical representa um dos ecossistemas terrestres mais diverso e, ao mesmo tempo, pouco conhecido (Lowman & Wittman 1996, Basset *et al.* 2003a). As florestas tropicais úmidas apresentam um dossel normalmente acima de 25 metros de altura com marcantes variações verticais (Basset *et al.* 2003b, Grimbacher & Stork 2007), mas a estratificação vertical em florestas estacionais decíduais (FEDs), popularmente conhecidas como “matas secas”, é desconhecida. As matas secas são formações arbóreas que ocorrem em regiões com duas estações (seca e chuvosa) bem definidas (Murphy & Lugo 1986, Nascimento *et al.* 2004, Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005, Vieira & Scariot 2006, Pennington *et al.* 2006). A vegetação é tipicamente decídua, com pelo menos 50% de perda de folhas na estação seca do ano. Além disso, a temperatura anual média é 25°C e a precipitação anual média varia entre 700 e 2000 mm, com pelo menos três, ou mais, meses secos (precipitação = 100 mm/mês) por ano (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005). Estas florestas são menos complexas se comparadas às florestas tropicais úmidas, pois apresentam uma menor riqueza de espécies arbóreas, com um dossel mais baixo e que se mantêm fechado durante cerca de apenas quatro meses por ano, durante a estação úmida. As árvores possuem a circunferência à altura do peito (CAP) menor, além de apresentar aproximadamente 50 a 75% da produtividade primária líquida de florestas tropicais úmidas (Murphy & Lugo 1986).

Devido à sazonalidade encontrada nas FEDs, a presença de folhas verdes e/ou senescentes está intimamente associada à ocorrência de chuvas (Leigh & Windsor 1982, Pezzini *et al.* 2008). Assim, há uma variação da qualidade e quantidade de recursos

disponíveis para os herbívoros ao longo da estação úmida (Barone 2000), com maior disponibilidade de folhas novas no início da estação chuvosa. Esta característica pode determinar a estrutura dos demais níveis da cadeia trófica. Flutuações sazonais da abundância e riqueza de espécies foram verificadas em vários grupos de insetos neotropicais (Wolda 1978, 1992; Janzen 1984, Andresen 2005) e um aumento da diversidade foi verificado na estação úmida (Janzen 1973, Wolda 1978, 1992).

Alguns estudos em FEDs observaram mudanças sazonais da densidade de insetos herbívoros e na herbivoria em função da composição química das folhas (Janzen 1981, Janzen & Waterman 1984, Dirzo & Dominguez 1995, Filip *et al.* 1995, Boege 2004, 2005). De fato, variações na diversidade de herbívoros ao longo da estação chuvosa ocorrem devido a alterações na composição química das plantas hospedeiras, como redução do conteúdo de água e nitrogênio (Janzen & Waterman 1984, Filip *et al.* 1995, Boege 2005) e/ou aumento da concentração de compostos fenólicos (Boege 2004, 2005). A variação da qualidade e quantidade de recursos ao longo da estação úmida pode também influenciar na disponibilidade de recursos nos diferentes estratos verticais ao longo dessa estação (Barone 2000). Além disso, diferentes guildas de artrópodes podem responder de forma distinta aos efeitos da estratificação (Grimbacher & Stork 2007) ao longo da estação úmida.

O presente trabalho tem como objetivos testar as seguintes hipóteses em uma FED; i. existe estratificação vertical de insetos herbívoros e aranhas; ii. a estratificação da fauna de insetos herbívoros e aranhas varia ao longo da estação úmida; iii. insetos herbívoros e aranhas respondem distintamente a estratificação vertical e as alterações ambientais.

1.3. Metodologia

1.3.1. Área de estudo: Esse estudo foi conduzido em 2007 no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS), uma unidade de conservação de proteção integral gerenciada pelo Instituto Estadual de Florestas (IEF-MG). O PEMS possui uma área de 10.281 ha e está localizado no município de Manga, no vale do Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil, entre as coordenadas 14°48'36" – 14°56'59" S e 43°55'12" – 44°04'12" O. No PEMS a FED é a fitofisionomia predominante (IEF 2000). Estas florestas são dominadas por árvores decíduas, com cerca de 90-95% das espécies arbóreas sem folhas durante a estação seca (Maio-Outubro) (Pezzini *et al.* 2008). Segundo a classificação de Köppen, a região apresenta clima Aw, definido como tropical sazonal e caracterizado por um verão chuvoso, que ocorre entre os meses de outubro a março, e um inverno seco, que ocorre entre os meses de abril a setembro. A temperatura média anual da área varia em torno dos 24,4°C e a precipitação média anual é de 871 mm (Antunes 1994). Atualmente aproximadamente 1.525 ha do PEMS são formados por pastagens abandonadas em diferentes estágios de regeneração, além de áreas com FEDs primárias (Madeira *et al.* 2009).

1.3.2. Desenho amostral: Para verificar se existe estratificação vertical na comunidade de insetos herbívoros e aranhas entre o dossel e o sub-bosque estes artrópodes foram amostrados em 185 árvores no final da estação úmida (fevereiro) e em outras 140 árvores no início da estação úmida (dezembro) de 2007, em uma área sem registro de intervenção humana há pelo menos 50 anos (ver Madeira *et al.* 2009). Dos indivíduos selecionados 93 alcançavam o dossel e 92 estavam presentes no sub-bosque no final da estação úmida e 70 alcançavam o dossel e 70 estavam presentes no sub-bosque no início da estação úmida. As árvores se distanciavam no mínimo 10 m. Os indivíduos que

alcançavam o dossel apresentavam altura mínima de 7 m e circunferência à altura do peito (CAP) de 15 cm. Os indivíduos amostrados no sub-bosque apresentavam altura entre 2 e 3 m e CAP mínimo de 5 cm.

1.3.3. Amostragem dos insetos herbívoros e aranhas: O acesso ao dossel foi realizado através de técnicas de escalada livre em corda em árvores acima de 7 m ou com auxílio de uma escada em árvores entre 3 e 7 m. Em todas as árvores, em ambos os estratos, os insetos foram amostrados na região superior da copa, através do método de batimento e captura com guarda-chuva entomológico (veja Campos *et al.* 2006). Três ramos de cada planta foram escolhidos arbitrariamente para realização dos batimentos (dez batidas por ramo). Os artrópodes amostrados foram levados para o Laboratório de Biologia da Conservação da Universidade Estadual de Montes Claros para triagem, identificação (Borror *et al.* 2002) e posterior agrupamento em três guildas alimentares: insetos herbívoros sugadores, insetos herbívoros mastigadores e aranhas (veja Weis & Berenbaum 1989). Por fim foram determinadas a riqueza de morfo-espécies (número de espécies) de insetos herbívoros e a abundância (número de indivíduos) de insetos herbívoros e aranhas por árvore amostrada. Os artrópodes foram armazenados na coleção entomológica do Laboratório de Biologia da Conservação da Universidade Estadual de Montes Claros.

1.3.4. Análise de dados: Para verificar se existe estratificação dos insetos herbívoros e aranhas e uma variação ao longo da estação úmida foram construídos Modelos Lineares Generalizados (GLMs) (Crawley 2007) utilizando a riqueza e abundância de insetos herbívoros (mastigadores e sugadores) e abundância de aranhas como variáveis resposta. Como variáveis explicativas foram utilizados o estrato florestal, o período de

amostragem e a interação estrato:período. O modelo mínimo foi construído com a retirada de variáveis explicativas não significativas ($p > 0,05$) do modelo completo. Todas as análises estatísticas foram realizadas no software estatístico R (R Development Core Team, 2008) seguidas de análises de resíduos para verificar a adequação dos modelos e das distribuições utilizadas (Crawley 2007).

1.4. Resultados

Um total de 2.119 insetos herbívoros e 569 aranhas foi amostrado (Tabela 1). Dentre os insetos herbívoros amostrados 51% eram sugadores e 49% mastigadores. Dentre os sugadores, a família Cicadellidae foi a que apresentou a maior riqueza de insetos adultos (Tabela 1). Já para os herbívoros mastigadores as famílias que apresentaram as maiores riquezas de insetos adultos foram Chrysomelidae e Curculionidae (Tabela 1).

Mudanças na composição das espécies foram verificadas entre os estratos e nos dois períodos de amostragem, início e final da estação úmida, em ambas as guildas de insetos herbívoros. As ninfas de Hemiptera foram os insetos sugadores mais abundantes no dossel (70% dos sugadores) no início da estação úmida. Por outro lado, no final da estação úmida os insetos sugadores da família Tingidae foram os mais abundantes (35%). As ninfas também foram os insetos mais abundantes no sub-bosque tanto no início (75%) quanto no final (41%) da estação úmida. Para os insetos mastigadores as larvas de Lepidoptera foram os insetos mais abundantes amostrados no dossel (48%) no início da estação úmida. No sub-bosque os insetos mastigadores mais abundantes amostrados foram as larvas de Lepidoptera (32%) e as ninfas de Orthoptera (31%). No final da estação úmida as famílias Chrysomelidae (27%) e Curculionidae (25%) foram

as mais abundantes no dossel. No sub-bosque os Chrysomelidae (29%) e as ninfas de Orthoptera (28%) foram os insetos mastigadores mais abundantes neste período (ver Tabela 1).

A fauna de insetos herbívoros variou entre o sub-bosque e o dossel nos dois períodos de amostragem. No dossel foram amostrados 12,66 insetos herbívoros/árvore no início da estação úmida e 4,09 insetos herbívoros/árvore no final da estação úmida. No sub-bosque foram amostrados 7,99 insetos herbívoros/árvore no início da estação úmida e 4,24 insetos herbívoros/árvore no final da estação úmida. Entretanto, a riqueza e abundância de insetos herbívoros varia entre os períodos de amostragem e entre as guildas (Tabela 2). A riqueza e a abundância de insetos herbívoros mastigadores foram superiores no dossel ($p < 0,05$), tanto no início quanto no final da estação úmida (Figura 1). Já para os insetos sugadores foi observada uma maior riqueza e abundância no dossel no início da estação úmida, esse padrão se inverte no final da estação úmida, com uma maior riqueza e abundância no sub-bosque (Figura 1). Para ambas as guildas de insetos herbívoros foi verificada uma maior riqueza e abundância no início da estação úmida ($p < 0,05$), se comparada ao final dessa estação.

Não foi verificada uma estratificação vertical na abundância de aranhas, tanto no início quanto no final da estação úmida (Tabela 2). Entretanto, a abundância de aranhas foi maior no final da estação úmida ($p < 0,05$) se comparada ao início dessa estação (Figura 1).

Tabela 1: Insetos herbívoros e aranhas amostradas em dois estratos verticais (sub-bosque e dossel) no início e final da estação úmida numa Floresta Estacional Decidual do Parque Estadual da Mata Seca, MG.

Taxa	Estação úmida								Total
	Início				Final				
	sub		dos		sub		dos		
	R	A	R	A	R	A	R	A	
Coleoptera									
Brentidae	1	1							1
Bruchidae	8	9	9	38	7	9	7	20	76
Buprestidae	3	3	3	4	2	3	2	2	12
Cerambycidae	3	5	3	4	1	1	5	11	21
Chrysomelidae	24	52	15	44	12	44	9	36	176
Curculionidae	17	27	15	32	11	19	15	33	111
Mordelidae	6	8	2	4					12
Scarabaeidae	3	9	1	2					11
Orthoptera									
Acrididae					3	4			4
Proscopidae	3	12	1	7	4	12	1	1	32
Tettigoniidae					2	6	4	6	12
Nymphs		107		76		42		14	239
Phasmatodea									
Phasmidae							1	1	1
Pseudophasmidae	1	4			1	4			8
Lepidoptera									
Larvae		113		200		8		6	327
Hemiptera									
Acanaloniidae	2	2					1	1	3
Aetelionidae							1	1	1
Anthocoridae			1	1					1
Cercopidae	1	1			1	1	1	1	3
Cicadellidae	2	2	1	1	14	88	11	18	109
Cixiidae			1	1			3	3	4
Dictyopharidae					2	2	1	1	3
Flatidae			1	27					27
Fulgoridae							1	1	1
Membracidae			3	5	1	15	1	5	25
Psyllidae	1	13	1	1	1	9			23
Largidae			1	1					1
Miridae	2	10	12	49	1	1	6	21	81
Pentatomidae	1	1	2	2	1	1			4
Pyrrhocoridae	1	5	2	2					7
Rhopalidae			1	2					2
Thyrecoridae	1	1	1	1	1	1	3	4	7
Tingidae	1	17	1	40	2	23	2	55	135
Tropiduchidae							1	3	3
Nymphs		157		340		97		42	636
Aranae		59		65		244		213	581
Total	81	618	77	949	67	634	76	499	2700

Estrato: sub = sub-bosque, dos = dossel.

Tabela 2: Análise de deviência do modelo mínimo adequado evidenciando a estratificação vertical e a variação ao longo da estação úmida da fauna de herbívoros e aranhas amostrados no dossel de uma Floresta Estacional Decidual.

Variável resposta	Variável explicativa	gl.	Deviância	<i>P</i>
riqueza de sugadores	estrato	1	1.1	0.43
	período	1	138.64	< 0.01
	estrato:período	1	12.94	0.01
abundancia de sugadores	estrato	1	12.53	0.09
	período	1	183.19	< 0.01
	estrato:período	1	61.85	< 0.01
riqueza de mastigadores	estrato	1	7.81	0.02
	período	1	234.28	< 0.01
abundância de mastigadores	estrato	1	19.53	< 0.01
	período	1	334.56	< 0.01
abundância de aranhas	período	1	121.42	< 0.01

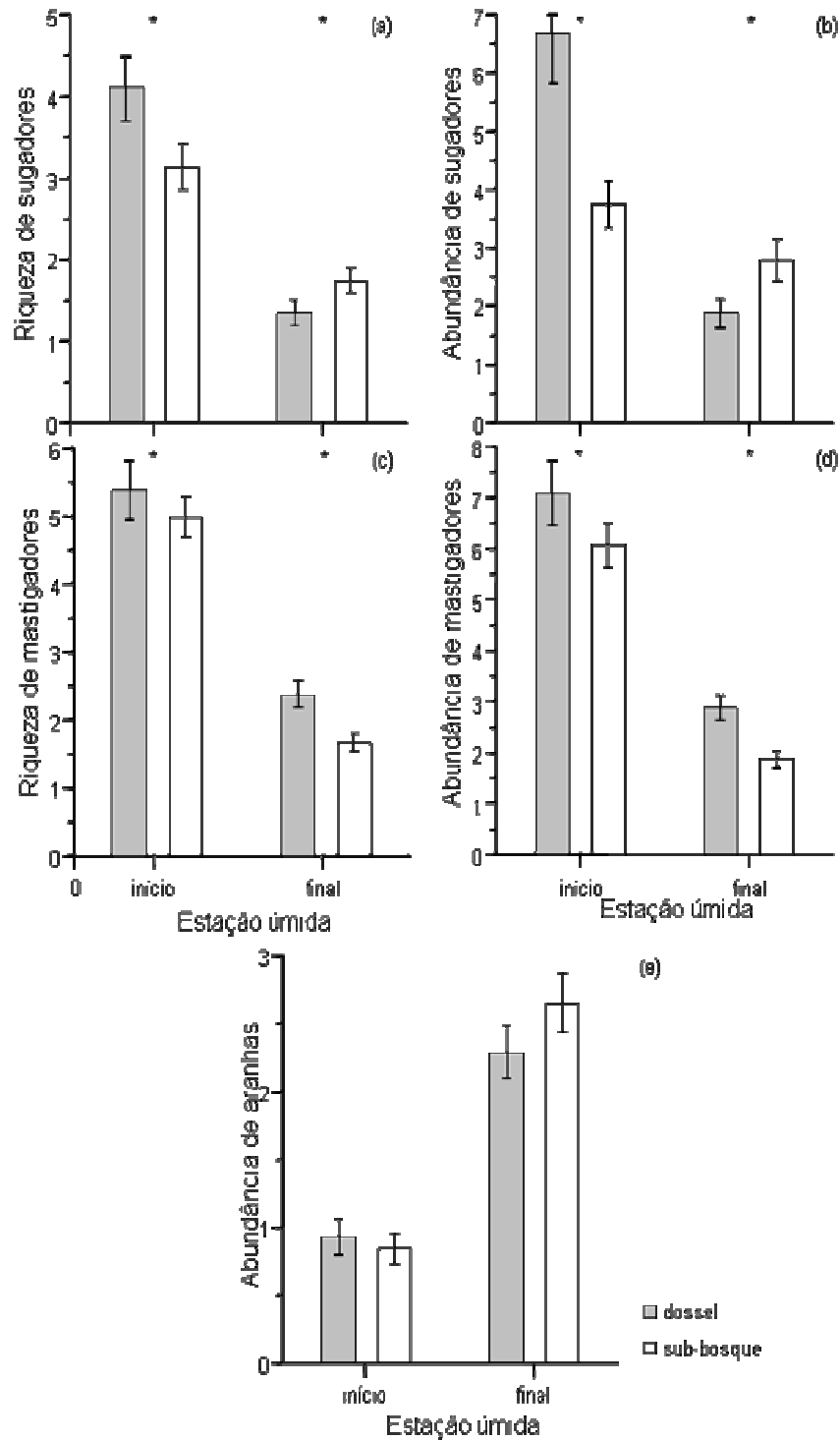


Figura 1: Riqueza e abundância de insetos herbívoros e aranhas amostrados em dois estratos (dossel e sub-bosque) de uma Floresta Estacional Decidual, no início e final da estação úmida. As barras verticais representam a média de insetos ou aranhas por árvore (\pm EP). * $p < 0,05$.

1.5. Discussão

A composição de famílias de insetos herbívoros amostrada é semelhante ao padrão de diversidade de insetos herbívoros descrito em outras florestas tropicais. Normalmente, Psyllidae e Cicadellidae estão entre os insetos herbívoros sugadores mais abundantes (Kitching *et al.* 1997, Basset *et al.* 2001, Neves 2005, Neves *et al.* 2009). Os resultados encontrados no presente estudo ressaltam também a elevada abundância de Tingidae. Já entre os mastigadores, os insetos pertencentes às famílias Chrysomelidae e Curculionidae estão entre os mais diversos em outros trabalhos executados em florestas tropicais (Kitching *et al.* 1997, Basset *et al.* 2001, Neves 2005, Neves *et al.* 2009), o que também foi verificado no presente estudo no final da estação úmida. Observou-se também uma dominância de insetos imaturos (ninfas e larvas) no início da estação úmida e uma maior abundância de ortópteros no sub-bosque. A elevada densidade de larvas de Lepidoptera e ninfas de mastigadores no início da estação úmida pode determinar um padrão de pico do dano foliar provocado por insetos mastigadores nesse período, como verificado por vários trabalhos em FEDs (Janzen 1981, Janzen & Waterman 1984, Dirzo & Dominguez 1995, Silva 2009).

Alguns estudos realizados em florestas tropicais sugerem que a riqueza e a abundância de insetos herbívoros é maior no dossel do que no sub-bosque (e.g. Basset *et al.* 1992, 2001, Campos *et al.* 2006, Grimbacher & Stork 2007). O dossel constitui um habitat arquiteturalmente mais complexo, com árvores em diferentes estados fenológicos. Além disso, o dossel possui condições microclimáticas mais extremas, com intensa luminosidade, maior velocidade de ventos e maior insolação (Basset 1992, Basset *et al.* 2003b). O sub-bosque, por outro lado, é um local mais próximo do solo e que recebe pouca luz (Parker & Brown 2000) e, por isso, possui uma limitação de

crescimento pelas plantas e condições que podem favorecer algumas guildas alimentares em detrimento de outras menos adaptadas a essas condições (Gonçalves & Louzada 2005, Hallé 1998, Novotny *et al.* 2003, Basset *et al.* 2003b). No presente estudo o mesmo padrão foi verificado para insetos herbívoros mastigadores e sugadores no início da estação úmida, contudo, o padrão inverso foi observado para os sugadores no final dessa estação, com uma maior riqueza e abundância destes encontrada no sub-bosque. Provavelmente os insetos herbívoros mastigadores encontram no dossel uma maior disponibilidade de recursos alimentares ao longo de toda a estação úmida, como folhas, além de ser uma região de maior crescimento vegetal, se comparado ao sub-bosque (Hallé 1998, Novotny *et al.* 2003, Basset *et al.* 2003b). Ademais, a dispersão desses insetos de uma árvore para outra pode ser facilitada pela presença de copas interconectadas, diferentemente das plantas presentes no sub-bosque (Basset *et al.* 2003b, Campos *et al.* 2006).

Guildas diferentes de artrópodes respondem de forma distinta à estrutura do habitat (Golden & Crist 1999, Basset *et al.* 2003b, Neves 2005, Grimbacher & Stork 2007). Os insetos sugadores, geralmente mais especialistas, são influenciados por características intrínsecas da planta hospedeira. Já os herbívoros mastigadores, mais generalistas, respondem aos efeitos da estrutura do habitat em uma escala espacial mais ampla (Neves 2005). Os insetos sugadores estabelecem uma estreita relação evolutiva com a planta hospedeira, de forma que características fisiológicas da planta, como pressões do xilema e do floema, podem afetar a qualidade dos recursos disponíveis para essa guilda (Denno & Perfect 1994). Apesar de o dossel apresentar uma maior complexidade e disponibilidade de recursos, a pressão hidráulica dos vasos das árvores ao alcançar o dossel é menor se comparada ao sub-bosque (Sterk *et al.* 2001, Ribeiro & Basset 2007), o que provavelmente limita a qualidade do recurso alimentar para os

insetos sugadores no final da estação úmida que, conseqüentemente, acabam migrando para o sub-bosque. De fato a água é um fator limitante para a comunidade vegetal presente em FEDs (Murphy & Lugo 1986, Pezzini *et al.* 2008). No entanto, no início da estação úmida, devido à elevada disponibilidade de água no solo, a pressão hidráulica não é um fator limitante no dossel das FEDs, que apresenta uma altura menor se comparado ao dossel de florestas úmidas (Murphy & Lugo 1986, Madeira *et al.* 2009). Dessa forma, assim como ocorre com os insetos mastigadores, os sugadores encontram uma maior disponibilidade de recursos no início da estação úmida no dossel, o que determina uma maior diversidade de insetos sugadores nesse estrato no início da estação úmida.

Além da diferença encontrada entre os insetos herbívoros sugadores e mastigadores, guildas distintas de artrópodes podem não apresentar o mesmo padrão de maior riqueza e abundância no dossel. Em um estudo realizado numa floresta montanhosa da Tanzânia foi verificada uma maior diversidade de espécies de aranhas no solo, mas não foram verificadas diferenças para a diversidade de aranhas entre o sub-bosque e o dossel. O mesmo padrão foi verificado no presente estudo, com a ausência de estratificação vertical para a abundância de aranhas no início e final da estação úmida. Aranhas são artrópodes predadores não específicos e sua distribuição é dependente da estrutura física do habitat e da disponibilidade de presas (Uetz 1991, Halaj *et al.* 2000, Sorensen 2003). Predadores generalistas, como aranhas, não possuem um estrato específico (ver Basset *et al.* 1992, Basset *et al.* 2003b).

Além do padrão de estratificação vertical foi verificado que os insetos herbívoros apresentam uma variação ao longo da estação úmida. No presente estudo foi verificado a diminuição da riqueza e abundância de insetos herbívoros no final da estação úmida. De fato, insetos herbívoros são regulados pela variação sazonal dos

recursos presentes no ambiente (Golden & Crist 1999, Novotny *et al.* 2003). Barone (2000) em um trabalho realizado numa Floresta Semi-decidual em Barro Colorado (Panamá) também verificou que a densidade de herbívoros é maior no dossel no pico de produção de folhas e maior no sub-bosque no final dessa estação. Este padrão pode estar associado a flutuações comuns nos indivíduos pertencentes a espécies que sofrem metamorfose, como por exemplo os indivíduos da ordem Lepidoptera, que apresentam a fase larval herbívora, são normalmente amostrados em uma maior densidade no início da estação úmida (Kamata & Igarashi 1996). De fato no presente estudo foi verificado no início da estação úmida uma maior frequência de insetos em estágios juvenis, como ninfas e larvas, se comparado ao final dessa estação. Outro fator importante é a variação sazonal da quantidade e qualidade de recursos. Nas FEDs ocorre uma concentração de produção de folhas novas no início da estação úmida (Pezzini *et al.* 2008). Esse padrão pode explicar a maior abundância de estágios juvenis no início da estação úmida.

Variações na diversidade de herbívoros ao longo da estação chuvosa também podem ocorrer devido a alterações na composição química das plantas hospedeiras, como redução do conteúdo de água e nitrogênio (Janzen & Waterman 1984, Filip *et al.* 1995, Boege 2005) e o aumento da concentração de fenólicos ao longo da estação chuvosa (Boege 2004, 2005). As plantas apresentam defesas constitutivas que alteram a palatabilidade da folha com o avançar da idade (Coley 1983, Coley & Barone 1996, Matsuki *et al.* 2004) e, frequentemente, produzem defesas induzidas após injúria provocada pelo herbívoro (Karban & Baldwin 1997, Cornelissen & Fernandes 2001, Agrawal 2005, Boege 2004, Izaguirre *et al.* 2007, Roitto *et al.* 2008). Desta forma, é esperado que folhas novas apresentem menores concentrações de compostos fenólicos e elevado teor de nitrogênio (Coley 1980, Mattson 1980, Coley 1983, Coley & Barone 1996, Loyola e Fernandes 1993, Pais & Varanda 2003, Matsuki *et al.* 2004).

É importante enfatizar que a comunidade de insetos herbívoros não é regulada apenas por fatores da base para o topo da cadeia, mas também por pressões do topo para a base, como a pressão de predadores. Janzen (1981) e Janzen & Waterman (1984) descreveram padrões de herbivoria em florestas secas no Parque Nacional de Santa Rosa, Costa Rica, e constataram um pico de atividade de insetos herbívoros no início da estação chuvosa, seguida de decréscimo destes insetos no final da mesma. Dirzo & Dominguez (1995) também encontraram este padrão na Costa Rica, sugerindo um sincronismo entre o pico de herbívoros e o enfolhamento da planta hospedeira. Estes autores sugeriram que estas variações temporais na herbivoria poderiam ocorrer em consequência de um escape de inimigos naturais, que aumentariam em abundância ao longo da estação chuvosa. No presente estudo a abundância de aranhas foi significativamente maior no final da estação úmida. Em um estudo com insetos herbívoros em *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae) no PEMS também foi verificado uma queda da diversidade de insetos herbívoros e um aumento da abundância de aranhas ao longo da estação úmida nas áreas que se encontravam em um estágio de sucessão avançado (Silva 2009). Assim, provavelmente ocorre um aumento da pressão exercida por predadores para que a riqueza e abundância de insetos herbívoros diminua no final da estação úmida. Segundo Spiller & Schoener (1994) a pressão do predador regula a comunidade de insetos herbívoros sendo um dos fatores reguladores da comunidade. O efeito do topo para a base foi introduzido por Hairston *et al.* (1960) que argumentaram que a biomassa vegetal é predominante porque os herbívoros eram controlados pelos seus predadores. Dessa forma, um aumento da densidade de predadores no final da estação úmida em resposta à disponibilidade de presas acaba exercendo uma forte pressão sobre a diversidade de insetos herbívoros.

O presente estudo descreve os padrões de estratificação e sazonalidade de insetos herbívoros e aranhas associados ao dossel de uma FED. Esses padrões são fundamentais para o conhecimento da dinâmica sazonal nesses sistemas. Além disso, permite discorrer sobre os fatores determinantes da diversidade de artrópodes, avaliando os componentes que atuam na regulação das espécies numa comunidade marcada pela forte sazonalidade climática. Finalmente, este estudo propõe comparações entre as comunidades de insetos herbívoros (consumidores primários) e aranhas (predadores) entre estratos e dentro de uma mesma estação, o que significa um acréscimo no entendimento de como fatores espaciais e temporais atuam na determinação da diversidade de insetos e estrutura da comunidade numa floresta tropical.

Capítulo 2

**Modificação da fauna de insetos herbívoros associados
ao dossel de uma floresta estacional decidual em
diferentes escalas espaciais ao longo de um gradiente
sucessional**

Frederico de Siqueira Neves

2.1. Resumo

A regeneração natural de ecossistemas florestais após o uso e abandono da terra pelo homem ocorre através da sucessão ecológica secundária. No entanto, ainda não se conhece os efeitos do processo de sucessão secundária sobre os insetos herbívoros associados ao dossel de florestas tropicais, um dos ecossistemas terrestres mais diversos, considerado um habitat fundamental para a manutenção de biodiversidade nos trópicos. Assim, o presente estudo teve como objetivo testar as seguintes hipóteses, em duas escalas espaciais, no dossel de uma Floresta Estacional Decidual: i. ao longo de um gradiente sucessional ocorre uma mudança da composição e um aumento da riqueza e abundância de insetos herbívoros; ii. o aumento da disponibilidade de recursos ao longo de um gradiente sucessional provoca um aumento da riqueza e abundância de insetos herbívoros; iii. guildas alimentares distintas de insetos herbívoros respondem em escalas diferenciadas às modificações da estrutura e disponibilidade de recursos que ocorrem ao longo de um gradiente sucessional. O efeito da sucessão secundária sobre os insetos herbívoros associados ao dossel foi avaliado em duas escalas espaciais: árvores e parcelas no Parque Estadual da Mata Seca, Manga (MG). Os insetos foram amostrados na região superior da copa das árvores pelo método de batimento e os mesmos foram capturados com guarda-chuva entomológico. Um total de 955 insetos herbívoros foi amostrado, 501 indivíduos sugadores e 454 mastigadores. Uma mudança da estrutura da comunidade de insetos herbívoros associados ao dossel do estágio inicial para os estágios intermediário e tardio foi verificada ($p < 0.01$). O efeito da sucessão secundária na riqueza e abundância de insetos herbívoros foi verificado ($p < 0.01$), entretanto, este efeito varia entre as guildas e entre as escalas espaciais. A modificação da estrutura da comunidade de insetos herbívoros é determinada provavelmente pela

mudança da composição da comunidade vegetal e pela modificação da estrutura da vegetação com o avanço da sucessão secundária. Os resultados obtidos se devem, provavelmente, às diferentes estratégias de mobilidade e obtenção e utilização de alimento de cada guilda alimentar. Os insetos sugadores são intimamente associados à planta hospedeira e possuem uma mobilidade mais restrita. Os insetos herbívoros mastigadores possuem uma mobilidade maior e estão normalmente associados à disponibilidade de folhas novas. Após cerca de 20 anos de regeneração natural, a comunidade de insetos herbívoros associada ao dossel apresenta uma estrutura muito similar ao dossel de uma floresta que esta a pelo menos 50 anos sem modificações antrópicas. Este resultado ressalta a importância de áreas de floresta secundária como refúgio para a biodiversidade animal em florestas tropicais.

2.2. Introdução

A perda de habitats naturais por modificações antrópicas é o principal fator responsável pela diminuição da diversidade biológica nas últimas décadas (Balmford *et al.* 2005). A cada ano, aproximadamente seis milhões de hectares de florestas tropicais são cortados (Whitmore 1997). Dentre os ecossistemas tropicais, as florestas estacionais decíduais (FEDs) se destacam pelo pouco conhecimento científico, se comparadas às florestas úmidas (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005, Quesada *et al.* 2009), apesar de representarem cerca de 42% dos habitats tropicais (Murphy & Lugo 1986). É comum encontrar as FEDs sob forte pressão antrópica com uma severa perda de área natural devido ao desmatamento seguido de queimada para o estabelecimento de monoculturas (Espírito-Santo *et al.* 2009) ou a derrubada das florestas nativas com o avanço das fronteiras agrícolas. Além disso, a ocupação das cidades e a retirada de madeira para

lenha e para a construção civil (Mooney *et al.* 1995, Kalaska *et al.* 2004, Quesada & Stoner 2004, Miles *et al.* 2006) também provocam a fragmentação das florestas e a perda de habitat (Arroyo-Mora *et al.* 2005, Wright *et al.* 2007). Por esses motivos, as FEDs são consideradas um dos ecossistemas tropicais mais ameaçados do planeta (Miles *et al.* 2006, Quesada *et al.* 2009).

A definição de FEDs é relativamente ampla, referindo-se a formações arbóreas que ocorrem em regiões com duas estações bem definidas (seca e chuvosa) (Murphy & Lugo 1986, Nascimento *et al.* 2004, Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005, Vieira & Scariot 2006). A vegetação é tipicamente decídua, com pelo menos 50% de perda de folhas na estação seca do ano. A temperatura média anual é de 25°C e a precipitação média anual varia entre 700 e 2000 mm, com pelo menos três ou mais meses secos por ano (precipitação = 100 mm/mês) (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005). As FEDs normalmente ocorrem em solos com concentrações relativamente altas de calcário e magnésio (Scariot & Sevilha 2005), um solo mais rico em nutrientes se comparado ao Cerrado (Neves *et al.* 2009). Devido a estas características há uma elevada pressão antrópica nas regiões de transição, como a existente entre o Cerrado e a Caatinga no norte do estado de Minas Gerais (Espírito-Santo *et al.* 2009). No Brasil, somente 3,9% de remanescentes FEDs estão presentes em áreas de conservação (Espírito-Santo *et al.* 2009). No norte do estado de Minas Gerais, essas florestas são encontradas em distintos estágios de regeneração, desde áreas abandonadas após o uso como pastagens a áreas relativamente pouco perturbadas (Espírito-Santo *et al.* 2009), o que torna essa região ideal para se conhecer o efeito da sucessão secundária na manutenção da diversidade biológica e de serviços do ecossistema (veja Quesada *et al.* 2009).

A regeneração natural de ecossistemas florestais após o uso e abandono da terra pelo homem ocorre através da sucessão ecológica secundária (Huston & Smith 1987,

Cobert 1995, Quesada *et al.* 2009). Este processo pode ocorrer de diferentes formas de acordo com os tipos florestais, com uma tendência do aumento da complexidade mudando de ervas e arbustos para áreas florestais ao longo do processo sucessional (Tilman 1990, Guariguata & Ostertag 2001, Quesada *et al.* 2009). Praticamente todo o conhecimento sobre sucessão em ambientes tropicais foi obtido a partir de estudos em florestas úmidas (Guariguata & Ostertag 2001) e pode não ser aplicável em FEDs (Vieira & Scariot 2006, Quesada *et al.* 2009). Para a flora foi verificado em FEDs uma mudança na estrutura da comunidade arbórea com o avanço da sucessão secundária, juntamente com uma mudança gradual na composição de espécies (Kalaska *et al.* 2004, Ruiz *et al.* 2005, Madeira *et al.* 2009), indicando que a complexidade estrutural destes ambientes florestais muda ao longo do processo de sucessão (Brown & Ewel 1987, Edwards-Jones & Brown 1993, Kalácska *et al.* 2004, Lewinsohn *et al.* 2005, Madeira *et al.* 2009).

A modificação da comunidade vegetal durante o processo de sucessão secundária tem consequências na comunidade animal associada (Cobert 1995, Siemann *et al.* 1999, Davis 2000, Dunn 2004). Normalmente, ocorre um aumento gradual da diversidade de insetos com o avanço sucessional (Southwood *et al.* 1979, Cobert 1995, Siemann *et al.* 1999, Martinko *et al.* 2006). Entretanto, em um estudo recente em uma FED brasileira foi verificado que insetos pertencentes a distintas guildas alimentares respondem de forma diferenciada aos efeitos da sucessão secundária (Neves *et al.* 2008). O aumento da riqueza de espécies de borboletas frugívoras e besouros rola-bosta foi verificado ao longo de um gradiente sucessional, fato não verificado para as formigas arborícolas (Neves *et al.* 2008). No entanto, ainda não se conhece os efeitos do processo de sucessão secundária sobre os insetos herbívoros associados ao dossel de florestas tropicais, úmidas ou secas (Lewinsohn *et al.* 2005).

O dossel de uma floresta tropical representa um dos ecossistemas terrestres mais diversos, considerado um habitat fundamental para a manutenção da biodiversidade nos trópicos (Lowman & Nadkarni 1995, Stork *et al.* 1997, Basset *et al.* 2003). Contudo, pouco se conhece a respeito dos padrões de distribuição das espécies e seus mecanismos determinantes, principalmente devido às dificuldades de acesso (Basset *et al.* 2003, Lewinsohn *et al.* 2005, Lowman 2009). No dossel de florestas neotropicais, grandes vertebrados herbívoros são raros, de forma que o consumo de biomassa vegetal é realizado primariamente por insetos (Coley & Barone 1996, Basset *et al.* 2003, Lewinsohn *et al.* 2005). Esses organismos dominam o dossel em diversidade e biomassa (Hunt 2003, Basset *et al.* 2003) e, por isso, são considerados fundamentais para a manutenção dos processos existentes nesse habitat (Price 1997, Novotny *et al.* 2003, Lewinsohn *et al.* 2005). Entretanto, insetos pertencentes a diferentes guildas alimentares podem responder de forma diferenciada e em distintas escalas, pois diferem em sensibilidade às modificações do habitat (Golden & Crist 1999, Godfray & Lawton 2001, Tschamtker & Brandl 2004, Neves 2005, Crist *et al.* 2006). Conhecer os efeitos do processo de sucessão secundária nos insetos herbívoros associados ao dossel e a importância das matas secundárias para a manutenção da diversidade de organismos associados a este habitat é fundamental para se estabelecer estratégias de conservação das florestas tropicais (veja Quesada *et al.* 2009).

Assim, o presente estudo teve como objetivo testar as seguintes hipóteses em duas escalas espaciais distintas, no dossel de uma FED: i. ao longo de um gradiente sucessional, ocorre uma mudança da composição e um aumento da riqueza e abundância de insetos herbívoros; ii. o aumento da disponibilidade de recursos ao longo de um gradiente sucessional provoca um aumento da riqueza e abundância de insetos herbívoros; iii. guildas alimentares distintas de insetos herbívoros respondem em escalas

diferenciadas às modificações da estrutura e disponibilidade de recursos que ocorrem ao longo de um gradiente sucessional.

2.3. Metodologia

2.3.1. Área de estudo: Esse estudo foi conduzido no final da estação úmida (fevereiro-março), em 2007, no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS), uma unidade de conservação de proteção integral gerenciada pelo Instituto Estadual de Florestas (IEF-MG). O PEMS possui uma área de 10.281 ha e está localizado no município de Manga, no vale do Rio São Francisco, Minas Gerais, entre as coordenadas 14°48'36" – 14°56'59" S e 43°55'12" – 44°04'12" O. No PEMS, a FED é a fitofisionomia predominante (IEF 2000). Estas florestas são dominadas por árvores decíduas, com cerca de 90-95% das espécies arbóreas sem folhas durante a estação seca (Maio-Outubro) (Pezzini *et al.* 2008). Segundo a classificação de Köppen, a região apresenta clima Aw, definido como tropical sazonal e caracterizado por um verão chuvoso, entre os meses de outubro a março, e um inverno seco, entre os meses de abril a setembro. A temperatura média anual da área varia em torno dos 24.4°C e a precipitação média anual é de 871 mm (Antunes 1994). Atualmente aproximadamente 1.525 ha do PEMS são formados por pastagens abandonadas em diferentes estágios de regeneração, além de áreas com FEDs primárias (Madeira *et al.* 2009).

Os insetos foram amostrados em árvores presentes em 15 parcelas de 50 x 20 m (0,1 ha cada) em distintos estágios de sucessão: inicial, intermediário e tardio (cinco parcelas em cada estágio sucessional). Todas as parcelas estavam localizadas em um transecto de sete km, distantes entre si pelo menos 200 m. O estágio inicial de sucessão é caracterizado pela presença de ervas e gramíneas, além de vegetação lenhosa formada

por arbustos e um único estrato arbóreo de cerca de quatro metros de altura, formando um dossel descontínuo. Esta área foi usada como pasto durante pelo menos 20 anos e abandonado em 2000 com a criação do PEMS. O estágio intermediário possui dois estratos de vegetação: o primeiro formado por árvores decíduas entre 10-12 m de altura e algumas árvores emergentes que podem alcançar até 15 m. O segundo estrato é formado por um sub-bosque denso com muitas árvores jovens e lianas abundantes. Essa área foi usada como pasto por um período não conhecido e foi abandonada por volta de 1987, quando iniciou o processo de sucessão secundária. O estágio de sucessão tardio foi caracterizado por dois estratos de vegetação, o primeiro estrato é formado por árvores caducifólias, que formam um dossel entre 18-20 m de altura bem fechado na estação úmida, com algumas árvores emergentes que podem alcançar 30 m. O segundo estrato é formado por um sub-bosque com reduzida penetração de luz e baixa densidade de árvores jovens e lianas. Não há registro de retirada de madeira ou queimadas nesta área há pelo menos 50 anos. Para uma descrição detalhada das parcelas de estudo, veja Madeira *et al.* (2009).

2.3.2. *Desenho amostral*: O efeito da sucessão secundária sobre os insetos herbívoros associados ao dossel foi avaliado em duas escalas espaciais: árvores e parcelas. Dentro de cada uma das 15 parcelas foram arbitrariamente selecionadas entre 18 e 20 árvores, totalizando 293 árvores amostradas: 100 árvores no estágio inicial, 100 árvores no estágio intermediário e 93 árvores no estágio tardio. As árvores amostradas possuíam uma distância mínima de cinco metros entre si e apresentavam uma circunferência a altura do peito (CAP) mínima de 15 cm.

Para verificar o efeito da disponibilidade de recursos nas duas escalas espaciais foi medida a altura da árvore hospedeira (escala “árvore”) e, dentro de cada parcela, foi

quantificada a riqueza e densidade de árvores que possuíam um CAP \geq que 15 cm (escala “parcela”) (ver Madeira *et al.* 2009 para maiores detalhes).

2.3.3. Amostragem de insetos herbívoros: o acesso ao dossel foi realizado através de técnicas de escalada livre em corda em árvores acima de sete metros de altura e com o uso de uma escada em árvores entre três e sete metros de altura. Os insetos foram amostrados na região superior da copa em todas as árvores dos distintos estágios de sucessão pelo método de batimento e os mesmos foram capturados com guarda-chuva entomológico (Campos *et al.* 2006, Neves *et al.* 2009). Três ramos de cada planta foram escolhidos arbitrariamente para realização do batimento (dez batidas por ramo). Os insetos amostrados foram identificados em nível de família usando chaves taxonômicas (Borror *et al.* 2002). Posteriormente, os insetos herbívoros foram agrupados em duas guildas alimentares: sugadores e mastigadores (Weis & Berenbaum 1989), segundo a morfologia das peças bucais de famílias predominantemente herbívoras (segundo Moran & Southwood 1982). Após a identificação da família foi determinada a riqueza de morfoespécies, por meio das características morfológicas externas, e a abundância de indivíduos em cada uma das escalas espaciais (árvores e parcelas). Todos os insetos amostrados foram depositados na coleção entomológica do Laboratório de Biologia da Conservação da Universidade Estadual de Montes Claros.

2.3.4. Análise de dados: a composição de insetos herbívoros presentes nos distintos estágios de sucessão foi comparada pela análise de escala multidimensional não-métrica (NMDS). Assim, uma ordenação das parcelas dos distintos estágios de sucessão foi realizada utilizando a densidade das famílias de insetos herbívoros amostrados em cada parcela, usando o índice de Bray-Curtis. Para testar se a estrutura da comunidade de

insetos herbívoros associados ao dossel difere entre os distintos estágios de sucessão foi utilizada uma análise de similaridade (ANOSIM, Clarke 1993). Nessa análise foi aplicado um procedimento de permutação não-paramétrico, ordenando a similaridade das matrizes entre as parcelas (Clarke 1993). Para cada estágio de sucessão foi calculado o valor de R obtido através da estrutura da comunidade presente nos distintos tratamentos (estágios de sucessão) (Clarke 1993). A diferença relativa entre o valor de R obtido no teste de ANOSIM foi usada para determinar padrões de similaridade entre os insetos herbívoros amostrados nos três estágios sucessionais. Também foi calculada a porcentagem de similaridade (SIMPER, Clarke 1993) para determinar a contribuição de cada uma das famílias de insetos herbívoros para formar os grupos obtidos na NMDS. Todas as análises foram realizadas no programa PAST (Hammer et al. 2001).

O efeito da sucessão ecológica e da disponibilidade de recursos na fauna de insetos herbívoros nas duas escalas espaciais foi verificado através de modelos lineares generalizados (GLMs) utilizando a riqueza e abundância média de insetos herbívoros (mastigadores e sugadores) em cada escala como variáveis resposta. Como variáveis explicativas foram utilizados o estágio de sucessão e a disponibilidade de recursos em cada escala espacial. Na escala “árvore” foi utilizada a altura da planta hospedeira como medida de disponibilidade de recurso, e na escala “parcelas” foram utilizadas a riqueza e densidade de árvores por parcela. Os modelos mínimos foram obtidos através da retirada de variáveis não significativas e junção de estágios de sucessão que não se diferenciavam estatisticamente ($p > 0,05$), através da análise de contraste (Crawley 2007). Os GLMs e as análises de contraste foram realizadas no software estatístico R (R Development Core Team, 2008) em nível de significância de 5%, seguidas de análises de resíduos para verificar a adequação dos modelos e das distribuições utilizadas.

2.4. Resultados

Um total de 955 insetos herbívoros foi amostrado, distribuídos em 25 famílias de hábito alimentar predominantemente herbívoro (Tabela 1). Destes, 501 indivíduos eram sugadores e 454 eram mastigadores. Dentre os sugadores, a família Cicadellidae foi a mais rica em morfoespécies e a família Tingidae foi a mais abundante. Para os herbívoros mastigadores, as duas famílias que apresentaram as maiores riqueza e abundância foram Curculionidae e Chrysomelidae (Tabela 1).

Dos insetos amostrados, 27,5% estavam presentes em árvores do estágio inicial de sucessão, 36,6% no estágio intermediário e 35,9% no estágio tardio. Uma mudança da estrutura da comunidade de insetos herbívoros associados ao dossel do estágio inicial para os estágios intermediário e tardio foi verificada (ANOSIM $R^2 = 0.53$, $p < 0.01$) (Fig. 1). Através da análise de SIMPER foi possível verificar que quatro famílias (Tingidae, Chrysomelidae, Cicadellidae e Curculionidae) contribuíram com mais de 57% das diferenças observadas entre o estágio inicial e os estágios intermediário e tardio (Tabela 1).

O efeito da sucessão secundária na riqueza e abundância de insetos herbívoros foi verificado entretanto, varia entre as guildas e entre as escalas espaciais. A riqueza de insetos herbívoros sugadores aumentou do estágio inicial para os estágios intermediário e tardio nas duas escalas espaciais (árvores e parcelas) (Tabela 2, Fig. 2). Esse padrão não foi verificado para a abundância de sugadores nas duas escalas espaciais (Fig. 2). Para os insetos herbívoros mastigadores foi verificado um aumento da riqueza e abundância do estágio inicial para os estágios intermediário e tardio somente na escala “árvores” (Tabela 2, Fig. 2). Na escala “parcelas” não foi verificado uma diferença

significativa entre os três estágios sucessionais, tanto para a riqueza quanto para a abundância de herbívoros mastigadores (Fig. 2).

Quanto à disponibilidade de recursos, na escala “árvores” foi verificado um efeito positivo do aumento da altura da árvore hospedeira na riqueza de insetos sugadores e mastigadores (Tabela 2, Fig. 3). Na escala “parcelas” foi verificado um efeito positivo da riqueza de árvores na riqueza de insetos sugadores (Tabela 2, Fig. 4). Não foi verificado o efeito da riqueza ou densidade de árvores na abundância de sugadores e na riqueza e abundância de mastigadores ($p > 0,05$).

Tabela 1. Distribuição dos insetos herbívoros amostrados em três estágios de sucessão no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS), Minas Gerais, Brasil. A análise de SIMPER ilustra a contribuição de cada família na ordenação das parcelas obtida na NMDS.

Taxon	Riqueza	Abundância	Abundância média			Contribuição % Acumulativa	
			Inicial	Intermediario	Tardio		
Tingidae	4	200	15.4	13.6	11.0	15.14	26.1
Chrysomellidae	23	131	9.0	5.6	7.2	6.46	37.2
Cicadellidae	25	101	1.4	15.2	3.6	6.41	48.2
Curculioniodae	32	142	5.2	10.2	6.6	5.29	57.3
Ninfas (Hemiptera)	—	133	7.8	10.4	8.4	4.34	64.8
Larvas (Lepidoptera)	—	67	5.6	6.6	1.2	3.62	71.0
Bruchidae	16	47	4.8	0.2	4.0	3.18	76.5
Ninfas (Orthoptera)	—	26	5.2	4.2	2.8	2.66	81.1
Miridae	8	11	1.0	1.4	4.2	2.49	85.4
Cerambycidae	8	18	0.0	1.4	2.2	1.57	88.1
Psyllidae	2	14	1.6	1.2	0.0	1.12	90.0
Tettigoniidae	8	14	0.8	0.8	1.2	1.06	91.8
Membracidae	3	12	1.0	0.4	1.0	0.96	93.5
Tropiduchidae	2	8	0.0	1.0	0.6	0.76	94.8
Pentatomidae	3	4	0.8	0.0	0.0	0.63	95.9
Thyreocoridae	3	5	0.0	0.2	0.8	0.48	96.7
Cixiidae	4	4	0.0	0.2	0.6	0.34	97.3
Achilidae	2	2	0.2	0.2	0.0	0.24	97.7
Buprestidae	2	2	0.0	0.0	0.4	0.23	98.1
Phasmidae	3	3	0.0	0.4	0.2	0.22	98.0
Acrididae	1	3	0.4	0.0	0.0	0.21	98.8
Fulgoridae	2	2	0.0	0.2	0.2	0.14	98.9
Scutelleridae	1	1	0.0	0.2	0.0	0.11	99.1
Aleyrodidae	1	1	0.0	0.0	0.2	0.10	99.3
Dictyopharidae	1	1	0.0	0.0	0.2	0.10	99.4
Procoppiidae	1	1	0.0	0.0	0.2	0.08	99.6
Aetalionidae	1	1	0.0	0.0	0.2	0.08	99.7
Acalyioniidae	1	1	0.0	0.0	0.2	0.08	100.0
Total	—	955	2.2	2.7	2.0	—	—

Tabela 2. Modelo mínimo adequado indicando o efeito do estágio de sucessão e disponibilidade de recursos na riqueza e abundância de insetos herbívoros associados ao dossel de uma Floresta Estacional Decidual em duas escalas espaciais.

Escala	Variável resposta	Distribuição de erros	Variável	g.l.	Deviancia	<i>P</i>
Árvore	Riqueza de sugadores	Quasipoisson	Altura da árvore	1	9.72	0.01
			Estágio de sucessão	1	15.49	< 0.01
	Riqueza de mastigadores	Quasipoisson	Altura da árvore	1	16.22	< 0.01
			Estágio de sucessão	1	5.78	0.04
	Abundância de mastigadores	Quasipoisson	Altura da árvore	1	8.9	0.04
	Parcela	Riqueza de sugadores	Quasipoisson	Riqueza de árvores	1	0.46
Estágio de sucessão				1	0.43	0.01

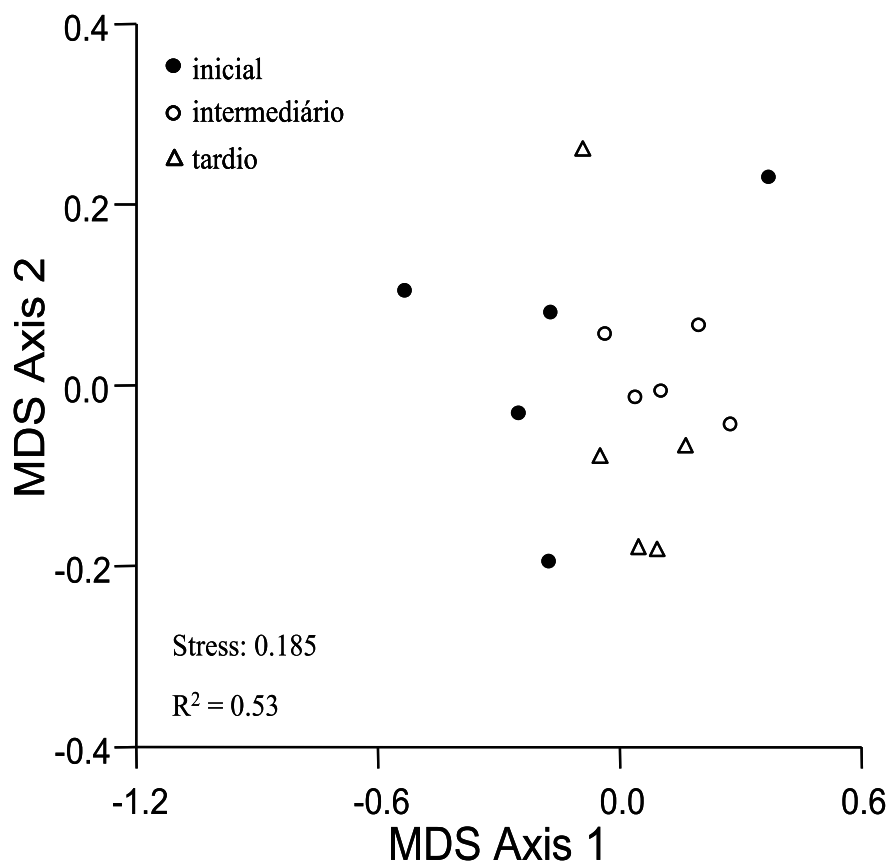


Figura 1. Análise de escala multidimensional não-métrica (NMDS) para a ordenação da fauna de insetos herbívoros amostrada no dossel de uma Floresta Estacional Decidual em três estágios sucessionais. Através da ANOSIM foi verificada uma diferença significativa da estrutura da comunidade de insetos herbívoros entre o estágio inicial e os estágios intermediário e tardio ($p < 0.01$). NMDS é baseada na distância da matriz obtida a partir do índice de similaridade de Bray-Curtis.

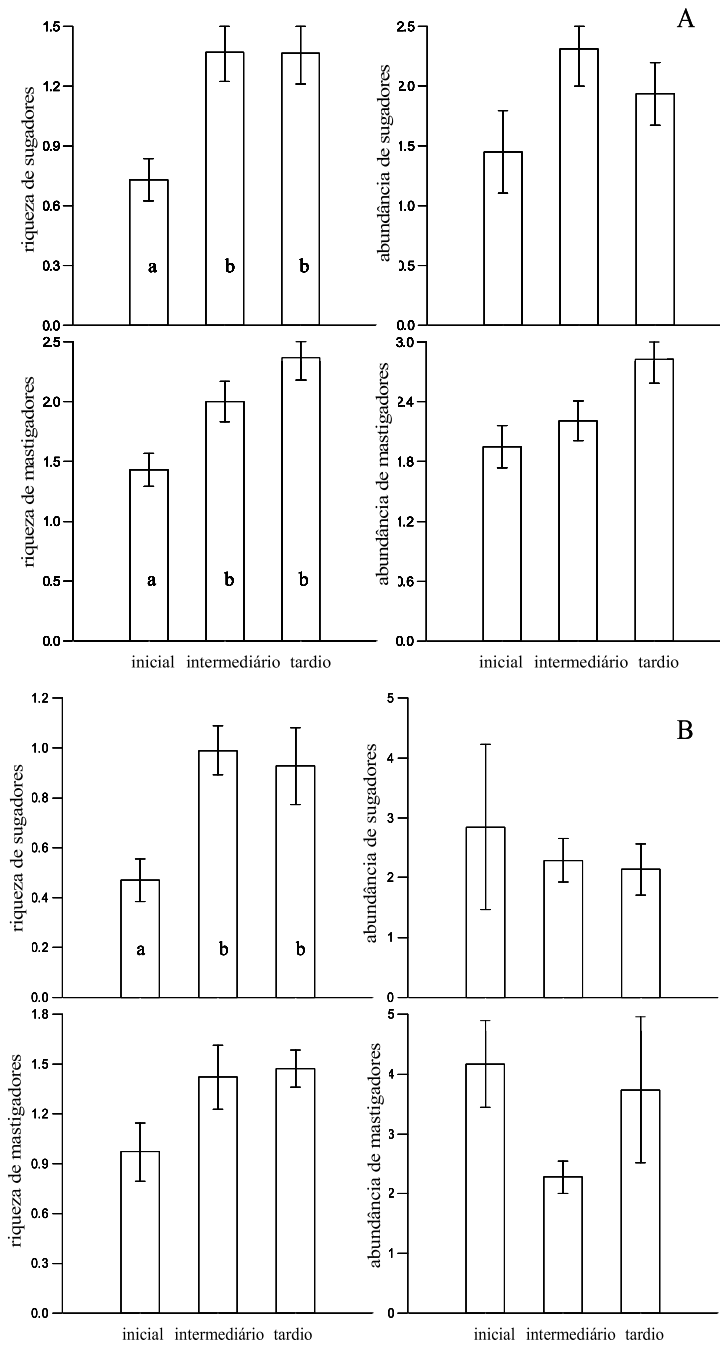


Figura 2. Riqueza e abundância de insetos herbívoros sugadores e mastigadores amostrados no dossel de uma Floresta Estacional Decidual em duas escalas espaciais; A = árvores e B = parcelas. As barras verticais representam à média de insetos (\pm EP). Letras distintas no interior das barras verticais indicam estágios sucessionais estatisticamente distintos ($p < 0,05$), verificado através de análises de contraste.

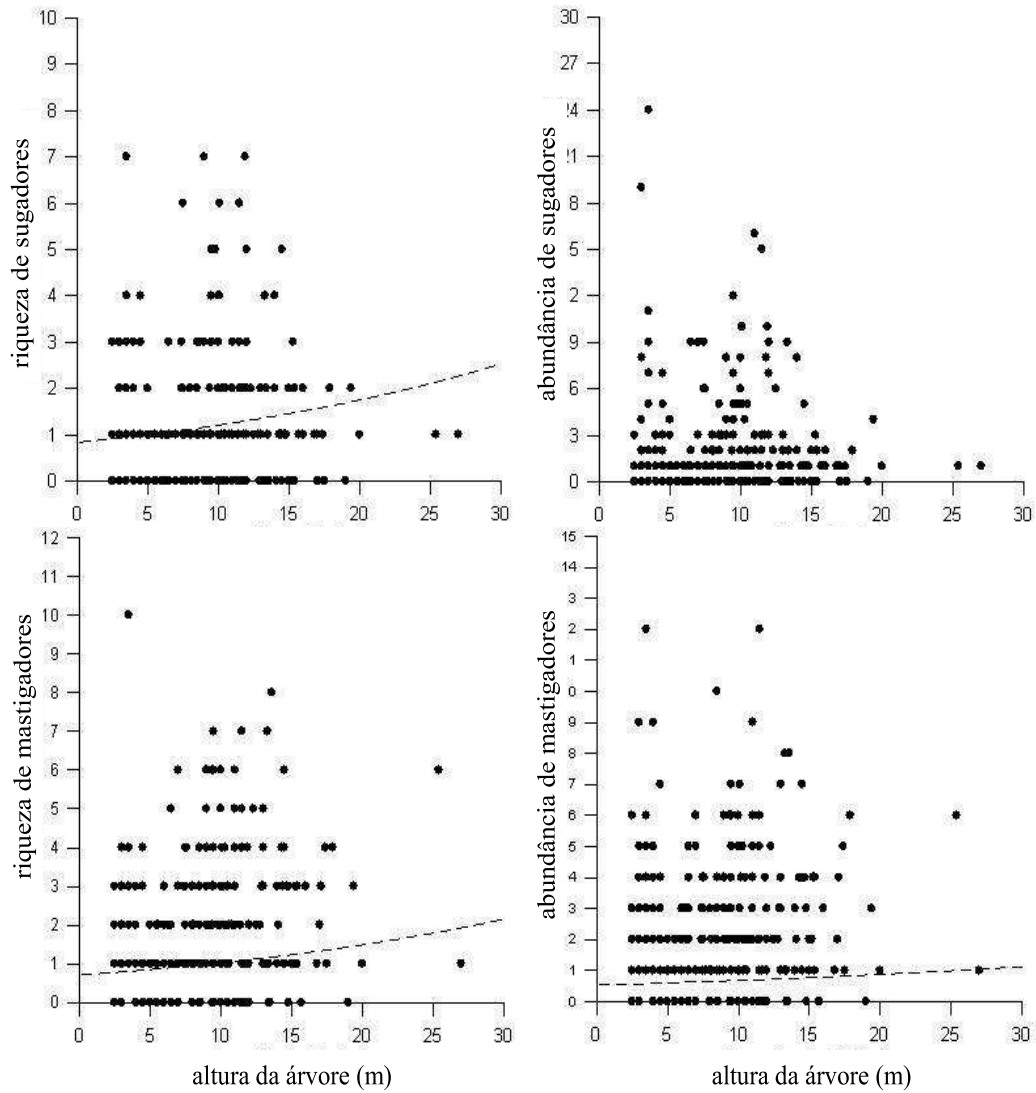


Figura 3. Efeito da altura da árvore hospedeira na riqueza e abundância de insetos herbívoros. As curvas foram obtidas através dos modelos lineares generalizados ($p < 0,05$; Tabela 2).

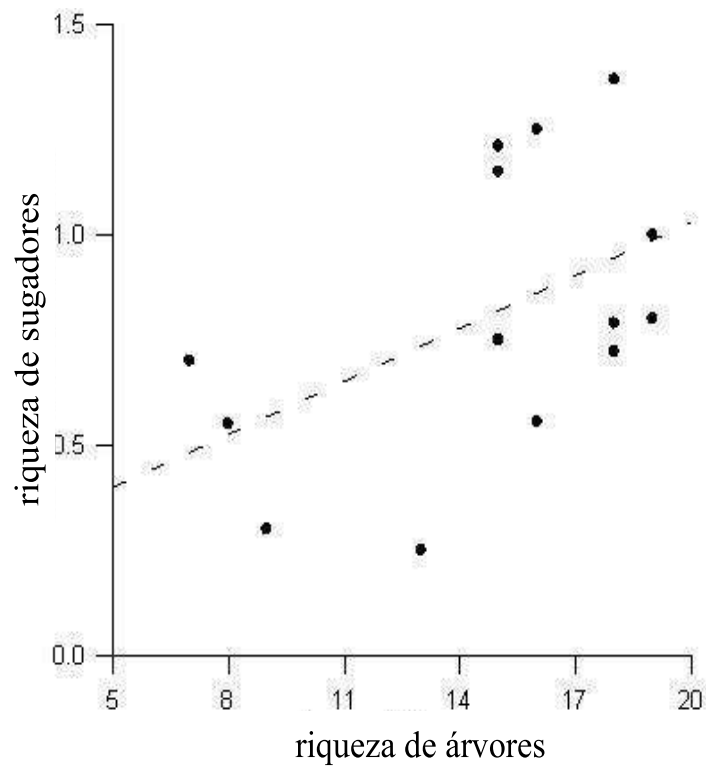


Figura 4. Efeito da riqueza de árvores por parcela na riqueza de insetos herbívoros sugadores. A curva foi obtida através de um modelo linear generalizado ($p < 0,05$; Tabela 2).

2.5. Discussão

Muitos *taxa* de invertebrados respondem rapidamente às modificações do ambiente (Andersen 1990, Kremen *et al.* 1993, Brown 1997, Lawton *et al.* 1998, Julião *et al.* 2005, Fernandes & Negreiros 2006, Moreira *et al.* 2007, Nichols *et al.* 2007, Gardner *et al.* 2008, Neves *et al.* 2008). No presente estudo foi verificado uma mudança na composição das famílias de insetos herbívoros associados ao dossel de áreas em estágio inicial em relação a estágios sucessionais mais avançados (intermediário e tardio). Essa modificação é determinada provavelmente pela mudança da composição da comunidade vegetal (Tscharntke & Brandl 2004, Crist *et al.* 2006, mas veja Novotny *et al.* 2007) e pela mudança estrutura da vegetação com o avanço da sucessão secundária (Cobert 1995, Siemann *et al.* 1999, Martinko *et al.* 2006). Na área de estudo foi verificado o aumento da complexidade e heterogeneidade do habitat ao longo do gradiente sucessional, com um aumento da riqueza, densidade e tamanho das árvores. O estágio inicial apresentou 24 espécies arbóreas, representadas por 11 famílias e uma densidade média de 49,3 indivíduos/0,1 hectare. O estágio tardio possui 42 espécies distribuídas em 21 famílias e densidade média de 98,8 indivíduos/0,1 hectare (ver Madeira *et al.* 2009). Em florestas tropicais úmidas também foi verificado que os insetos herbívoros respondem positivamente ao aumento da complexidade do dossel (Novotny *et al.* 2003, Neves 2005).

Além da modificação da estrutura da comunidade, o avanço da sucessão secundária pode determinar o aumento da riqueza de insetos (Southwood *et al.* 1979, Cobert 1995, Siemann *et al.* 1999, Martinko *et al.* 2006). Entretanto, este efeito pode variar entre guildas alimentares (Siemann *et al.* 1999, Grimbacher & Stork 2007, Neves *et al.* 2008) e entre escalas espaciais distintas (Golden & Crist 1999, Godfray & Lawton

2001, Tschardtke & Brandl 2004, Crist *et al.* 2006). No presente estudo foi verificado um aumento da riqueza de insetos herbívoros sugadores com o avanço da sucessão secundária ao longo do gradiente sucessional nas duas escalas espaciais estudadas (árvores e parcelas). Já para os insetos herbívoros mastigadores foi verificado um aumento da riqueza com o avanço da sucessão secundária somente na escala “árvores”. Guildas distintas possuem mobilidade e necessidades alimentares diferentes e, de uma maneira geral, a frequência de especialistas entre os insetos herbívoros sugadores é maior que entre os mastigadores (Denno & Perfect 1994, Golden & Crist 1999, Novotny *et al.* 2002, Ødegaard 2003, Neves 2005). De fato, alguns estudos em florestas tropicais demonstraram que os insetos mastigadores especialistas são raros (Novotny *et al.* 2002). Além disso, Novotny *et al.* (2007) mostraram que em florestas tropicais há uma diversidade local alta (diversidade alfa) com uma grande sobreposição de espécies entre habitats descontínuos. Assim, há pouca mudança na composição de espécies entre diferentes espécies de árvores, ou seja, uma baixa diversidade beta de herbívoros mastigadores.

Além de afetar a composição de espécies, o aumento da complexidade e heterogeneidade ambiental ao longo do gradiente sucessional afeta positivamente a diversidade de insetos herbívoros (Strong *et al.* 1984, Corbet 1995, Siemann *et al.* 1999, Martinko *et al.* 2006). De fato, áreas em estágios iniciais possuem uma menor diversidade de espécies vegetais e árvores com uma arquitetura menos complexa, se comparadas às árvores presentes nos estágios sucessionais mais avançados (Kalácska *et al.* 2004, Lewinsohn *et al.* 2005, Madeira *et al.* 2009). Muitos estudos mostraram um aumento da abundância e riqueza de insetos herbívoros com a complexidade estrutural do habitat, relacionado a uma maior disponibilidade e variedade de recursos em ambientes mais complexos (Brown & Ewel 1987, Corbet 1995, Siemann *et al.* 1999,

Lewinsohn *et al.* 2005, Martinko *et al.* 2006, Jactel & Brockerhoff 2007, Axmacher *et al.* 2009). Contudo, o efeito da complexidade do habitat pode variar entre guildas alimentares ou escalas espaciais distintas (Lewinsohn *et al.* 2005, Neves 2005, Crist *et al.* 2006, Grimbacher & Stork 2007), como verificado no presente trabalho.

Além da complexidade do habitat, uma mudança na disponibilidade de recursos ao longo da sucessão secundária pode determinar a diversidade de insetos herbívoros associada ao dossel (Novotny *et al.* 2003). A mudança na disponibilidade de recursos e qualidade do habitat durante o processo de sucessão secundária determina modificações na maioria das comunidades animais (Siemann *et al.* 1999, Davis 2000, Dunn 2004). No presente estudo foi verificado que um aumento da altura da árvore hospedeira determina um aumento da riqueza de insetos sugadores e mastigadores. Em uma escala local, como a escala “árvores” no presente trabalho, a disponibilidade e qualidade de recursos é fundamental na determinação da riqueza de insetos herbívoros associados (Root 1973, Neves 2005, Campos *et al.* 2006.). Alguns estudos em florestas tropicais verificaram uma maior riqueza de insetos herbívoros em árvores adultas que alcançavam o dossel, se comparadas a árvores em estágio imaturo presentes no sub-bosque (Basset *et al.* 2001, Campos *et al.* 2006). Ao encontrar uma árvore hospedeira de maior altura, um inseto herbívoro, além de encontrar uma maior disponibilidade de recursos (Root 1973, Stiling & Moon 2005), reduz os custos de locomoção, permanecendo na árvore hospedeira um maior tempo possível (Alonso & Herrera 1996). Além disso, em árvores maiores os riscos dos insetos herbívoros serem encontrados por inimigos naturais são menores (Bernays 1997, Riihimäki *et al.* 2006). Silva (2009) sugere que o tamanho e arquitetura da planta hospedeira sejam preponderantes na determinação da fauna de herbívoros associada quando comparados à complexidade estrutural do habitat circundante.

A riqueza de espécies de árvores é outro fator importante na determinação da riqueza de insetos herbívoros (Novotny *et al.* 2002, 2003, Vehviläinen *et al.* 2007). Muitos estudos têm relacionado o aumento da diversidade de insetos herbívoros em estágios sucessionais mais avançados ao aumento da riqueza de plantas (Ernest 1989, Corbet 1995, Siemann *et al.* 1999, Lewinsohn *et al.* 2005, Jactel & Brockerhoff 2007). No presente estudo, o aumento da riqueza de árvores na escala de parcelas determina um aumento somente da riqueza de insetos sugadores e não de mastigadores. Os resultados obtidos se devem, provavelmente, às diferentes estratégias de obtenção e utilização de alimento de cada guilda (Crist *et al.* 2006, Vehviläinen *et al.* 2007). Os insetos sugadores são intimamente associados à planta hospedeira e possuem uma mobilidade mais restrita (Lawton 1983, Denno & Perfect 1994, Novotny *et al.* 2003, Neves 2005), assim um aumento da riqueza de árvores hospedeira determina um aumento da riqueza desses herbívoros. Os insetos herbívoros mastigadores possuem uma mobilidade maior, se comparados aos sugadores, e estão normalmente associados à disponibilidade de folhas novas (Basset 2001, Barrios 2003, Ødegaard 2003, Neves 2005). Assim, um aumento da riqueza de árvores hospedeiras não determina, necessariamente, um aumento da riqueza desses insetos, devido principalmente a uma baixa diversidade beta de insetos mastigadores em florestas tropicais (Novotny *et al.* 2007). Insetos herbívoros generalistas não são influenciados pela diversidade de plantas hospedeiras como os insetos herbívoros mais especialistas (Andow 1991, Vehviläinen *et al.* 2007).

Em nenhuma das guildas alimentares foram verificadas diferenças na composição, riqueza e abundância de insetos entre o estágio intermediário e o tardio. Após cerca de 20 anos de regeneração natural, a comunidade de insetos herbívoros associada ao dossel apresenta uma estrutura muito similar ao dossel de uma floresta

com pelo menos 50 anos sem ações antrópicas. Resultado semelhante também foi verificado para outras guildas de insetos terrestres (Neves *et al.* 2008) e para comunidade de plantas (Madeira *et al.* 2009) em uma FED brasileira. Este resultado ressalta a importância de áreas de floresta secundária como refúgio para a biodiversidade animal em florestas tropicais, já verificado em outros estudos (Dunn 2004, Laurance 2007, Nichols *et al.* 2007, Quesada *et al.* 2009).

No presente estudo foi verificado uma mudança da estrutura da comunidade de insetos herbívoros com o avanço da sucessão secundária. Também foi verificado que guildas distintas de insetos herbívoros respondem de forma diferenciada aos efeitos da sucessão ecológica e em escalas espaciais distintas, com um aumento da riqueza local de insetos herbívoros especialistas e generalistas com o avanço da sucessão secundária na escala “árvores”. Na escala “parcelas” foi verificado um aumento da riqueza somente para os insetos especialistas devido, provavelmente, a uma baixa diversidade beta dos insetos generalistas.

Capítulo 3

**Diversidade de formigas arborícolas em uma Floresta
Estacional Decidual brasileira: efeitos da sazonalidade
ambiental e da sucessão secundária**

Frederico de Siqueira Neves

3.1. Resumo

Em sistemas tropicais, a heterogeneidade ambiental e a disponibilidade de recursos são considerados fatores importantes na determinação da riqueza e composição de comunidades de formigas. Por este motivo, estas variáveis têm sido comumente utilizadas como indicadores de distúrbios florestais. O objetivo desse estudo foi testar as seguintes hipóteses em uma Floresta Estacional Decidual: i. a composição de formigas arborícolas muda e a riqueza desses insetos aumenta ao longo do gradiente de sucessão secundária; ii. a composição de formigas arborícolas muda e a riqueza desses insetos diminui da estação úmida para a seca; iii. a heterogeneidade e a disponibilidade de recursos determinam a riqueza de formigas arborícolas. A amostragem de formigas foi realizada em 15 parcelas em três diferentes estágios de sucessão secundária (inicial, intermediário e tardio) no Parque Estadual da Mata Seca, no norte do estado de Minas Gerais, Brasil. As formigas foram amostradas nas estações úmida e seca, utilizando cinco armadilhas do tipo *pitfall* em cada parcela. Foram amostradas 43 espécies de formigas, distribuídas em 19 gêneros. Nossos resultados indicam uma mudança na composição de espécies ao longo do gradiente sucessional ($p < 0,05$). Entretanto, a riqueza de espécies de formigas não diferiu entre os estágios de sucessão ou entre as estações ($p > 0,05$) e não foi afetada pelas variáveis utilizadas como indicadoras de heterogeneidade de habitat ($p > 0,05$). A composição de espécies de formigas não mudou significativamente entre as estações seca e úmida no estágio inicial, mas as parcelas dos estágios intermediário e tardio foram claramente agrupadas de acordo com as semelhanças em sua composição de espécies entre as estações. Nós sugerimos que 20 anos de regeneração são suficientes para restauração da maior parte

da comunidade de formigas arborícolas em florestas tropicais secas, ressaltando a importância das florestas secundárias para a manutenção da biodiversidade.

3.2. Introdução

As formigas representam um grupo importante de organismos terrestres devido à elevada diversidade taxonômica e domínio em biomassa animal em muitos ecossistemas (Erwin 1983, Tobin 1997). Estes organismos ocupam vários níveis tróficos e, por isso, são fundamentais para a manutenção dos processos ecológicos (Hölldobler & Wilson 1990, Jouquet *et al.* 2006). Em sistemas tropicais, a heterogeneidade ambiental e a disponibilidade de recursos são considerados fatores importantes na determinação da riqueza de espécies de formigas (Bestelmeyer & Wiens 2001, Ribas *et al.* 2003, Armbrrecht *et al.* 2004, Ribas & Schoederer 2007). As formigas são organismos sensíveis a mudanças sazonais e a variação da estrutura do habitat (Reddy & Venkataiah 1990, Lindsey & Skinner 2001) e, por esse motivo, são utilizadas como organismos bioindicadores de recuperação ambiental após distúrbios (Castro *et al.* 1990, Leal *et al.* 1993, Bustos & Ulloa-Chacón 1996, Estrada & Fernández 1999, Vasconcelos 1999, Nichols & Nichols 2003, Schnell *et al.* 2003, Ottonetti *et al.* 2006, Silva *et al.* 2007, Santos *et al.* 2008). Esses distúrbios são sucedidos por um processo de sucessão na comunidade vegetal, que é caracterizado por um aumento da riqueza de espécies juntamente com o aumento da complexidade ambiental e disponibilidade de recursos (Brown 1994, Aide *et al.* 1996, Guariguata & Ostertag 2001, Kalácska *et al.* 2004, Madeira *et al.* 2009). Para comunidades de artrópodes, a diversidade de espécies está positivamente associada à complexidade ambiental (Hansen 2000, Ribas *et al.* 2003, Sperber *et al.* 2004, Lassau *et al.* 2005, Lassau & Hochuli 2005). Assim, é provável que

a diversidade de formigas aumente ao longo da sucessão secundária em ambientes florestais (ver Santos *et al.* 2008).

Nas Américas, as Florestas Estacionais Decíduas (FEDs) representam um ecossistema ideal para muitas atividades humanas (Murphy & Lugo 1986, Sanchez-Azofeifa *et al.* 2005). Atividades como extração de madeira, agricultura, pasto, silvicultura, práticas de mineração e processos de urbanização têm atingido severamente as FEDs, causando impactos e perda de áreas naturais (Denevan 1992, Guariguata & Ostertag 2001, Miles *et al.* 2006, Quesada *et al.* 2009). Por esse motivo, as FEDs são consideradas um dos ecossistemas tropicais mais ameaçados do planeta (Janzen 1986, Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005). O uso da terra em FEDs é caracterizado por utilização e abandono após um período relativamente curto de retirada da vegetação, resultando em um mosaico de combinação de fragmentos primários e secundários (Kalacska *et al.* 2004, Arroyo-Mora *et al.* 2005, Quesada *et al.* 2009).

Áreas de FEDs são marcadas por um sazonalidade ambiental que afeta significativamente a estrutura e os processos presentes nesse ecossistema (Murphy & Hugo 1986). A vegetação é tipicamente decídua, com a queda das folhas durante a estação seca, e a produção primária é limitada entre três e cinco meses por ano, período que as chuvas são bem concentradas (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005). Em resposta a essa variação sazonal da disponibilidade de recursos, ocorre a flutuação da diversidade de alguns grupos de insetos neotropicais (Janzen 1984, Basset *et al.* 2003). Variação sazonal já foi verificada na atividade de formigas em FEDs do México (Gove *et al.* 2005). Entretanto, não existem estudos que investigaram o efeito da sazonalidade ambiental nas comunidades de formigas associadas a FEDs da América do Sul.

Além disso, pouco se conhece a respeito das mudanças da diversidade e composição de insetos em FEDs devido aos efeitos sucessão secundária e sazonalidade

ambiental (veja Lewinson *et al.* 2005). A família Formicidae possui um grande potencial para o uso como bioindicadores de distúrbios ambientais (Alonso 2000, Alonso & Agosti 2000, Delabie *et al.* 2006) e, conhecer o padrão de distribuição espacial e temporal desses organismos ao longo de um gradiente de sucessão secundária pode ser muito útil para a elaboração de estratégias de conservação de FEDs.

Assim, o presente estudo tem como objetivo testar as seguintes hipóteses em uma FED localizada no sudeste brasileiro: i. a composição de formigas arborícolas muda e a riqueza desses insetos aumenta ao longo do gradiente de sucessão secundária; ii. a composição de formigas arborícolas muda e a riqueza desses insetos diminui da estação úmida para a seca; iii. a heterogeneidade (mensurada pela riqueza de espécies de árvores) e a disponibilidade de recursos (mensurado pela densidade de árvores) determinam a riqueza de formigas arborícolas.

3.3. Metodologia

3.3.1. Área de estudo: Esse estudo foi conduzido em 2007 no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS), uma unidade de conservação de proteção integral gerenciada pelo Instituto Estadual de Florestas (IEF-MG). O PEMS possui uma área de 10.281 ha e está localizado no município de Manga, no vale do Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil, entre as coordenadas 14°48'36" – 14°56'59" S e 43°55'12" – 44°04'12" O. No PEMS a FED é a fitofisionomia predominante (IEF 2000). Estas florestas são dominadas por árvores decíduas, com cerca de 90-95% das espécies arbóreas sem folhas durante a estação seca (Maio-Outubro) (Pezzini *et al.* 2008). Segundo a classificação de Köppen, a região apresenta clima Aw, definido como tropical sazonal e caracterizado por um verão chuvoso, que ocorre entre os meses de outubro a março, e um inverno seco, que

ocorre entre os meses de abril a setembro. A temperatura média anual da área varia em torno dos 24.4°C e a precipitação média anual é de 871 mm (Antunes 1994). Atualmente aproximadamente 1.525 ha do PEMS são formados por pastagens abandonadas em diferentes estágios de regeneração, além de áreas com FEDs primárias (Madeira *et al.* 2009).

3.3.2. Desenho amostral: As formigas foram amostradas em 15 parcelas de 50 x 20 m (0.1 ha cada) em distintos estágios de sucessão: inicial, intermediário e tardio (cinco parcelas em cada estágio). Todas as parcelas estavam localizadas em um transecto de 7 km, distantes entre si pelo menos 200 m. O estágio inicial de sucessão é caracterizado por uma vegetação lenhosa, arbustos, ervas e gramas com um único estrato de copas de árvores alcançando quatro metros de altura, formando um dossel descontínuo. Esta área foi usada como pasto durante pelo menos 20 anos, e abandonado em 2000 com a formação do PEMS. O estágio intermediário possui dois estratos de vegetação: o primeiro formado por árvores decíduas entre 10-12 m de altura e algumas árvores emergentes que podem alcançar até 15 m. O segundo estrato formado por um sub-bosque denso com muitas árvores jovens e abundantes lianas. Essa área foi usada como pasto por um período não conhecido e foi abandonada por volta de 1987, quando iniciou o processo de sucessão secundária. O estágio de sucessão tardio é caracterizado por dois estratos de vegetação, o primeiro estrato é formado por árvores caducifólias, que formam um dossel entre 18-20 m de altura bem fechado na estação úmida, com algumas árvores emergentes que podem alcançar 30 m. O segundo estrato é formado por um sub-bosque com reduzida penetração de luz e baixa densidade de árvores jovens e lianas. Não há registro de retirada de madeira nesta área há pelo menos 50 anos. Para uma descrição detalhada das parcelas de estudo ver Madeira *et al.* (2009).

3.3.3. *Amostragem de formigas*: As formigas foram amostradas nas 15 parcelas em dois períodos; fevereiro (estação úmida) e setembro (estação seca). A amostragem foi realizada com o uso de armadilhas *pitfall* (veja Ribas *et al.* 2003, Campos *et al.* 2006) fixadas a 1,3 m acima do solo em troncos de árvores que apresentavam uma circunferência acima do peito (CAP) ≥ 15 cm. Em cada parcela cinco armadilhas foram fixadas em diferentes espécies de árvores, distantes entre si no mínimo 6 m. As armadilhas foram iscadas com mel e sardinha e permaneceram no campo por 48 horas. Posteriormente, as armadilhas foram removidas e levadas ao laboratório para triagem e identificação das formigas amostradas. Para cada parcela foram calculadas a riqueza de espécies de formigas por estação e a riqueza de espécies de formigas acumulada nas duas estações. Todas as espécies de formigas amostradas foram depositadas na coleção entomológica do Laboratório de Biologia da Conservação da Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros, e na coleção do Laboratório de Mirmecologia do Centro de Pesquisa do Cacau, Ilhéus (referência #5506).

Em cada parcela foram quantificadas a riqueza de espécies de árvores como medida de heterogeneidade e a densidade de árvores (número de árvores com CAP ≥ 15 cm) como medida de disponibilidade de recursos para as formigas arborícolas (veja Ribas *et al.* 2003). Esses dados foram obtidos de um estudo de florística conduzido nas mesmas parcelas em 2006 (veja Madeira *et al.* (2009).

3.3.4. *Análise de dados*: A avaliação da modificação da composição da comunidade de formigas entre as estações e entre os estágios de sucessão foi realizada por uma análise de correspondência destendenciada (DCA) segundo Bestelmeyer & Wiens (1996). A composição de espécies de formigas presente em cada parcela foi utilizada como

parâmetro de agrupamento. O efeito da sazonalidade ambiental e da sucessão secundária na composição de espécies de formigas foi verificado através da construção de Modelos Lineares Generalizados (GLMs) (2007). Os escores dos eixos 1 e 2 obtidos na DCA foram usados como variáveis resposta (veja Santos & Thomaz 2007, Basset *et al.* 2008). A estação e o estágio de sucessão foram usados como variáveis explicativas.

O efeito da sazonalidade ambiental e da sucessão secundária na riqueza de espécies de formigas foi verificado através da construção de um GLM, utilizando a riqueza de espécies de formigas como variável resposta e a estação e o estágio de sucessão foram usados como variáveis explicativas. Para avaliar os efeitos da heterogeneidade e disponibilidade de recursos na riqueza de espécies de formigas foi construído um GLM com a riqueza de espécies de formigas acumulada em cada parcela como variável resposta e a riqueza e densidade de árvores como variáveis explicativas.

Todos os GLMs foram submetidos a análise de resíduos para verificar a adequação dos modelos e das distribuições utilizadas (Crawley 2007). Os modelos mínimos adequados foram obtidos através da retirada de variáveis não significativas e junção de estágios de sucessão que não se diferenciavam estatisticamente ($p > 0,05$) através da análise de contraste (Crawley 2007). A DCA foi realizada utilizando o programa PC-ORD 3.15 (McCune & Mefford 1997) e os GLMs e as análises de contraste foram realizadas utilizando o programa R (R Development Core Team 2008).

3.4. Resultados

Um total de 43 espécies de formigas foi amostrado, distribuído em 19 gêneros. A subfamília Myrmicinae (17 espécies) apresentou a maior riqueza de espécies seguida por Formicinae (11 espécies), Dolichoderinae e Pseudomyrmecinae (cinco espécies cada), Ponerinae (quatro espécies) e Ecitoninae com somente uma espécie (Tabela 1). O gênero *Camponotus*, com nove espécies (21% do total), apresentou a maior riqueza de espécies. Somente quatro espécies ocorreram nos três estágios de sucessão, nas duas estações: *Camponotus atriceps*, *C. melanoticus*, *C. sericeiventris* e *Pheidole fowleri* (Tabela 1). A espécie *C. renggeri* ocorreu nos três estágios de sucessão somente na estação úmida e cinco espécies (*C. arboreus*, *C. crassus*, *C. vittatus*, *Cephalotes pusillus* e *Crematogaster erecta*) foram verificadas nos três estágios de sucessão somente na estação seca (Tabela 1).

No estágio inicial foram amostradas 31 espécies de formigas, no estágio intermediário 28 espécies e no estágio tardio 29 espécies. Seis espécies foram exclusivas do estágio inicial, três espécies foram exclusivas do estágio intermediário e somente uma espécie foi exclusiva do estágio tardio. No estágio inicial foram amostradas 24 espécies em cada estação, com uma pequena mudança na composição de espécies da estação úmida para seca (Tabela 1). No estágio intermediário foram amostradas 19 espécies na estação úmida e 21 espécies na estação seca. No estágio tardio foram amostradas 16 espécies na estação úmida e 21 espécies na estação seca. Nos estágios intermediário e tardio foi verificada uma baixa similaridade entre as espécies amostradas na estação úmida e seca (Tabela 1). No estágio inicial 48% das espécies foram amostradas nas duas estações, no estágio intermediário essa similaridade de espécies entre as estações caiu para 38% e para 28% no estágio tardio.

A DCA ordenou as parcelas de acordo com o gradiente de sucessão secundária (eixo 1, autovalor = 0.38) e estação (eixo 2, autovalor = 0.21) (Figura 1). Três grupos estatisticamente distintos foram formados, com base na composição de espécies de formigas (Figura 1, Tabela 2). O primeiro eixo da DCA separou as parcelas do estágio inicial dos estágios intermediário-tardio, independentemente da estação. O segundo eixo separou as parcelas dos estágios intermediário e tardio em dois grupos, de acordo com a estação. Esses resultados indicam que a comunidade de formigas arborícolas é afetada pela sucessão secundária, diferenciando a composição de espécies do estágio inicial para os estágios avançados de sucessão. Além disso, foi verificado o efeito da sazonalidade na composição de espécies de formigas arborícolas dependente do estágio de sucessão, com uma variação sazonal da composição de espécies de formigas somente nos estágios de sucessão avançados.

Não foi verificada uma variação da riqueza de espécies de formigas entre as estações ou entre os estágios de sucessão ($p > 0,05$, Figura 2). Também não foi verificado um efeito da riqueza ou densidade de árvores na riqueza acumulada de espécies de formigas ($p > 0,05$).

Tabela 1. Espécies de formigas arbóricolas amostradas no Parque Estadual da Mata Seca durante as estações úmida e seca, em três estágios de sucessão.

Espécies	Estágio de sucessão/estação					
	inicial		intermediário		tardio	
	úmida	seca	úmida	seca	úmida	seca
Subfamília Myrmicinae						
<i>Acromyrmex subterraneus subterraneus</i> (Forel)	X	X		X		X
<i>Cephalotes atratus</i> L.			X	X	X	
<i>Cephalotes eduarduli</i> (Forel)			X		X	
<i>Cephalotes minutus</i> (Fabricius)		X				
<i>Cephalotes nilpiei</i> De Andrade	X	X				X
<i>Cephalotes pellans</i> De Andrade			X			
<i>Cephalotes pusillus</i> (Klug)	X	X		X	X	X
<i>Crematogaster erecta</i> Mayr	X	X	X	X		X
<i>Crematogaster obscurata</i> Emery	X					X
<i>Crematogaster victima</i> Smith	X	X			X	
<i>Pheidole fowleri</i> Wilson	X	X	X	X	X	X
<i>Pheidole rufipilis</i> Forel	X		X			
<i>Pheidole scalaris</i> Wilson	X					
<i>Pheidole</i> sp.1	X					
<i>Solenopsis</i> sp.1			X	X		
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger)	X			X		X
<i>Wasmannia rochai</i> Forel				X		X
Subfamília Dolichoderinae						
<i>Azteca alfari</i> Emery						X
<i>Dolichoderus voraginosus</i> Mackay		X				
<i>Dorymyrmex</i> sp.1	X	X			X	
<i>Forelius pusillus</i> (Santschi)		X	X			
<i>Tapinoma</i> sp.1	X	X				
Subfamília Formicinae						
<i>Brachymyrmex</i> sp.1	X			X		
<i>Brachymyrmex</i> sp.2				X		
<i>Camponotus arboreus</i> (Smith)		X	X	X	X	X
<i>Camponotus atriceps</i> (Smith)	X	X	X	X	X	X
<i>Camponotus cingulatus</i> Mayr				X		X
<i>Camponotus crassus</i> Mayr	X	X	X	X		X
<i>Camponotus melanoticus</i> Emery	X	X	X	X	X	X
<i>Camponotus novogranadensis</i> Mayr				X		X
<i>Camponotus renggeri</i> Emery	X	X	X		X	
<i>Camponotus sericeiventris</i> (Guerin)	X	X	X	X	X	X
<i>Camponotus vittatus</i> Forel		X	X	X	X	X
Subfamília Ecitoninae						
<i>Neivamyrmex</i> sp.1		X		X		
Subfamília Ponerinae						
<i>Ectatomma suzanae</i> Almeida			X		X	
<i>Gnamptogenys sulcata</i> (Smith)	X					
<i>Odontomachus bauri</i> Emery			X		X	
<i>Pachycondyla villosa</i> (Fabricius)			X	X		X
Subfamília Pseudomyrmecinae						
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius)	X	X			X	X
<i>Pseudomyrmex schuppi</i> (Forel)	X	X	X		X	
<i>Pseudomyrmex</i> sp.1	X	X		X		X
<i>Pseudomyrmex</i> sp.2	X	X				X
<i>Pseudomyrmex termitarius</i> Smith		X				
Total	24	24	19	21	16	21

Tabela 2. Análise de deviança do modelo mínimo adequado evidenciando o efeito da sazonalidade e da sucessão secundária nos escores dos eixos 1 e 2 obtidos na análise de correspondência destendenciada (DCA).

Variável resposta	Variável explicativa	g.l.	F	<i>P</i>
Ecore (eixo 1)	Estágio de sucessão	1	21.5	< 0.001
Ecore (eixo 2)	Estação	1	26.66	< 0.001
	Estágio de sucessão	1	8.8	0.006
	Interação estação:sucessão	1	16.55	< 0.001

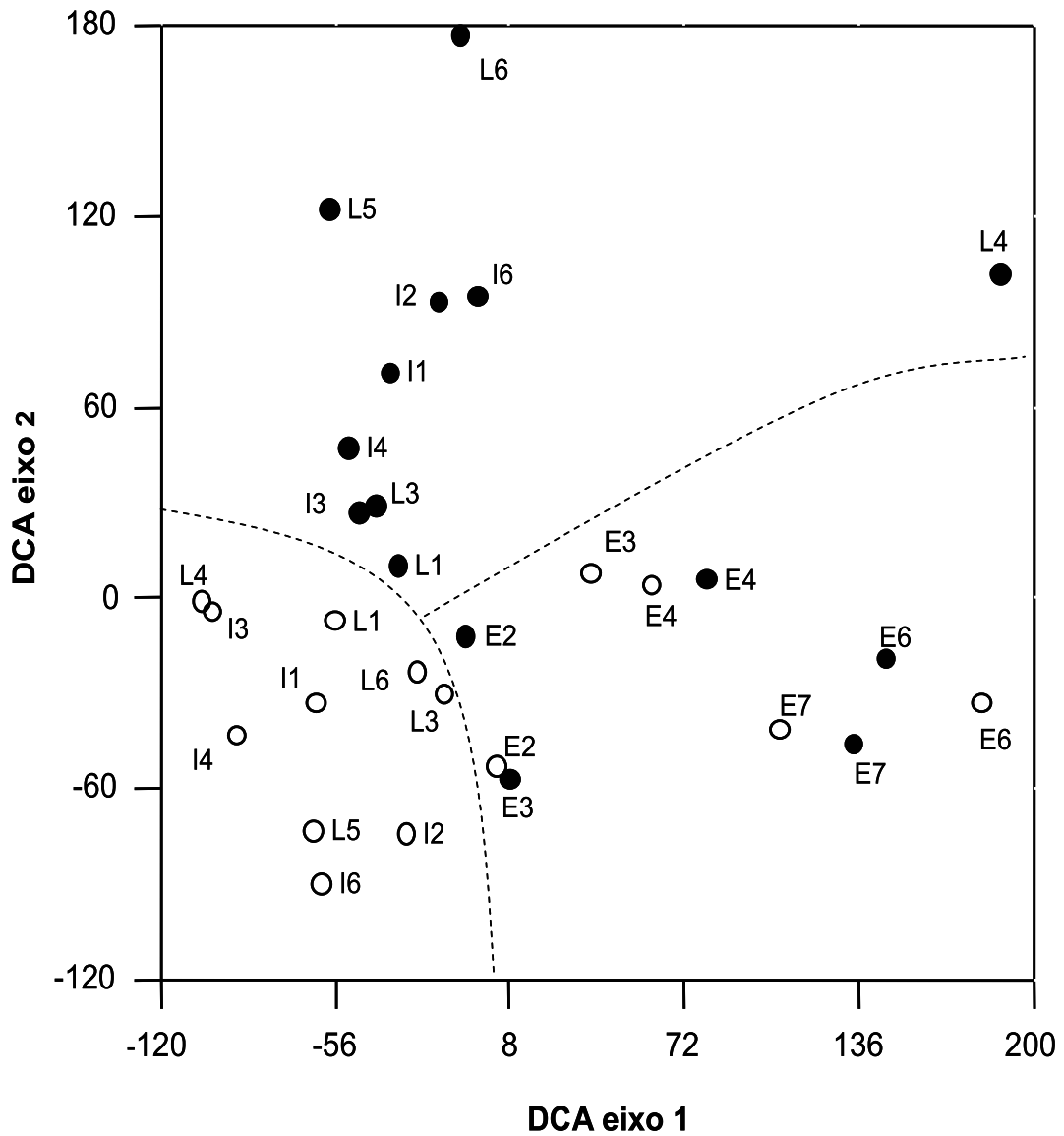


Figura 1. Ordenação das parcelas pela composição de espécies de formigas amostradas nas estações úmida (círculos fechados) e seca (círculos abertos) em três estágios de sucessão inicial (E), intermediário (I) e tardio (L), a partir de uma análise de correspondência destendenciada (DCA). As linhas tracejadas separam grupos estatisticamente distintos ($p < 0,05$) através das análises dos escores obtidos na DCA.

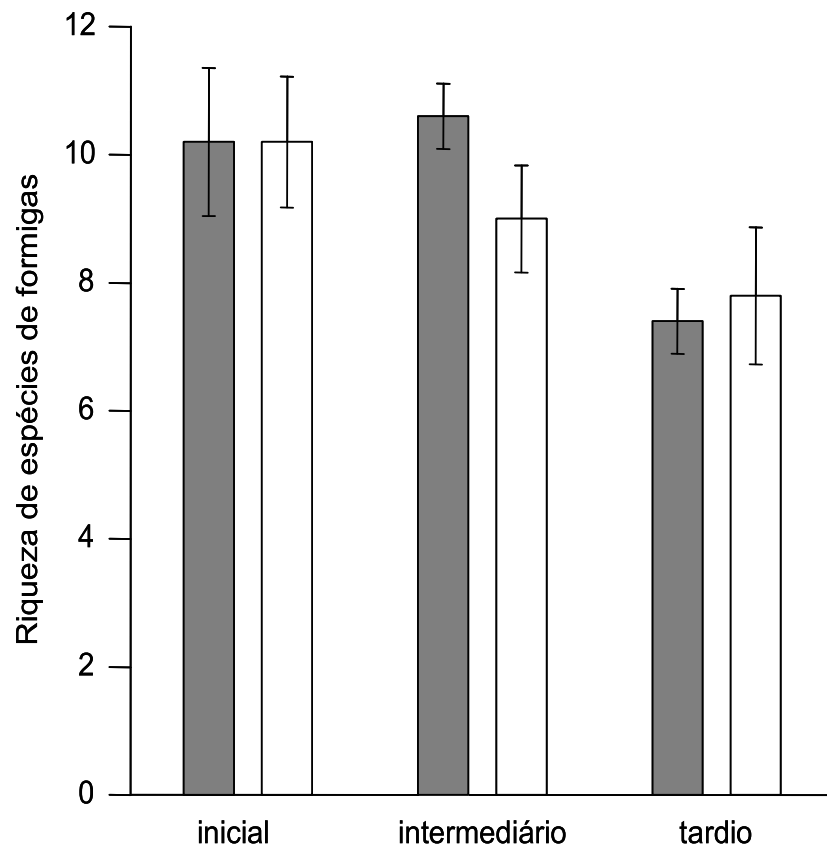


Figura 2. Riqueza média de formigas arborícolas por parcela (\pm SE) nas estações úmida (barras cinza) e seca (barras brancas) ($p > 0,05$) em três estágios de sucessão: inicial, intermediário e tardio ($p > 0,05$).

3.5. Discussão

Mudanças significativas da estrutura da comunidade de formigas associada a uma Floresta Estacional Decidual foram verificadas à medida em que ocorrem alterações da complexidade estrutural ao longo do processo de sucessão secundária, com uma mudança predominante do estágio de sucessão inicial para os estágios intermediário-tardio. Das 43 espécies de formigas amostradas, somente dez (23,3%) ocorreram em todos os estágios de sucessão e seis espécies ocorreram exclusivamente no estágio inicial. Resultado similar foi verificado para formigas de solo e arborícolas em uma FED do México (Gove *et al.* 2005), com composição de espécies de formigas diferindo entre habitats em distintos estágios de conservação e uma composição similar em áreas de florestas secundárias e primárias. Esse resultado mostra que espécies de formigas são provavelmente afetadas por mudanças da estrutura do habitat, devido ao processo de sucessão secundária em FEDs, com várias espécies de formigas arborícolas apresentando uma preferência por estágios de sucessão avançados (veja Gove *et al.* 2005).

A elevada semelhança de comunidades de formigas arborícolas entre áreas em estágio de sucessão intermediário e tardio sugere que aproximadamente 20 anos de regeneração em uma FED possam ser suficientes para restabelecer a maioria das espécies de formigas. Período semelhante foi verificado para recuperação de espécies de formigas em áreas de florestas tropicais úmidas (Dunn 2004, Coelho *et al.* 2009), com uma variação entre 20 e 40 anos para recuperação da comunidade de formigas. Assim, podemos concluir que FEDs secundárias podem servir como áreas de refúgio para espécies de formigas florestais (veja Laurance 2007), diferindo de um estudo recente realizado com formigas epigéicas e hipogéicas em um fragmento de Floresta Atlântica

no sudeste do Brasil, que mostra que áreas de florestas secundárias não são refúgios para espécies de formigas florestais (Bihn *et al.* 2008).

Embora a composição de espécies de formigas tenha diferido com o avanço do processo de sucessão secundária, o mesmo padrão não foi observado para riqueza de espécies. A inexistência do efeito da sucessão secundária sobre a riqueza de espécies de formigas foi verificado também em estudos em áreas de floresta tropical úmida no Brasil (Schmidt 2008, Coelho *et al.* 2009). O mesmo padrão foi verificado para formigas arborícolas em FEDs do México (Gove *et al.* 2005), com a riqueza de espécies de formigas não diferindo entre habitats em distintos níveis de perturbação. Provavelmente a elevada complexidade estrutural presente nos estágios de sucessão intermediário e tardio na área de estudo (veja Madeira *et al.* 2009) promove um habitat adequado para o estabelecimento de grandes colônias de formigas agressivas, formando um mosaico típico de dominância observado em florestas tropicais úmidas (Dejean & Corbara 2003, Primack & Corlett 2005, Blüthgen & Stork 2007, Sanders *et al.* 2007). De fato, algumas espécies de formigas amostradas no presente estudo, como espécies pertencentes aos gêneros *Azteca*, *Camponotus* e *Crematogaster*, podem determinar a distribuição de espécies menos competitivas no dossel de florestas tropicais (Dejean *et al.* 2003, Dejean & Corbara 2003).

Possivelmente a elevada riqueza de espécies de formigas amostrada no estágio inicial de sucessão é consequência de espécies que formam ninhos no solo e forrageiam nas árvores, fato não observado nos estágios de sucessão avançados. Assim, as árvores presentes no estágio inicial de sucessão são ocupadas por formigas de solo e formigas arborícolas. Contudo, nos estágios de sucessão avançados predominam somente formigas arborícolas. Resultado similar foi observado em comunidades de formigas em outros sistemas tropicais (Dejean *et al.* 2003), nos quais várias espécies de formigas de

solo foram encontradas forrageando em árvores em áreas de estágio inicial de sucessão. No entanto, com o avanço do processo de sucessão secundária a importância de formigas de solo presentes nas árvores diminui (veja Dejean *et al.* 2003, Dejean & Corbara 2003).

Nenhum efeito da riqueza de espécies de árvores (usado como medida de heterogeneidade de habitat) ou densidade de árvores (disponibilidade de recursos) foi verificado na riqueza de espécies de formigas. Esses resultados diferem de estudos anteriores que sugeriram que a riqueza de espécies de formigas seja um bom indicador de impactos ambientais (Armbrecht *et al.* 2004, Corrêa *et al.* 2006, Vargas *et al.* 2007). Por outro lado, Lassau & Hochuli (2004) verificaram na Austrália uma elevada riqueza de espécies de formigas em habitats menos complexos. Esses autores sugerem várias explicações para esse padrão, incluindo elevada eficiência de forrageio e construção de ninhos, facilitação da comunicação química, baixa umidade do solo e um menor número de áreas de sombra. Dessa forma, estudos futuros são necessários para compreender os mecanismos determinantes da riqueza de formigas arborícolas ao longo do processo de sucessão secundária em áreas de FED.

No presente estudo não foi verificada uma diferença sazonal na riqueza de formigas arborícolas. Esse resultado contradiz vários estudos em regiões tropicais que observaram uma maior diversidade de formigas na estação úmida (Reddy & Venkataiah 1990, Lindsey & Skinner 2001). Devido a elevada mudança da estrutura da vegetação entre as estações era esperado uma flutuação sazonal da riqueza de espécies de formigas em FEDs, padrão verificado para formigas epigéicas e hipogéicas no Chaco Argentino (Delsinne *et al.* 2008), formigas arborícolas (Gove *et al.* 2005) e besouros rola-bosta (Andersen 2005, 2008) em FEDs mexicanas. O mesmo fator que explica a elevada riqueza de formigas em habitats menos complexos pode determinar a elevada riqueza de

formigas amostrada na estação seca em todos os estágios de sucessão no presente estudo. A queda de folhas causa uma simplificação da estrutura do habitat e diminui a umidade do solo e o número de áreas sombreadas, fatores que podem facilitar o forrageio e a construção de ninhos de espécies de solo no período seco (Lassau & Hochuli 2004).

Entretanto, no presente estudo foi verificada uma mudança sazonal da composição na comunidade de formigas arborícolas nos estágios de sucessão intermediário e tardio. Nos estágios de sucessão avançados, as condições mudam radicalmente com a mudança da estação, principalmente no solo da floresta. Na estação úmida o solo apresenta uma temperatura baixa, com pouca exposição à luz e uma elevada umidade. Entretanto, na estação seca ocorre o oposto, com uma elevada exposição do solo a luz, aumento da temperatura e queda da umidade. A queda de folhas na estação seca muda não só as condições, como também diminui a disponibilidade de recursos no dossel para as formigas arborícolas, como a atividade de nectários extraflorais e a disponibilidade de exudatos produzidos por insetos trofobiontes (veja Delabie 2001, Dejean & Corbara 2003). No estágio inicial de sucessão, que apresenta um dossel descontínuo na estação úmida, as mudanças das condições e recursos entre as estações não são tão pronunciadas. Provavelmente, as espécies de formigas que ocupam o estrato arbóreo nesse estágio sejam mais oportunistas e adaptadas a áreas abertas. Contudo, a comunidade de formigas arborícolas presente nos estágio de sucessão intermediário e tardio, durante a estação úmida, é provavelmente mais especialista de áreas florestais e, na estação seca, essas árvores podem ser ocupadas por espécies de formigas de solo ou mais generalistas. Provavelmente na estação úmida ocorra a formação de mosaicos de dominância de espécies de formigas em áreas de FEDs em estágios de sucessão avançados, impedindo

que formigas epigéicas forrageiem nessas árvores. Na estação seca possivelmente ocorre uma quebra dos mosaicos de dominância, permitindo a ocorrência de espécies de formigas epigéicas. Entretanto, informações da biologia e ecologia de muitas espécies amostradas no presente estudo são desconhecidas, o que prejudica a formulação de conclusões mais robustas. Assim, futuros estudos com o objetivo de se conhecer a biologia das espécies de formigas presentes em áreas de FEDs são necessários para se entender os mecanismos que determinam as mudanças sazonais da composição das espécies de formigas entre as áreas de distintos estágios de sucessão.

Nossos resultados indicam que a composição de espécies de formigas é um indicador mais eficiente da qualidade de habitat se comparado à riqueza de espécies. Com base nos padrões de sucessão observados podemos sugerir que após cerca de 20 anos de regeneração de uma FED ocorra o restabelecimento da comunidade de formigas arborícolas, evidenciando a importância de florestas secundárias para a manutenção da biodiversidade nesses ecossistemas. Além disso, no presente estudo observamos que componentes estruturais da vegetação, como riqueza e densidade de árvores, não possuem a mesma importância na determinação da riqueza e composição de formigas em FEDs como em áreas de Cerrado. Nas FEDs provavelmente ocorra um efeito pronunciado da sazonalidade ambiental que determina a formação de mosaicos de dominância na estação úmida e, conseqüentemente, a riqueza de espécies de formigas associada, principalmente em áreas de sucessão avançada.

Capítulo 4

**Mudança sazonal e successional da comunidade de besouros
rola-bosta (Coleoptera: Scarabaeinae) em uma Floresta
Estacional Decidual brasileira**

Frederico de Siqueira Neves

4.1. Resumo

Em ecossistemas tropicais a sazonalidade ambiental, disponibilidade e qualidade de recursos e a sucessão secundária são mecanismos importantes para a determinação da diversidade e estrutura de comunidades de animais. Entretanto, pouco se conhece a respeito da influência desses mecanismos na dinâmica espaço-temporal de insetos presentes em áreas de Floresta Estacional Decidual (FED). Assim, o objetivo do presente estudo foi testar as seguintes hipóteses em uma FED: i. ao longo de um gradiente sucessional, ocorre uma mudança da composição e um aumento da riqueza e abundância de besouros rola-bosta; ii. existe uma mudança sazonal da comunidade de besouros rola-bosta, com uma diminuição da riqueza e abundância desses insetos da estação úmida para seca; iii. o aumento da complexidade do habitat (riqueza e densidade de árvores) tem um efeito indireto positivo na riqueza e abundância de besouros rola-bosta. Os besouros rola-bosta foram amostrados com a utilização de quatro pares de armadilhas de solo em cada uma das 15 parcelas presentes em três estágios de sucessão secundária distintos (inicial, intermediário e tardio) no Parque Estadual da Mata Seca. Um total de 2.752 besouros rola-bosta foi amostrado, pertencentes a 38 espécies e 14 gêneros. Nossos resultados mostram que existe uma mudança na composição, riqueza e abundância de besouros rola-bosta ao longo de um gradiente sucessional ($p < 0,05$) e uma marcante variação sazonal. Também foi verificado um efeito positivo da complexidade do habitat na riqueza e abundância de besouros rola-bosta ($p < 0,05$). Assim, podemos indicar os besouros rola-bosta como bioindicadores da qualidade e regeneração em áreas de Florestas Estacionais Deciduais. A elevada diversidade de besouros rola-bosta amostrada nas parcelas presentes no estágio intermediário de

sucessão reforça a importância do uso de áreas de florestas secundárias para a elaboração de estratégias de manejo e conservação da biodiversidade.

4.2. Introdução

A perda de habitats naturais por modificações antrópicas é o principal fator responsável pela diminuição da diversidade biológica nas últimas décadas (Balmford *et al.* 2005). A cada ano, aproximadamente seis milhões de hectares de florestas tropicais são cortados (Whitmore 1997). As Florestas Estacionais Deciduais (FED) representam cerca de 42% dos habitats tropicais (Murphy & Lugo 1986) e são consideradas ecossistemas únicos para a manutenção da biodiversidade (Janzen 1988). As FEDs estão entre os ecossistemas menos protegidos (Janzen 1986, 1988) e são consideradas os habitats mais ameaçados do mundo (Miles *et al.* 2006). Entretanto, estratégias de conservação foram negligenciadas e ficaram muito aquém das iniciativas elaboradas para conservação das florestas tropicais úmidas (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005). Na América Central menos de 1% da área original das FEDs estão presentes em áreas de proteção (Janzen 1988, Sanchez-Azofeifa *et al.* 2003). No Brasil, somente 3,9% dos remanescentes FEDs estão localizados em áreas de proteção integral (Espírito-Santo *et al.* 2009).

O uso antrópico de áreas de FED é, normalmente, seguido pelo abandono da terra e, posteriormente, inicia-se um processo de regeneração natural formando áreas de florestas secundárias (Guariguata & Ostertag 2001, Espírito-Santo *et al.* 2009). Assim, as FEDs atuais formam um mosaico de fragmentos em distintos estágios de sucessão secundária, dependendo da intensidade do distúrbio (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005, Ruiz *et al.* 2005, Vieira & Scariot 2006, Madeira *et al.* 2009, Quesada *et al.* 2009).

O avanço do processo de regeneração em áreas de FED implica em um aumento da complexidade estrutural do habitat, além de uma mudança na riqueza, densidade e composição de espécies de árvores (Guariguata & Ostertag 2001, Kalácska *et al.* 2004, Ruiz *et al.* 2005, Madeira *et al.* 2009). Essa modificação na disponibilidade de recursos e qualidade do habitat durante a sucessão secundária tem consequências em muitas comunidades de animais (Davis 2000, Siemann *et al.* 1999, Dunn 2004). Vários *taxa* de invertebrados respondem rapidamente às mudanças ambientais (Kremen 1992, Kremen *et al.* 1993), contudo a resposta da fauna devido a regeneração natural não está clara e depende do grupo (Samways 2005) e do tipo de parâmetro da comunidade animal analisada (Azevedo-Ramos *et al.* 2003). Para artrópodes terrestres, a riqueza de espécies está positivamente associada com a complexidade ambiental (Hansen 2000, Ribas *et al.* 2003, Sperber *et al.* 2004, Lassau *et al.* 2005, Lassau and Hochuli 2005, Lopes *et al.* 2006, Andresen 2008a).

A sazonalidade ambiental também afeta significativamente a estrutura de comunidades presentes em FEDs (Murphy & Lugo 1986). Estas florestas estão presentes em áreas que possuem de três a seis meses de seca e um período de chuvas muito concentrado (Murphy & Lugo 1986, Sanchez-Azofeifa *et al.* 2005). Os efeitos da sazonalidade ambiental são verificados primariamente na elevada deciduidade de folhas na comunidade vegetal durante o período de seca (superior a 90%) e constitui a principal pressão de seleção que determina os ciclos biológicos de plantas e animais (Tauber *et al.* 1986). Flutuações na abundância e riqueza de espécies em resposta à sazonalidade ambiental já foram verificadas em vários grupos de insetos Neotropicais (Wolda 1978, Janzen 1984, Reddy and Venkataiah 1990, Basset *et al.* 2003). Portanto, diferenças entre as estações seca e úmida são esperadas em áreas de FEDs, com uma

maior abundância de insetos na estação úmida (Janzen 1973, Wolda 1978, 1992, Andresen 2005).

Devido à sensibilidade às modificações da estrutura do habitat muitos grupos de artrópodes são utilizados como bioindicadores de alterações ambientais (Andersen 1990, Brown 1991, Sutton & Collins 1991, Brown 1997, Lawton *et al.* 1998, McGeoch & Chown 1998, Julião *et al.* 2005, Fernandes & Negreiros 2006, Moreira *et al.* 2007, Gardner *et al.* 2008a). Dentre os insetos, os besouros rola-bosta (Scarabaeinae) são considerados bons indicadores de impactos em comunidades vegetais e animais (Halffter & Favila 1993, Favila & Halffter 1997, Escobar 2000, Spector 2006, Gardner *et al.* 2008a, Nichols *et al.* 2007, 2008).

Os besouros rola-bosta são insetos detritívoros muito diversos e abundantes em florestas tropicais úmidas (Hansk & Cambefort 1991). Esses insetos são fundamentais para o funcionamento de muitos ecossistemas terrestres (Hanski 1991), pois contribuem para vários processos ecológicos, como a dispersão secundária de sementes, ciclagem de nutrientes e o controle biológico de parasitas e outras pragas (Nichos *et al.* 2008). No entanto, pouco se conhece a respeito dos efeitos de distúrbios antrópicos na estrutura, composição e dinâmica da comunidade de besouros rola-bosta em áreas de FEDs (Janzen 1983, Escobar 1997, Halffter & Arellano 2002, Andresen 2005, 2008a, Arellano *et al.* 2008).

O conhecimento da distribuição espaço-temporal de besouros rola-bosta em um gradiente de regeneração natural e os efeitos da estrutura do habitat na fauna associada é fundamental para a elaboração de estratégias de manejo e conservação de áreas de FEDs. Logo, o objetivo desse estudo é testar as seguintes hipóteses em uma FED brasileira: i. ao longo de um gradiente sucessional, ocorre uma mudança da composição e um aumento da riqueza e abundância de besouros rola-bosta; ii. existe uma mudança

sazonal da comunidade de besouros rola-bosta, com uma diminuição da riqueza e abundância desses insetos da estação úmida para seca; iii. o aumento da complexidade do habitat (riqueza e densidade de árvores) tem um efeito positivo na riqueza abundância de besouros rola-bosta.

4.3. Metodologia

4.3.1. Área de estudo: Esse estudo foi conduzido em 2007 no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS), uma unidade de conservação de proteção integral gerenciada pelo Instituto Estadual de Florestas (IEF-MG). O PEMS possui uma área de 10.281 ha e está localizado no município de Manga, no vale do Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil, entre as coordenadas 14°48'36" – 14°56'59" S e 43°55'12" – 44°04'12" O. No PEMS a FED é a fitofisionomia predominante (IEF 2000). Estas florestas são dominadas por árvores decíduas, com cerca de 90-95% das espécies arbóreas sem folhas durante a estação seca (Maio-Outubro) (Pezzini *et al.* 2008). Segundo a classificação de Köppen, a região apresenta clima Aw, definido como tropical sazonal e caracterizado por um verão chuvoso, entre os meses de outubro a março, e um inverno seco, entre os meses de abril a setembro. A temperatura média anual da área varia em torno dos 24.4°C e a precipitação média anual é de 871 mm (Antunes 1994). Aproximadamente 1.525 ha do PEMS são formados por pastagens abandonadas em diferentes estágios de regeneração, inclusive com áreas de FEDs primárias (Madeira *et al.* 2009). O estágio inicial de sucessão é caracterizado por uma vegetação lenhosa, arbustos, ervas e gramas com um único estrato de copas de árvores alcançando 4 m de altura, formando um dossel descontínuo. Esta área foi usada como pasto durante, pelo menos, 20 anos e abandonado em 2000 com a criação do PEMS. O estágio intermediário possui dois estratos de vegetação: o primeiro formado por árvores decíduas entre 10-12 m de altura e algumas

árvores emergentes que podem alcançar até 15 m. O segundo estrato formado por um sub-bosque denso com muitas árvores jovens e abundantes lianas. Essa área foi usada como pasto por um período não conhecido e foi abandonada por volta de 1987, quando iniciou o processo de sucessão secundária. O estágio de sucessão tardio é caracterizado por dois estratos de vegetação, o primeiro estrato é formado por árvores caducifólias, que formam um dossel entre 18-20 m de altura bem fechado na estação úmida, com algumas árvores emergentes que podem alcançar 30 m. O segundo estrato é formado por um sub-bosque com reduzida penetração de luz e baixa densidade de árvores jovens e lianas. Não há registro de retirada de madeira nesta área há pelo menos 50 anos. Para uma descrição detalhada das parcelas de estudo ver Madeira *et al.* (2009).

4.3.2 Amostragem de besouros rola-bosta: Os besouros rola-bosta foram amostrados em 15 parcelas de 50 x 20 m em distintos estágios de sucessão: inicial, intermediário e tardio (cinco parcelas em cada estágio sucessional) em dois períodos: Fevereiro (estação úmida) e setembro (estação seca). Todas as parcelas estavam localizadas em um transecto de 7 km, distantes no mínimo 200 m. Em cada parcela foram, arbitrariamente, distribuídos quatro pares de armadilhas (*pitfall*) de solo, distantes no mínimo 10 m, totalizando 120 armadilhas. As duplas eram constituídas por um *pitfall* iscado com aproximadamente 50g de fezes humanas e outro com a mesma quantidade de carcaça (fígado de galinha apodrecido). Cada *pitfall* era composto de um recipiente plástico com 14 cm de diâmetro e 9 cm de profundidade, um compartimento para isca e uma cobertura de proteção contra a chuva. O recipiente plástico foi enterrado no chão com a abertura no mesmo nível do solo. Dentro das armadilhas, foram colocados 250 ml de solução de detergente líquido. As iscas foram colocadas em um recipiente plástico menor, o qual foi preso firmemente ao solo. Após um período de 48 horas as armadilhas

foram retiradas do campo e levadas ao Laboratório de Ecologia Evolutiva da Universidade Estadual de Montes Claros (Unimontes) para a triagem. Posteriormente, os besouros foram levados ao Laboratório de Ecologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA) para identificação. O material identificado encontra-se depositado na coleção entomológica do Laboratório de Biologia da Conservação da Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros e na Coleção F.Z.Vaz-de-Mello, como parte da Coleção Zoológica da Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT).

Em cada parcela foram quantificadas a riqueza e densidade de árvores como medida de complexidade do habitat. Esses dados foram obtidos de um estudo de florística conduzido nas mesmas parcelas em 2006 (veja Madeira *et al.* 2009).

4.3.3 Análise de dados: A composição de besouros rola-bosta presente nos distintos estágios de sucessão foi comparada pela análise de escala multidimensional não-métrica (NMDS). Assim uma ordenação das parcelas foi realizada utilizando a presença (dados qualitativos) e densidade (dados quantitativos) de espécies de Scarabaeinae amostradas em cada parcela, usando o índice de Bray-Curtis. Para testar se a composição e a estrutura da comunidade de besouros rola-bosta são estatisticamente diferentes entre os distintos estágios de sucessão foram utilizadas análises de similaridade (ANOSIM, Clarke 1993). Nessas análises foram aplicados procedimentos de permutação não-paramétricos ordenando a similaridade da matriz entre as parcelas (Clarke 1993). Para cada estágio de sucessão foi calculado o valor de R obtido através da composição e estrutura da comunidade presente nos distintos tratamentos (estágios de sucessão) (Clarke 1993). As diferenças relativas entre o valor de R obtido nos testes de ANOSIM foram usadas para determinar os padrões de similaridade entre as comunidades de besouros rola-bosta amostradas nos três estágios de sucessão. Também foi calculada a

porcentagem de similaridade (SIMPER, Clarke 1993) para determinar a contribuição de cada espécie na formação dos grupos obtidos na NMDS. Todas as análises foram realizadas no programa PAST (Hammer et al. 2001).

Os efeitos da sucessão ecológica e da riqueza e abundância de árvores na riqueza e abundância de besouros rola-bosta foram verificados através dos modelos lineares generalizados (GLMs). Nesses modelos a riqueza e abundância besouros rola-bosta foram utilizadas como variáveis resposta e como variáveis explicativas foram utilizados o estágio de sucessão, a riqueza e densidade de árvores. Os modelos mínimos foram obtidos através da retirada de variáveis não significativas e junção de estágios de sucessão que não se diferenciavam estatisticamente ($p > 0,05$) através da análise de contraste (Crawley 2007). Os GLMs e as análises de contraste foram realizados no software estatístico R (R Development Core Team, 2008) em nível de significância de 5%, seguidas de análises de resíduos para verificar a adequação dos modelos e das distribuições de erros utilizadas (Crawley 2007).

4.4. Resultados

Um total de 2.752 besouros rola-bosta, pertencentes a 38 espécies e 14 gêneros, foi amostrado. Dentre as espécies identificadas, 56% possuem distribuição geográfica ampla, 20% são encontradas na Caatinga, 12% no Cerrado e 12% são encontradas em áreas de Cerrado e Caatinga. Foi verificada uma dominância em número de indivíduos das espécies *Canthon septemmaculatus histrio* e *Uroxys* sp.1, que representaram 60.9% de todos os indivíduos amostrados. Dentre as espécies amostradas 50% foram consideradas raras (menos de 10 indivíduos) e em 10 espécies somente um indivíduo foi amostrado (Tabela 1).

A composição de espécies presente na comunidade de besouros rola-bosta muda ao longo da sucessão secundária. No estágio inicial de sucessão foram amostrados 41 indivíduos pertencentes a 13 espécies, com uma espécie exclusiva. No estágio intermediário foram amostradas 32 espécies (2010 indivíduos), apresentando 10 espécies exclusivas. No estágio tardio foram amostradas 27 espécies (701 indivíduos), com cinco espécies exclusivas. Das espécies amostradas, 32% foram encontradas em todos os estágios de sucessão e 58% foram amostradas somente nos estágios intermediário e tardio (Tabela 1). Uma variação sazonal marcante foi verificada na comunidade de besouros rola-bosta. Na estação úmida foram amostrados 2748 indivíduos pertencentes a 38 espécies e na estação seca foram amostrados somente quatro indivíduos, todos da espécie *Uroxys* sp.1 (Tabela 1).

A ordenação das parcelas obtida pela NMDS através da presença e densidade das espécies mostra uma diferença significativa da comunidade de besouros rola-bosta ao longo da sucessão secundária, tanto para a estrutura da comunidade quanto para a composição de espécies (Tabela 2). As parcelas presentes no estágio inicial apresentam

uma estrutura da comunidade de besouros rola-bosta significativamente distinta das parcelas presentes nos estágios intermediário e tardio (Fig. 1). Somente quatro espécies (*C. septemmaculatus histrio*, *Uroxys* sp.2, *Deltochilum verruciferum*, *Canthidium manni*) contribuíram com mais de 69% das diferenças encontradas entre o estágio inicial e os estágios intermediário e tardio. As espécies dominantes (*Uroxys* sp.1 e *C. septemmaculatus histrio*) não foram amostradas no estágio inicial de sucessão, a espécie *Canthidium* sp.1 foi a mais comum nesse estágio.

O efeito da sucessão secundária foi verificado na riqueza e abundância de besouros rola-bosta (Tabela 3). O estágio de sucessão intermediário apresenta maior riqueza de espécies e abundância de besouros rola-bosta, seguido pelo estágio tardio (Fig. 2). O aumento da complexidade do habitat, medido pela riqueza e densidade de árvores, têm um efeito positivo na riqueza e abundância de besouros rola-bosta (Tabela 3, Fig. 3), indicando que a complexidade de do habitat é uma fator importante na determinação da diversidade de besouros rola-bosta em áreas de FED.

Tabela 1. Espécies de Scarabaeinae amostradas no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS), Minas Gerais, Brasil, com informações da distribuição geográfica, número de indivíduos amostrado em cada estação e abundância média de indivíduos em cada estágio de sucessão. A análise de SIMPER ilustra a contribuição de cada espécie na ordenação das parcelas obtida na NMDS.

Taxon		Distribuição ^a	Estação		Abundância média			Contribuição	% acumulada
			úmida	seca	inicial	intermediário	tardio		
<i>Canthon septemmaculatus histrio</i>	(Serville, 1828)	Br	1098		0	164	55.4	32.23	38.98
<i>Uroxys</i> sp.2	-		578		0	111	4.4	14.8	56.88
<i>Deltochilum (Calhyboma) verruciferum</i>	Felsche, 1911	Ca	151		1.4	10.8	18	5.602	63.66
<i>Canthidium aff. manni</i>	Arrow, 1913	Ca	136		0	20.8	6.4	4.487	69.08
<i>Dichotomius nisus</i>	(Olivier, 1789)	Br	93		1	7.8	9.8	3.269	73.04
<i>Deltochilum (Deltohyboma) sp.2</i>	-		82		0.2	11.8	4.4	2.314	75.84
<i>Ontherus appendiculatus</i>	(Mannerheim, 1829)	Br	78		0.8	9.8	5	2.192	78.49
<i>Onthophagus aff. hirculus</i>	Mannerheim, 1829	Br	55		0.2	6	4.8	2.05	80.97
<i>Deltochilum (Deltohyboma) sp.1</i>	-		63		0.2	10.6	1.8	1.81	83.16
<i>Canthidium sp.1</i>	-		69		1.8	10.2	1.8	1.788	85.32
<i>Dichotomius puncticolis</i>	(Luederwaldt, 1922)	Ca	54		0.2	6.2	4.4	1.759	87.45
<i>Ontherus azteca</i>	Harold, 1869	Br	49		0.2	7	2.6	1.54	89.31
<i>Uroxys</i> sp.1	-		50	4	0.8	8.8	1.2	1.383	90.98
<i>Deltochilum (Deltochilum) enceladum</i>	Kolbe, 1893	Ce	23		0	0.8	3.8	1.084	92.29
<i>Coprophanæus cyanescens</i>	(d'Olsoufieff, 1924)	Br	38		0.8	3	3.8	1.053	93.57
<i>Deltochilum (Deltohyboma) sp.3</i>	-		20		0	0.8	3.2	1.017	94.8
<i>Ontherus digitatus</i>	Harold, 1868	Ce/Ca	26		0	3	2.2	1.003	96.01
<i>Canthidium sp.2</i>	-		24		0.2	3	1.6	0.7524	96.92
<i>Dichotomius bos</i>	(Blanchard, 1843)	Br	15		0	1	2	0.6437	97.7
<i>Dichotomius aff. carbonarius</i>	(Mannerheim, 1829)	Br	8		0	0.6	1	0.3403	98.11
<i>Diabroctis mimas mimas</i>	Linnaeus, 1758	Br	6		0.2	0.2	0.8	0.28	98.45
<i>Eurysternus caribæus</i>	(Herbst, 1789)	Br	3		0	0	0.6	0.1747	98.66
<i>Canthon aff. chalybaeus</i>	Blanchard, 1843	Br	4		0	0.8	0	0.1366	98.83
<i>Zonocoprís machadoi</i>	Vaz-de-Mello, 2007	Ce/Ca	2		0	0	0.4	0.1146	98.96
<i>Canthon aff. fortemarginatus</i>	Balthasar, 1939	Ce	4		0	0.8	0	0.11	99.1
<i>Ateuchus aff. carbonarius</i>	(Harold, 1868)	Ce/Ca	2		0	0.2	0.2	0.109	99.23
<i>Canthidium aff. barbaticum</i>	Borre, 1886	Ce	4		0	0.8	0	0.1002	99.35
<i>Canthon</i> sp.2	-		3		0	0.6	0	0.09898	99.47
<i>Malagoniella aff. astyanax</i>	(Olivier, 1789)	Br	1		0	0	0.2	0.07788	99.56
<i>Deltochilum (Hybomidium) pseudoicarus</i>	Balthasar, 1939	Br	1		0.2	0	0	0.0676	99.65
<i>Ateuchus</i> sp.3	-		1		0	0	0.2	0.06009	99.72
<i>Ateuchus</i> sp.1	-		1		0	0	0.2	0.06009	99.79
<i>Canthon</i> sp.1	-		1		0	0.2	0	0.0376	99.84
<i>Dichotomius aff. geminatus</i>	(Arrow, 1913)	Ca	1		0	0.2	0	0.0376	99.88
<i>Dichotomius aff. glaucus</i>	(Harold, 1869)	Br	1		0	0.2	0	0.0376	99.93
<i>Canthon carbonarius</i>	Harold, 1868	Ca	1		0	0.2	0	0.0197	99.95
<i>Ateuchus</i> sp.2	-		1		0	0.2	0	0.0197	99.98
<i>Canthidium</i> sp.3	-		1		0	0.2	0	0.0197	100

^aDistribuição: Br = ampla, Ce = Cerrado, Ca = Caatinga

Tabela 2. Análise de similaridade não-paramétrica (ANOSIM) para testar as diferenças entre a estrutura (dados quantitativos) e composição (dados qualitativos) de besouros rola-bosta em três estágios de sucessão (inicial, intermediário e tardio). ANOSIMs foram calculadas através do valor do índice de Bray–Curtis e a significância foi testada com uma aleatorização de 5000 vezes.

Parâmetro	Estágio	R	P
Estrutura	inicial x intermediário	1	0.008
	inicial x tardio	0.984	0.0085
	intermediário x tardio	0.7	0.0074
Composição	inicial x intermediário	0.722	0.0081
	inicial x tardio	0.73	0.0074
	intermediário x tardio	0.294	0.0156

Tabela 3. Análise de deviância do modelo mínimo adequado evidenciando o efeito da sucessão secundária, riqueza e densidade de árvores na riqueza e abundância de besouros rola-bosta amostrados em uma Floresta Estacional Decidual.

Variável resposta	Distribuição de erros	Variável explicativa	g.l.	Deviância	<i>P</i>
Riqueza	Poisson	Densidade de árvores	1	37.45	< 0.001
		Riqueza de árvores	1	8.33	0.004
		Estágio de sucessão	2	16.82	< 0.001
Abundância	Quasipoisson	Densidade de árvores	1	352.96	< 0.001
		Riqueza de árvores	1	795.89	< 0.001
		Estágio de sucessão	2	1476.49	< 0.001

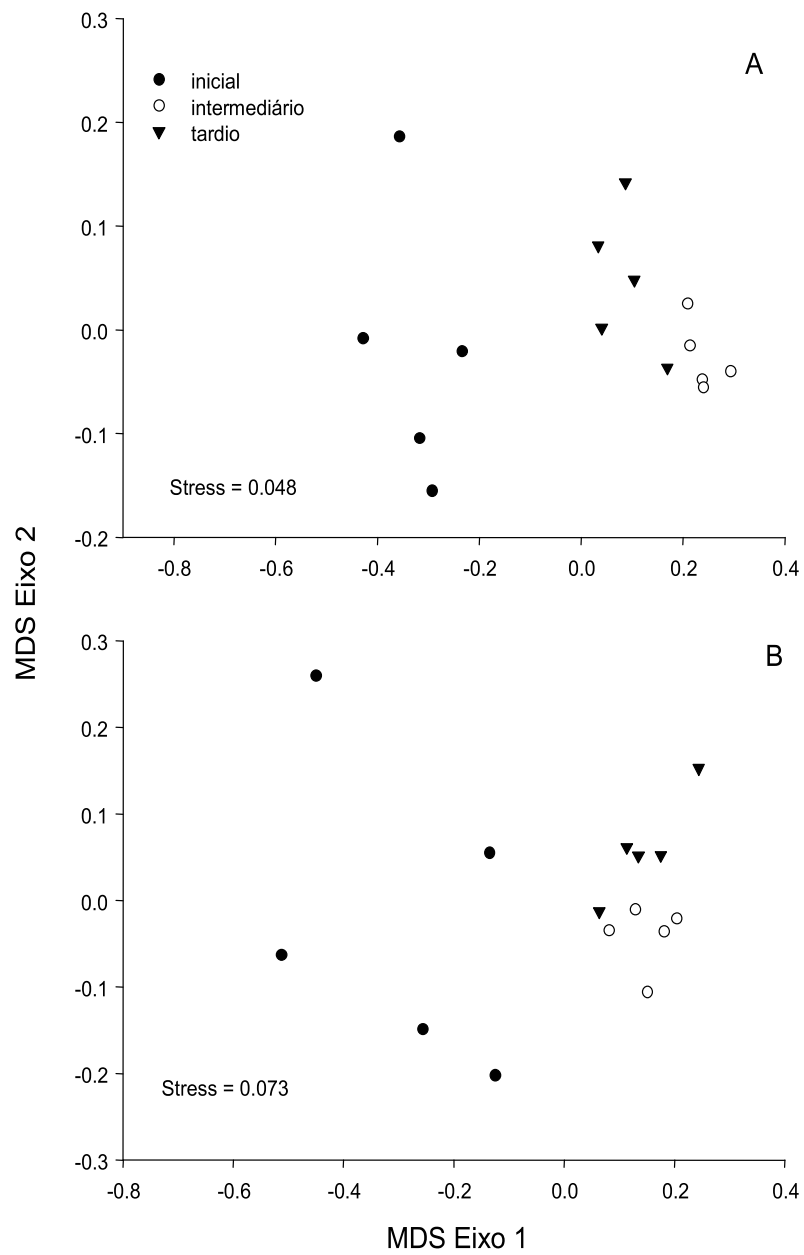


Figura 1. Análise de escala multidimensional não-métrica (NMDS) para a ordenação da comunidade de besouros rola-bosta amostrada em três estágios sucessionais de uma Floresta Estacional Decidual. (A) estrutura da comunidade (dados quantitativos) e (B) composição de espécies (dados qualitativos).

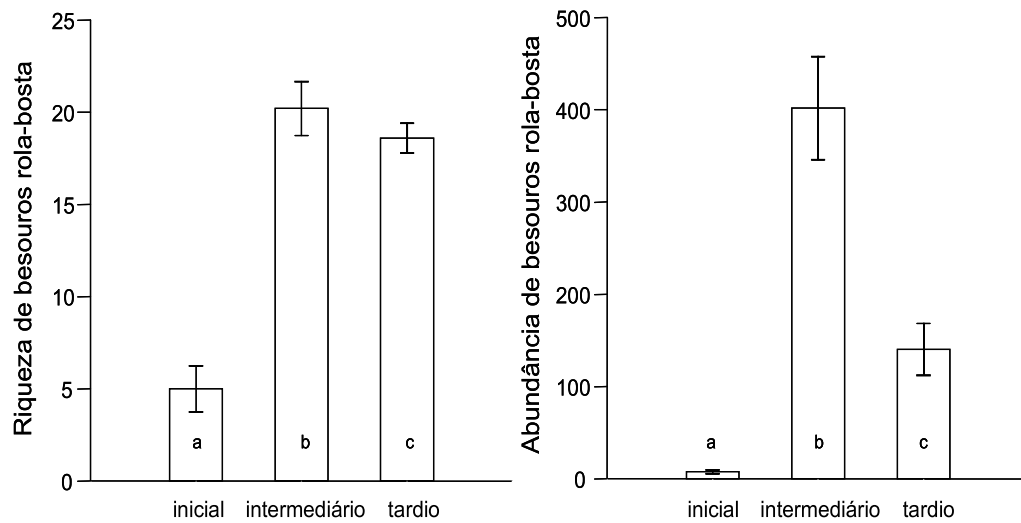


Figura 2. Riqueza e abundância média de besouros rola-bosta na estação úmida por parcela (\pm EP) em três estágios de sucessão: inicial, intermediário e tardio. Letras distintas no interior das barras verticais indicam estágios sucessionais estatisticamente distintos ($p < 0,05$), verificado através de análises de contraste.

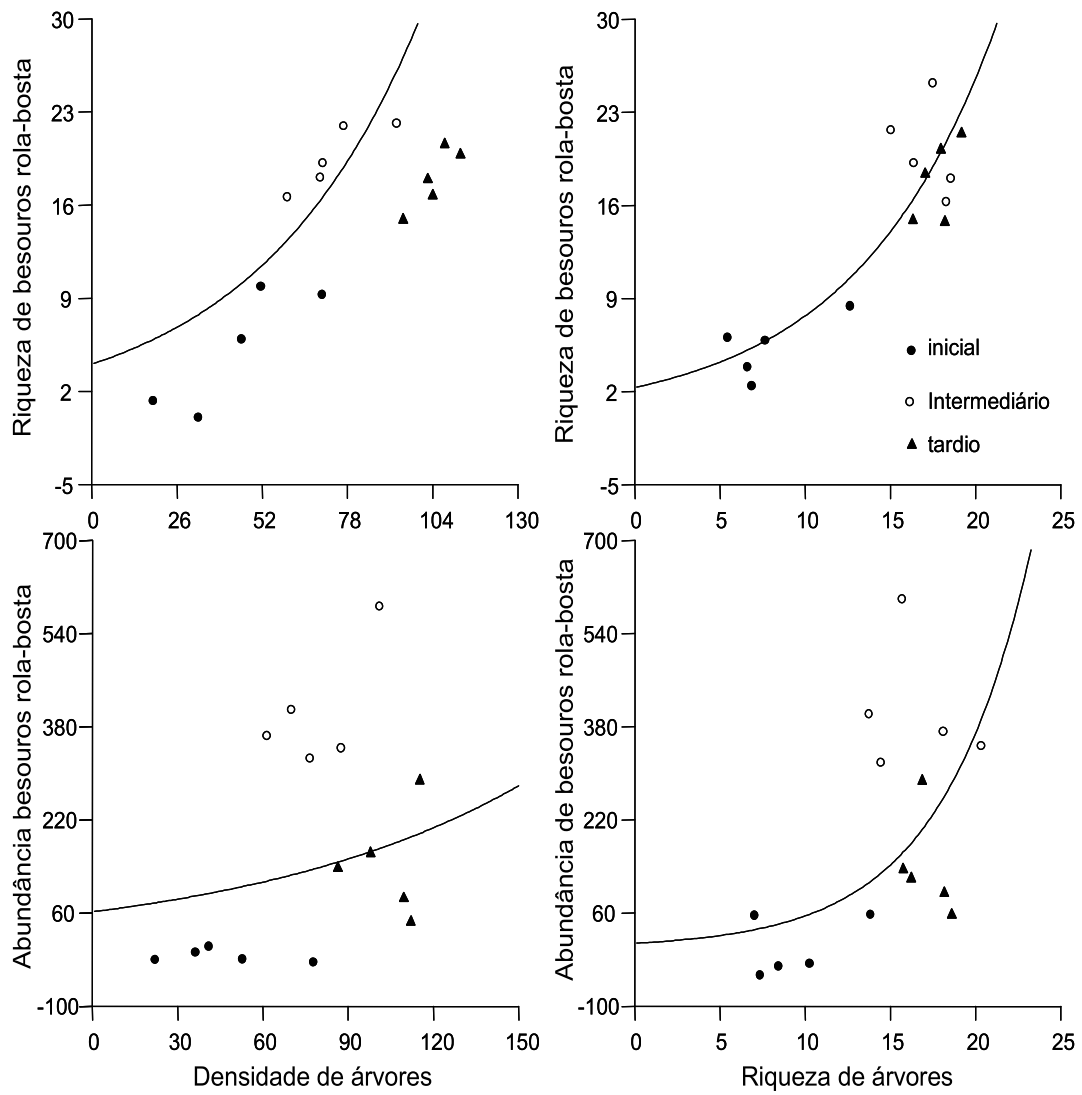


Figura 3. Efeito da complexidade do habitat (riqueza e densidade de árvores) sobre a riqueza e abundância de besouros rola-bosta. As curvas foram construídas através dos parâmetros obtidos nos GLMs ($p < 0,05$; Tabela 3).

4.5. Discussão

As florestas secas representam um tipo de cobertura vegetal muito comum em regiões tropicais sazonais. Estas florestas são bastante diferentes das florestas tropicais úmidas que atraem a atenção para iniciativas de pesquisa e conservação. Em regiões sazonais, as áreas de Floresta Estacional Decidual são mais adequadas para atividades antrópicas, dessa forma o desmatamento tem aumentado nos últimos anos (Espírito-Santo *et al.* 2009, Quesada *et al.* 2009). No Brasil poucas reservas estão estabelecidas em áreas de FED, além disso, existe uma carência de informação básica necessária para identificar áreas prioritárias para conservação e para se estabelecer estratégias para recuperação de áreas degradadas. Assim, este trabalho representa a primeira tentativa para avaliar o efeito da sucessão secundária em um grupo de insetos bioindicadores de qualidade ambiental em uma FED.

A riqueza de espécies amostrada nesse estudo (38) é superior à riqueza de espécies encontrada em outras áreas de FED do México, que varia entre 15 e 18 espécies (Halfpter and Arellano 2002, Andresen 2005, 2008a) e da Colômbia, 20 espécies (Escobar 1997). A elevada riqueza de besouros rola-bosta amostrada em FEDs do Brasil se deve provavelmente a fatores históricos e biogeográficos. As FEDs presentes na América do Sul são historicamente mais antigas que as FEDs da América Central (Becerra 2005, Pennington *et al.* 2004, 2006, Padilla-Gil & Halfpter 2007) o que proporcionou um maior tempo para a diversificação da fauna de besouros rola-bosta associada. Algumas famílias de plantas, como Polygonaceae, Leguminosae e Anacardiaceae iniciaram sua diversificação em FEDs da América do Sul durante o Mioceno/Plioceno. Na América Central existem evidências claras que a origem das famílias Polygonaceae e Leguminosae em áreas de FED ocorreu somente no

Pleistoceno (Pennington *et al.* 2006). Uma história semelhante deve ter ocorrido com a comunidade de besouros rola-bosta, Padilla-Gil & Halffter (2007) demonstram uma grande afinidade entre besouros rola-bosta da tribo Canthonini e áreas de FED presentes na Colômbia.

Uma hipótese alternativa para a elevada riqueza de besouros rola-bosta encontrada no PEMS é a sua posição geográfica. O parque está localizado em uma área de transição entre os biomas Cerrado e Caatinga e a fauna de besouros rola-bosta presente em áreas adjacentes pode influenciar na comunidade desses insetos no PEMS. Trabalhos em FEDs brasileiras mostram uma influência significativa da Floresta Atlântica na comunidade de espécies de plantas (veja Scolforo & Carvalho 2006). No presente trabalho foi verificado uma influência da comunidade de besouros rola-bosta dos biomas adjacentes, Caatinga e Cerrado, na comunidade de besouros amostrada, além de várias espécies de ampla distribuição geográfica. O número de espécies amostrada no PEMS é similar à riqueza de espécies encontrada em outros biomas brasileiros, como a Caatinga (Lopes *et al.* 2006), o Cerrado (Flechtmann *et al.* 1995, Milhomem *et al.* 2003), áreas do Pantanal (Louzada *et al.* 2007) e de Floresta Atlântica (Louzada & Lopes 1997, Schiffler *et al.* 2003, Endres *et al.* 2007). Entretanto, é inferior à riqueza de espécies encontrada em áreas de Floresta Amazônica (Vaz-de-Mello 1999, Quintero and Roslin 2005, Gardner *et al.* 2008b). No entanto, para definir se a comunidade de besouros rola-bosta possui uma composição característica ou se é formada por espécies de biomas adjacentes são necessários estudos em outras FEDs brasileiras, como um estudo realizado com besouros rola-bosta da tribo Canthonini em FEDs da Colômbia, que detectou espécies exclusivas dessa vegetação e espécies oriundas de florestas úmidas adjacentes (Padilla-Gil & Halffter 2007).

Muitas espécies de besouros rola-bosta tropicais são consideradas raras (Halffter *et al.* 1992, Milhomem *et al.* 2003, Spector and Ayzama 2003), fato também observado nesse trabalho. Duas espécies dominam as amostras, *C. septemmaculatus histrio* e *Uroxys* sp.1, e outras 19 são consideradas raras. Um padrão similar foi observado em florestas tropicais secas e semi-decíduas do México (Andresen 2005, 2008a).

O estágio de sucessão em que o habitat se apresenta pode também determinar a presença e a densidade de espécies de besouros rola-bosta, como verificado no presente estudo. No mosaico sucessional do PEMS, a riqueza e abundância de besouros rola-bosta nos estágios de sucessão avançados são superiores à riqueza e abundância de besouros verificada no estágio inicial de sucessão. Resultado similar foi verificado em uma FED do México, com uma abundância e riqueza de besouros rola-bosta inferior em áreas onde ocorreu a retirada da vegetação se comparadas a áreas de floresta secundária decíduas e semi-decíduas adjacentes (Andresen 2008a). De fato, estudos verificaram que a diversidade de besouros rola-bosta é superior em áreas florestais preservadas quando comparada a áreas que sofreram distúrbios antrópicos (Hanski & Camberfort 1991, Halffter & Arellano 2002, Andresen 2008a, Gardner *et al.* 2008b). Provavelmente os mecanismos que determinam esse padrão são: i) uma menor variação da temperatura e umidade em solos presentes em áreas de sucessão avançadas. A exposição da superfície do solo em áreas abertas devido ao corte da vegetação causa uma dessecação e endurecimento do solo, que afetam diretamente no desempenho dos besouros rola-bosta (Hanski & Cambefort 1991, Halffter & Arellano 2002, Andresen 2008a); ii) a maior disponibilidade de recursos alimentares devido a uma maior densidade de vertebrados (Halffter *et al.* 1992, Andresen 2005, 2008a, Gardner *et al.* 2008b). Esses dois fatores são diretamente determinados pela complexidade estrutural do habitat, como a riqueza e densidade da comunidade vegetal, número de estratos verticais e

abertura do dossel que mudam as condições presentes solo e a diversidade de vertebrados associada. Portanto, a maior complexidade do habitat pode afetar indiretamente a comunidade de besouros rola-bosta, como verificado no presente estudo.

Nas parcelas presentes no estágio intermediário de sucessão foi verificado uma riqueza de espécies superior e uma abundância de besouros rola-bosta cerca de três vezes maior que nas parcelas do estágio tardio. Embora a riqueza e a densidade de árvores no estágio intermediário do PEMS sejam menores que no estágio tardio, a diversidade de lianas é bem superior (veja Madeira *et al.* 2009). As lianas são frequentemente negligenciadas em muitos estudos de estrutura de florestas, mas esses organismos podem ser responsáveis pela produção de 40% da área de foliar (Hegarty & Caballé 1991) e por aproximadamente 10-25% da riqueza de espécies de plantas em florestas tropicais (Gentry & Dodson 1987, Gentry 1995, Nabe-Nielsen 2001). Além disso, lianas podem ser utilizadas como recursos alimentares por muitos animais (Morellato & Leitão-Filho 1996). No PEMS já foi verificado que parcelas presentes no estágio intermediário de sucessão apresentam maiores índices de cobertura vegetal se comparadas às parcelas do estágio tardio (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2009). Assim, é possível que o estágio intermediário de sucessão seja estruturalmente mais complexo que o estágio tardio, devido à elevada abundância de lianas, que determina indiretamente o aumento da diversidade de besouros rola-bosta.

A estrutura e composição da comunidade de besouros rola-bosta diferem entre os estágios de sucessão no PEMS. Após sete anos de regeneração natural, somente 31.6% das espécies foram também coletadas no estágio tardio de sucessão. Além disso, das cinco espécies mais abundantes nos estágios intermediário e tardio, três não foram amostradas no estágio inicial de sucessão: *C. septemmaculatus histrio*, *Uroxys* sp.2 e *C.*

manni. Devido à resposta às modificações drásticas das condições do habitat essas espécies podem ser utilizadas como bons indicadores de qualidade em FEDs do Brasil. *C. septemmaculatus histrio* é uma espécie comum de áreas com elevada densidade de árvores no Cerrado e Caatinga (também presente na porção sul da Amazônia), já *C. manni*, é comum na Caatinga e em vegetações litorâneas do nordeste brasileiro (FZVM observação pessoal). Os estágios de sucessão intermediário e tardio apresentam uma comunidade de besouros rola-bosta bem similar. O mesmo padrão foi verificado em um estudo com besouros rola-bosta realizado por Nichols e colaboradores (2007), que não encontraram diferenças para riqueza de espécies entre áreas florestais secundárias e áreas florestais sem o histórico de perturbação antrópica. No presente estudo, das 32 espécies amostradas no estágio intermediário, 20 foram verificadas no estágio tardio. Todas as espécies exclusivas do estágio intermediário (10) e tardio (5) são consideradas raras, e não há uma explicação clara para essa pequena diferença entre os estágios. Provavelmente, algumas espécies são exclusivas do estágio de sucessão tardio e desaparecem de áreas com elevada densidade de lianas, o que possibilita a colonização dessas áreas por outras espécies, como sugerido pela hipótese do distúrbio intermediário (Connell 1978), que prediz uma elevada diversidade de organismos em habitats com a ocorrência de distúrbios em níveis intermediários.

Além da modificação da comunidade de besouros rola-bosta com o avanço da sucessão secundária, também foi observada uma mudança significativa da estação úmida para seca. Provavelmente as FEDs apresentam a maior variação sazonal de besouros rola-bosta dentre todos os ecossistemas tropicais, esses organismos devem praticamente cessar suas atividades biológicas durante a estação seca. A estação seca na região do PEMS é bem prolongada e pode chegar a sete meses sem chuvas. Nesse período, a superfície do solo se encontra muito dissecada e compactada, e as plantas

perdem mais de 95% de suas folhas (veja Pezzini *et al.* 2008). No entanto, no presente estudo não foi verificada a disponibilidade de fezes de vertebrados, o que provavelmente deve ser menor na estação seca e determine a ausência de recurso para os besouros rola-bosta. Essa variação sazonal significativa da comunidade de besouros rola-bosta já foi verificada em outras áreas de FED. Andresen (2008b) detectou uma flutuação na abundância de espécies longo da estação úmida em uma FED do México. Essa mudança ao longo da estação úmida está possivelmente associada à presença de espécies dominantes. Entretanto, a intensidade dessas flutuações pode diferir significativamente entre habitats distintos (ex. florestas decíduas e semi-decíduas) (Andresen 2008b).

Os resultados encontrados no presente estudo sugerem que a elevada riqueza de espécies de besouros rola-bosta seja consequência de fatores históricos e biogeográficos. Entretanto, esse padrão deve ser confirmado por futuros estudos em outras FEDs brasileiras. A modificação da comunidade de besouros rola-bosta com o avanço da sucessão secundária foi observada. Este fato confirma a possibilidade da utilização de besouros rola-bosta como bioindicadores de qualidade de habitat e recuperação de áreas de FED. A elevada diversidade de besouros rola-bosta amostrada nas parcelas presentes no estágio intermediário de sucessão reforça a importância do uso de áreas de florestas secundárias para a elaboração de estratégias de manejo e conservação da biodiversidade.

Conclusões finais

O presente estudo descreve em uma Floresta Estacional Decidual os padrões de estratificação, sazonalidade ambiental e mudança da estrutura da comunidade de insetos em um gradiente sucessional.

A estratificação vertical de insetos herbívoros do dossel para o sub-bosque, além da mudança da composição e diminuição da riqueza e abundância do início para o final da estação úmida, foi observada. Além disso, foi verificada uma mudança da estrutura da comunidade ao longo de um gradiente sucessional. Também foi observado uma mudança sazonal e sucessional da estrutura da comunidade de formigas arborícolas, sem uma mudança da riqueza de espécies. Também foi verificada uma mudança sazonal e sucessional da comunidade de besouros rola-bosta (Scarabaeinae), tanto para a composição quanto para riqueza de espécies e abundância de indivíduos. Os padrões observados variam com a guilda alimentar e com a escala de estudo devido a diferenças de mobilidade e estratégia de utilização do recurso alimentar.

Observamos que componentes estruturais da vegetação, como riqueza e densidade de árvores, não possuem a mesma importância na determinação da riqueza e composição dos distintos *taxa*, sendo mais importantes na determinação da riqueza de insetos herbívoros sugadores e da riqueza de besouros rola-bosta.

O efeito pronunciado da sazonalidade ambiental provavelmente determina a formação mosaicos de dominância de espécies de formigas na estação úmida e, conseqüentemente, a diversidade de organismos presentes principalmente em áreas de sucessão avançadas.

Os resultados encontrados apontam os besouros rola-bosta (Scarabaeinae) como bioindicadores terrestres de qualidade de habitat e recuperação de áreas degradadas e

mostram que a composição de espécies de formigas é um indicador mais eficiente da qualidade de habitat se comparado à riqueza de espécies de formigas.

Com base nos padrões de sucessão observados podemos sugerir que após cerca de 20 anos de regeneração de uma FED ocorre o restabelecimento da comunidade de insetos, evidenciando a importância de florestas secundárias para a manutenção da biodiversidade nesses ecossistemas e reforça a importância do uso de áreas de florestas secundárias para a elaboração de estratégias de manejo e conservação da biodiversidade.

Os resultados encontrados no presente estudo são fundamentais para o conhecimento da dinâmica espaço-temporal da comunidade de insetos nas Florestas Estacionais Deciduais. Esses resultados também permitem discorrer sobre os fatores que determinam a estrutura da comunidade, avaliando os componentes que atuam na regulação das espécies em um sistema tropical marcado pela forte sazonalidade climática.

Referências Citadas

- AGRAWAL, A. A. 2005. Future directions in the study of induced plant responses to herbivory. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 115: 97-105.
- AIDE, T. M., J. K. ZIMMRMAN, M. ROSARIO, AND H. MARCANO. 1996. Forest recovery in abandoned cattle pastures along an elevational gradient in northeastern Puerto Rico. *Biotropica* 28: 537-548.
- ALBRECHT, M., AND N. J. GOTELLI. 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* 126: 134-141.
- ALONSO, L. E. 2000. Ants as indicators of diversity. *In*: D. AGOSTI, J. D. MAJER, L. E. ALONSO, AND T. R. SCHULTZ (eds). *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*, pp. 80-88. Smithsonian Institution, Washington, USA.
- ALONSO, C., AND C. M. HERRERA. 1996. Variation in herbivory within and among plants of *Daphne laureola* (Thymelaeaceae): correlation with plant size and architecture. *Journal of Ecology* 84: 495-502.
- ALONSO, L. E. AND D. AGOSTI. 2000. Biodiversity studies, monitoring, and ants: an overview. *In*: D. AGOSTI, J. D. MAJER, L. E. ALONSO, AND T. R. SCHULTZ (ed). *Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*, pp. 1-8. Smithsonian Institution Press, Washington, USA.
- ALTIERI, M. 1998. *Agroecologia: a dinâmica produtiva da agricultura sustentável*. 4ª edição. Editora UFRGS, Porto Alegre.
- ANDOW, D. A. 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology* 36: 561-586.

- ANDERSEN, A.N. 1990. The use of ant communities to evaluate changes in Australian terrestrial ecosystems: a review and a recipe. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, 16: 347-357.
- ANDRESEN, E. 2005. Effects of season and vegetation type community organization of dung beetles in a tropical dry forest. *Biotropica* 37: 291-300.
- ANDRESEN, E. 2008a. Dungle beetle assemblages in primary forest and disturbed habitats in a tropical dry forest landscape in western Mexico. *Journal Insect Conservation* 12: 639-650.
- ANDRESEN, E. 2008b. Short-term temporal variability in the abundance of tropical dung beetles. *Insect Conservation and Diversity*. 1: 120-124.
- ANTUNES, F. Z. 1994. Caracterização Climática - Caatinga do Estado de Minas Gerais. *Informe Agropecuário* 17: 15-19.
- ARELLANO, L., J. L. LEON-CORTES, O. OVASKAINEN. 2008. Patterns of abundance and movement in relation to landscape - a study of a common scarab (*Canthon cyanellus cyanellus*) in southern Mexico. *Landscape Ecology* 23: 69-78.
- ARMBRECHT, I., I. PERFECTO, AND J. VANDERMEER. 2004. Enigmatic biodiversity correlations: Ant diversity responds to diverse resources. *Science* 304: 284-286.
- ARROYO-MORA, J. P., G. A. SÁNCHEZ-AZOFEIFA, B. RIVARD, AND J. CALVO. 2005. Quantifying successional stages of tropical dry forests using Landsat ETM+. *Biotropica* 37: 497-507.
- AUGUST, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*. 64: 1495-1507.

- AZEVEDO-RAMOS, C., O. CARVALHO, AND R. NASI. 2003. Animal indicators: a tool to assess biotic integrity after logging tropical forests? Belém, Brasil: IPAM, 68p.
- AXMACHER, J. C., G. BREHM, A. HEMP, H. TÜNTE, H. V. M. LYARUU, K. MÜLLER-HOHENSTEIN, AND K. FIEDLER. 2009. Determinants of diversity in afrotropical herbivorous insects (Lepidoptera: Geometridae): plant diversity, vegetation structure or abiotic factors? *Journal of Biogeography* 36: 337-349.
- BALMFORD, A., L. BENNUN, B. T. BRINK, D. COOPER, I. M. CÔTÉ, P. CRANE, A. DOBSON, N. DUDLEY, I. DUTTON, R. E. GREEN, R. D. GREGORY, J. HARRISON, E. T. KENNEDY, C. KREMEN, N. LEADER-WILLIAMS, T. E. LOVEJOY, G. MACE, R. MAY, P. MAYAUX, P. MORLING, J. PHILLIPS, K. REDFORD, T. H. RICKETTS, J. P. RODRÍGUEZ, M. SANJAYAN, P. J. SCHEL, A. S. VAN JAARSVELD, B. A. WALTHER. 2005. The convention on biological diversity's 2010 target. *Science* 307: 212-213.
- BARONE, J. A. 2000. Comparison of herbivores and herbivory in the canopy and understory for two tropical tree species. *Biotropica* 32: 307-317
- BARRIOS, H. 2003. Insect herbivores feeding on conspecific seedlings and trees. *In*: Y. BASSET, V. NOVOTNY, S. MILLER, AND R. KITCHING (eds). *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*, pp. 282-290. Cambridge University Press, Cambridge.
- 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. 2001. Communities of insect herbivores foraging on saplings versus mature trees of *Pourouma bicolor* (Cecropiaceae) in Panama. *Oecologia* 129: 253-260.

- BASSET, Y., H. P. ABERLENC, AND G. DELVARE. 1992. Abundance and Stratification of Foliage Arthropods in Lowland Rain Forest of Cameroon. *Ecological Entomology* 17: 310-318.
- BASSET, Y., H. P. ARBELENC, AND H. BARRIOS. 2001. Stratification and diel activity of arthropod assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 585-607.
- BASSET, Y., V. NOVOTNY, S. E. MILLER, AND R. L. KITCHING (eds). 2003a. Arthropods of tropical forests – spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- BASSET, Y., P. M. HAMMOND, H. BARRIOS, J. D. HOLLOWAY, AND S. E. MILLER. 2003b. Vertical stratification of arthropod assemblages. *In*: Y. BASSET, V. NOVOTNY, S. MILLER, AND R. KITCHING (eds). *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*, pp. 17-27. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- BASSET, Y., O. MISSA, A. ALONSO, S. E. MILLER, G. CURLETTI, M. MEYER, C. EARDLEY, O.T. LEWIS, M.W. MANSELL, V. NOVOTNY, AND T. WAGNER. 2008. Choice of metrics for studying arthropod responses to habitat disturbance: one example from Gabon. *Insect Conservation and Diversity* 1: 55-66.
- BECERRA, J.X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 10919-10023.
- BELL, S.S., E.D. MCCOY, AND H.R. MUSHINSKY (eds). 1991. *Habitat structure – The physical arrangement of objects in space*. Chapman & Hall, London.
- BERNAYS, E. A. 1997. Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. *Ecological Entomology* 22: 121-123.

- BESTELMEYER, B.T., AND J. A. WIENS. 1996. The effects of land use on the structure of ground-foraging ant communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications* 6: 1225-1240.
- BESTELMEYER, B. T., AND J. A. WIENS. 2001. Ant biodiversity in semiarid landscape mosaics: The consequences of grazing vs. natural heterogeneity. *Ecological Applications* 11: 1123-1140.
- BIHN, J.H., M. VERHAAGH, AND R. BRAND. 2008. Ecological stoichiometry along a gradient of forest succession: Bait preferences of litter ants. *Biotropica* 40: 597-599.
- BLÜTHGEN, N., AND N. E. STORK. 2007. Ant mosaics in a tropical rainforest in Australia and elsewhere: A critical review. *Austral Ecology* 32: 93-104.
- BOEGE, K. 2004. Ontogenetic variation in plant resistance: consequences for plants, herbivores and their natural enemies. Ph.D.Dissertation, University of Missouri-St. Louis.
- BOEGE, K. 2005. Influence of plant ontogeny on compensation to leaf damage. *American Journal of Botany* 92: 1632-1640.
- BORROR, D. J., C. A. TRIPLEHORN, AND N. F. JOHNSON. 2002. *An Introduction to the Study of Insects*. Saunders College Publishing, New York, USA.
- BROWN, K.S. 1991. Conservation of Neotropical environments: Insects as indicators. *In*: N.M. COLLINS, AND J.A. THOMAS (eds). *The conservation of insects and their environments*. pp. 349-404. Academic Press, London.
- BROWN, V. K. 1994. The effects of changes in habitat structure during succession in terrestrial communities. *In*: S. S. BELL, E. D. McCOY, AND H. R. MUSHINSKY (eds). *Habitat structure: The physical arrangement of objects in space*, pp. 141-168. Chapman and Hall, London, UK.

- BROWN, K. S. JR. 1997. Diversity, disturbance, and sustainable use of Neotropical forests: insects as indicators for conservation monitoring. *Journal Insect Conservation* 1: 25-42.
- BROWN, B. J., AND J. J. EWEL. 1987. Herbivory in complex and simple tropical successional ecosystems. *Ecology* 68:108-116.
- BUSTOS, J. H., AND P. ULLOA-CHACÓN. 1996. Mirmecofauna y perturbación en um bosque de nieblina neotropical (Reserva Natural Hato Viejo, Valle del Cauca, Colombia). *Revista de Biología Tropical* 44/45: 259-266.
- CAETANO, S., D. PRADO, R. T. PENNINGTON, S. BECK, A. OLIVEIRA-FILHO, R. SPICHIGER, AND Y. NACIRI. 2008. The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* 17: 3147-3159.
- CAMPOS, R., H. L. VASCONCELOS, S. P. RIBEIRO, F. S. NEVES, AND J. P. SOARES. 2006. Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. *Ecography* 29: 442-450.
- CASTRO, A. G., M. V. B. QUEIROZ, AND L. M. ARAÚJO. 1990. O papel do distúrbio na estrutura de comunidades de formigas (Hymenoptera-Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 34: 201-213.
- CLARKE, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Austral Ecology* 18: 117-143.
- CORBET, S.A. 1995. Insects, plants, and succession: advantages of long-term set-aside. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 53: 201-217.

- COELHO, M. S, G. W. FERNANDES, J. C. SANTOS, AND J. H. C. DELABIE. 2009. Ants (Hymenoptera: Formicidae) as bioindicators of land in a Brazilian Atlantic Forest fragment. *Sociobiology* (no prelo).
- COLEY, P.D., AND J. A. BARONE. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305- 335.
- COLEY, P. D. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature* 284: 545-546.
- COLEY, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in lowland tropical rain forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- CORNELISSEN, T. G., AND G. W. FERNANDES. 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.
- CORRÊA, M. M., W. D. FERNANDEZ, AND I. R. LEAL. 2006. Diversidade de formigas epigéicas (Hymenoptera: Formicidae) em Capões do Pantanal Sul Matogrossense: Relações entre riqueza de espécies e complexidade estrutural da área. *Neotropical Entomology* 35: 724-730.
- CRAWLEY, M. J. 2007. Statistical computing – an introduction to data analysis using s-plus. John Wiley & Sons, London, UK.
- CRIST, T. O., S. V. PRADHAN-DEVARE AND K. S. SUMMERVILLE. 2006. Spatial variation in insect community and species responses to habitat loss and plant community composition. *Oecologia* 147: 510-521.
- DAVIS, A.L.V. 1995. Daily weather variation and temporal dynamics in an Afrotropical dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Oecologica* 16: 641-656.

- DAVIS, A.J. 2000. Does reduced-impact logging help preserve biodiversity in Tropical Rainforest? A case study from Borneo using dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) as indicator. *Environmental Entomology* 29: 467-475.
- DEJEAN, A., B. CORBARA, F. FERNÁNDEZ, AND J. H. DELABIE. 2003. Mosaicos de hormigas arbóreas en bosques y plantaciones tropicales. *In*: F. FERNÁNDEZ (ed). *Introducción a las hormigas de la región Neotropical*, pp. 149-158. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Co.
- DEJEAN, A. AND B. CORBARA. 2003. A review of mosaics of dominant ants in rainforests and plantations. *In*: Y. BASSET, V. NOVOTNY, S. E. MILLER, AND R. L. KITCHING. (eds). *Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*, pp. 341-347. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- DELABIE, J. H. C. 2001. Trophobiosis between formicidae and hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neotropical Entomology* 30: 501-516.
- DELABIE, J. H. C., V. R. L. M. PAIM, I. C. NASCIMENTO, S. CAMPIOLO AND C. S. F. MARIANO. 2006. As formigas como indicadores biológicos do impacto humano em manguezais da costa sudeste da Bahia. *Neotropical Entomology* 35: 602-615.
- DELSINNE, T., M. LEPONCE, L. THEUNIS, Y. BRAET, AND Y. ROISIN. 2008. Rainfall influences ant sampling in Dry Forests. *Biotropica* 40: 590-596.
- DENEVAN, W. M. 1992. The pristine myth: The landscape of the Americas in 1492. *Annals of the Association of American Geographers* 82: 369-385.
- DENNO, R. F., AND T. J. PERFECT (eds). 1994. *Planthoppers: Their ecology and management*. Chapman & Hall, New York, USA.

- DEVRIES, P. J., AND T. R. WALLA. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 1-15.
- DEVRIES, P. J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera* 26: 98-108.
- DEVRIES, P. J., D. MURRAY, AND R. LANDE. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 343-364.
- DEVRIES, P. J., LANDE, R., MURRAY, D. 1999a. Associations of co-mimetic ithomiine butterflies on small spatial and temporal scales in a neotropical rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 343-364.
- DEVRIES, P. J., WALLA, T., GREENEY, H. 1999b. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 333-353.
- DIRZO, R., AND C. A. DOMÍNGUEZ. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. *In*: S. H. BULLOCK, H. A. MOONEY, AND E. MEDINA (eds). *Seasonally Dry Tropical Forests*, pp. 304-325. Cambridge Academic Press, Cambridge, UK.
- DOUBE, B.M. 1991. Dung beetles of South Africa. *In*: HANSKI, I. AND CAMBEFORT, Y. (eds), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- DUNN, R. R. 2004. Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology* 18: 302-309.
- EDWARDS-JONES, G., AND V.K. BROWN. 1993. Successional trends in insect herbivore population densities: a field test of a hypothesis. *Oikos* 66: 463-471.

- ENDRES, A. A., A. J. CREA-DUARTE, AND M. I. M. HERNANDEZ. 2007. Diversidade de Scarabaeidae s. str. (Coleoptera) da Reserva Biológica Guaribas, Mamanguape, Paraíba, Brasil: uma comparação entre Mata Atlântica e Tabuleiro Nordestino. *Revista Brasileira de Entomologia* 51: 67-71.
- ESCOBAR, F.S. 1997. Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia*. 19: 419-430.
- ESCOBAR, F.S. 2000. Diversidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un mosaico de habitats en la reserva natural Nukak, Guaviare, Colombia. *Acta Zoologica Mexicana* 79: 103-121.
- ESCOBAR, F.S. 2004. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology* 17: 123-136.
- ESTRADA, M. C. AND C. F. FERNÁNDEZ. 1999. Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en un gradiente sucesional del bosque nublado (Nariño, Colombia). *Revista de Biología Tropical* 47: 189-201.
- ESPÍRITO-SANTO, M. M., F. S. NEVES, F. A. ANDRADE-NETO, AND G. W. FERNANDES. 2007. Plant architecture and meristem dynamics as the mechanisms determining the diversity of gall-inducing insects. *Oecologia* 153: 353-364.
- ESPÍRITO-SANTO, M. M., A. C. SEVILHA, F. C. ANAYA, R. BARBOSA, G. W. FERNANDES, G. A. SÁNCHEZ-AZOFEIFA, A. SCARIOT, S. E. NORONHA, C. A. SAMPAIO. 2009. Sustainability of tropical dry forests: Two case studies in southeastern and central Brazil. *Forest Ecology and Management* (in press).
- ERNEST, K. A. 1989. Insect herbivory on a tropical understory tree: effects of leaf age and habitat. *Biotropica* 21: 194-199.

- ERWIN, T. 1983. Tropical forest canopies: the last biotic frontier. *Bulletin of the Entomological Society of America* 29: 14-19.
- EWEL, J. J. 1999. Natural systems as models for the design of sustainable systems of land use. *Agroforestry Systems* 45: 1-21.
- FAVILA, M.E. AND HALFFTER, G. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoologica Mexicana* 72: 1-25.
- FERNANDES, G.W., AND D. NEGREIROS. 2006. A comunidade de insetos galhadores da RPPN Fazenda Bulcão, Aimorés, Minas Gerais, Brasil. *Lundiana* 7: 111-120.
- FILIP, V., R. DIRZO, J. M. MAASS, AND J. SARUKHAN. 1995. Within-year and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a mexican tropical deciduous forest. *Biotropica* 27: 78-86.
- FLECHTMANN, C. A. H., S. R. RODRIGUES, AND H. T. Z. COUTO. 1995. Controle biológico da mosca dos chifres (*Haematobia irritans irritans*) em Selviria, Mato Grosso do Sul. Comparação entre métodos de coleta de besouros coprófagos (*Scarabaeidae*). *Revista Brasileira de Entomologia* 39: 259-276.
- FRANKIE, G.W., H.G. BAKER, P.A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-899.
- GARDNER, T. A., J. BARLOW, I. S. ARAUJO, T. C. ÁVILA-PIRES, A. B. BONALDO, J. E. COSTA, M. C. ESPOSITO, L. V. FERREIRA, J. HAWES, M. I. M. HERNANDEZ, M. S. HOOGMOED, R. N. LEITE, N. F. LO-MAN-HUNG, J. R. MALCOLM, M. B. MARTINS, L. A. M. MESTRE, R. MIRANDA-SANTOS, W. L. OVERAL, L. PARRY, S. L. PETERS, M. A. RIBEIRO-JUNIOR, M. N. F.

- SILVA, C. S. MOTTA, AND C. A. PERES. 2008a. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecology Letters* 11: 139-150.
- GARDNER, T. A., M. I.M. HERNÁNDEZ, J. BARLOW, AND C. A. PERES. 2008b. Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. *Journal of Applied Ecology* 45: 883-893.
- GENTRY, A.H. 1995. Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests. In: BULLOCK S.H., MOONEY H.A., MEDINA E. (eds) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 146–194.
- GENTRY A.H. AND DODSON C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19: 149-156.
- GODFRAY, H. C. J., AND J. H. LAWTON. 2001. Scale and species numbers. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 400-404.
- GOLDEN, D. M., AND T. O. CRIST. 1999. Experimental effects of fragmentation on old field canopy insects: community, guild and species responses. *Oecologia* 118: 371-380.
- GONÇALVES, T. T AND J. N. C. LOUZADA. 2005. Estratificação vertical de coleópteros carpófilos (Insecta: Coleoptera) em fragmentos florestais do sul do estado de Minas Gerais, Brasil. *Ecología Austral* 15: 101-110.
- GOVE, A. D., J. D. MAJER, AND V. RICO-GRAY. 2005. Methods for conservation outside of formal reserve systems: The case of ants in the seasonally dry tropics of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 126: 328-338.
- GRIMBACHER, P. S., AND N. E. STORK. 2007. Vertical stratification of feeding guilds and body size in beetle assemblages from an Australian tropical rainforest. *Austral Ecology* 32: 77-85.

- GUARIGUATA, M. R., AND R. OSTERTAG. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- GULLAN, P. J., AND P. S. CRANSTON (eds). 2000. *The insects: an outline of entomology*. London: Blackwell Science.
- HAIRSTON, N. G., F. E. SMITH, AND L. B. SLOBODKIN. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94: 421-425.
- HALAJ, J., D. W. ROSS, AND A. R. MOLDENKE. 2000. Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir canopies. *Oikos* 90: 139-152.
- HALFFTER, G. AND ARELLANO, L. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica* 34: 144-154.
- HALFFTER, G. AND FAVILA, M.E. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera): an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International* 27: 15-21.
- HALLÉ, F. 1998. Distribution verticale des métabolites secondaires en forêt équatoriale – une hypothèse. *In*: F. HALLÉ (ed). *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale – III. Rapport de la mission d'exploration scientifique de la canopée de Guyane*, pp. 129-138. Pro-Natura International & Opération Canopée, Paris, France.
- HANSEN, R. A. 2000. Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology* 81: 1120-1132.
- HALFFTER, G., M. E. FAVILA, AND V. HALFFTER. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana* 84: 131-156.

- HAMMER, Ø., D.A.T. HARPER, AND P.D. RYAN. 2001. Past:Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9.
- HANSEN, R.A. 2000. Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology*. 81: 1120-1132.
- HANSKI, I. 1991. Dung insect community. *In*: HANSKI, I. AND CAMBEFORT, Y. (eds), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- HANSKI, I., AND Y. CAMBEFORT (eds) 1991. *Dung Beetle Ecology*. - Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- HEGARTY, E.E., AND G. CABALLE. 1991. Distribution and abundance of vines in forest communities. *In*: F.E. PUTZ AND H. A. MOONEY, (eds). *The biology of vines*. pp 313-336. Cambridge University Press, Cambridge.
- HOLLOBLER, B., AND E. O. WILSON. 1990. *The ants*. Bellknap Press, Cambridge, UK.
- HUMPHREY, J. W., C. HAWES, A. J. PEACE, R. FERRIS-KAAN, AND M. R. JUKES. 1999. Relationships between insect diversity and habitat characteristics in plantation forests. *Forest Ecology and Management* 113: 11-21.
- HUNT, J. H. 2003. Cryptic herbivores of the rainforest canopy. *Science* 300: 916-917.
- HUSTON, M., AND T. SMITH. 1987. Plant succession: life history and competition. *American Naturalist*. 130: 168-198.
- IZAGUIRRE, M. M., C. A. MAZZA, A. SVATOS, I. T. BALDWIN, AND C. L. BALLARE. 2007. Solar Ultraviolet-B Radiation and Insect Herbivory Trigger Partially Overlapping Phenolic Responses in *Nicotiana attenuata* and *Nicotiana longiflora*. *Annals of Botany* 99: 103-109.

- IEF - INSTITUTO ESTADUAL DE FLORESTAS. 2000. Parecer técnico para a criação do Parque Estadual da Mata Seca. Instituto Estadual de Florestas, Belo Horizonte, BR.
- JACTEL, H., E. G. BROCKERHOFF. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* 10: 835-848.
- JANZEN, D. H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects - effects of seasons, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology* 54: 687-708.
- JANZEN, D. H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13: 271-282.
- JANZEN, D. H. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores - foliage is the fruit. *American Naturalist* 123: 338-353.
- JANZEN, D. H. 1986. Mice, big mammals and seeds: it matters who defecates what where. *In: A. ESTRADA, AND T. H. FLEMING. (ed). Frugivores and seed dispersal.* pp. 251-271. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, NL.
- JANZEN, D.H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:105-116.
- JANZEN, D. H., AND P. G. WATERMAN. 1984. A seasonal census of phenolics, fibre and alkaloids in foliage of forest trees in Costa Rica: some factors influencing their distribution and relation to host selection by Sphingidae and Saturniidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 21: 439-454.
- JOUQUET, P., J. DAUBER, J. LAGERLO, P. LAVELLE, AND M. LEPAGE. 2006. Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology* 32: 153-164.

- JULIÃO, G. R., G. W. FERNANDES, D. NEGREIROS, L. BEDÊ, AND R. C. ARAÚJO. 2005. Insetos galhadores associados a duas espécies de plantas invasoras de áreas urbanas e peri-urbanas. *Revista Brasileira de Entomologia* 49: 97-106.
- KALÁCSKA, M., G. A. SANCHEZ-AZOFEIFAA, J. C. CALVO-ALVARADOB, M. QUESADAC, B. RIVARDA AND D. H. JANZEND. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonality dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 200: 227-247
- KAMATA, N., AND Y. IGARASHI. 1996. Seasonal and annual change of a folivorous insect guild in the Siebold's beech forests associated withoutbreaks of the beech caterpillar, *Quadricalcarifera punctatella* (Motschulsky) (Lep., Notodontidae). *Journal of Applied Entomology* 120: 213-220.
- KARBAN, R., AND I. T. BALDWIN. 1997. *Induced Responses to Herbivory*. The University of Chicago Press, Chicago, UK.
- KITCHING, R. L., H. MITCHELL, G. MORSE, AND G. THEBAUD. 1997. Determinants of species richness in assemblages of canopy arthropods in rainforests. *In: N. E. STORK, J. ADIS, AND R. K. DIDHAM (eds). Canopy Arthropods*. pp. 131-150. Chapman & Hall, London, UK.
- KREMEN, C. 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. *Ecological Applications* 2: 203-217.
- KREMEN, C., R. K. COLWELL, T. L. ERWIN, D. D. MURPHY, R. F. NOSS, AND M.A. SANJAYAN. 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology* 7: 796-808.
- LASSAU, S. A., AND D. F. HOCHULI. 2004. Effects of habitat complexity on ant assemblages: can we generalise across scale? *Ecography* 27: 157-164.

- LASSAU, S. A., AND D. F. HOCHULI. 2005. Wasp community responses to habitat complexity in Sidney sandstone forests. *Austral Ecology* 30:179-187.
- LASSAU, S. A., D. F. HOCHULI, G. CASSIS, AND C. A. M. REID. 2005. Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do trophic groups respond consistently? *Diversity & Distributions* 11: 73-82.
- LAWTON, J.H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28: 23-39.
- LAWTON, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84: 177-192.
- LAWTON, J. H., D. E. BIGNELL, B. BOLTON, G. F. BLOEMERS, P. EGGLETON, P. M. HAMMOND, M. HODDA, R. D. HOLT, T. B. LARSEN, N. A. MAWDSLEY, N. E. STORK, D. S. SRIVASTAVA, AND A. D. WATT. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification in Cameroon tropical forest. *Nature*. 391: 72-76.
- LAURANCE, W.F. 2007. Have we overstated the tropical biodiversity crisis? *Trends in Ecology & Evolution* 22: 65-70.
- LEWINSOHN, T. M., AND P. I. PRADO. 2005. Quantas espécies há no Brasil? *Megadiversidade* 1: 36-42.
- LEWINSOHN, T. M., V. NOVOTNY, AND Y. BASSET. 2005. Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited *Annual Review of Ecology and Systematics* 36: 597-620.
- LEAL, I. R., S. O. FERREIRA, AND A. V. L. FREITAS. 1993. Diversidade de formigas de solo em um gradiente sucessional de Mata Atlântica, ES, Brasil. *Biotemas* 6: 42-53.
- LEIGH, E. G., AND D. M. WINDSOR. 1982. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. *In*: E. G. LEIGH JR., A. S. RAND,

- AND D. M. WINDSOR (eds). Ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes. pp. 111–122. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- LINDSEY, P. A., AND J. D. SKINNER. 2001. Ant composition and activity patterns as determined by pitfall trapping and other methods in three habitats in the semi-arid Karoo. *Journal of Arid Environments* 48: 551–568.
- LONGINO, J. T., AND N. M. NADKARNI. 1990. A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a neotropical montane forest. *Psyche* 97: 81-93.
- LOBO, J.M., J. P. LUMARET, AND P. JAY-ROBERT. 1998. Sampling dung beetles in the French Mediterranean area: effects of abiotic factors and farm practices. *Pedobiologia*. 42: 252-266.
- LOPES, P. P., J. N. C. LOUZADA, AND F. Z. VAZ-DE-MELLO. 2006. Organization of dung beetle communities (Coleoptera, Scarabaeidae) in areas of vegetation re-establishment in Feira de Santana, Bahia, Brazil. *Sitientibus Série Ciências Biológicas* 6: 261-266.
- LOUZADA, J.N.C. AND, F.S. LOPES. 1997. A comunidade de Scarabaeidae copro-necrófagos (Coleoptera) de um fragmento de Mata Atlântica. *Revista Brasileira de Entomologia* 41: 117-121.
- LOUZADA, J.N.C., F. S. LOPES. AND F.Z. VAZ-DE-MELLO. Structure and composition of a dung beetle community (Coleoptera, Scarabaeinae) in a small forest patch from brazilian Pantanal. *Revista Brasileira de Zoociências* 9: 199-203.
- LOWMAN, M. D. 2009. Canopy research in the twenty-first century: a review of Arborea Ecology. *Tropical Ecology* 50: 125-136, 2009
- LOWMAN, M. D., AND N. M. NADKARNI (eds). 1995. *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego.

- LOWMAN, M. D., AND P. K. WITTMAN. 1996. Forest Canopies: Methods, Hypotheses, and Future Directions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 55-81.
- LOYOLA, R., AND G. W. FERNANDES. 1993. Herbivoria em *Kielmeyera coriacea* (Guttiferae): efeitos da idade da planta, desenvolvimento e aspectos qualitativos de folhas. *Revista Brasileira de Biologia* 53: 295-304.
- MADEIRA, B. G., M. M. ESPÍRITO-SANTO, S. DANGELO NETO, Y. R. F NUNES, G. A. SANCHEZ-AZOFEIFA, G. W. FERNANDES, AND M. QUESADA. 2009. Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 291: 291-304.
- MAASS, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. *In*: S. H. BULLOCK, H. A. MOONEY & E. MEDINA (eds). *Seasonally dry tropical forest*. pp. 399-422, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- MARTINKO, E. A., R. H. HAGEN, AND J. A. GRIFFITH. 2006. Successional change in the insect community of a fragmented landscape. *Landscape Ecology* 21:711-721.
- MATSUKI S., Y. SANO, AND KOIKE T. 2004. Chemical and physical defense in early and late leaves in three heterophyllous birch species native to northern Japan. *Annals of Botany* 93:141-147.
- MATTSON, J. M. J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119-161.
- MCCOY, E. D., AND S. S. BELL. 1991. Habitat structure: The evolution and diversification of a complex topic. *In*: S. S. BELL, E. D. MCCOY, AND H. R. MUSHINSKY (eds). *Habitat Structure – The Physical Arrangement of Objects in Space*. pp. 169-196. Chapman & Hall, London.

- MCCUNE, B., AND M. J. MEFFORD. 1997. *Multivariate Analysis of Ecological Data*, Version 3.15. MJM software Gleneden Beach, Oregon, USA.
- MCGEOCH, M.A. AND S.L. CHOWN. 1998. Scaling up the value of bioindicators. - *TREE*. 13: 46-47.
- MENÉNDEZ, R., AND D. GUTIÉRREZ. 1996. Altitudinal effects on habitat selection in dung beetles (Scaraboidea: Aphodiidae) in the northern Iberian peninsula. *Ecography*. 19: 313-317.
- MILES, L., A. C. NEWTON, R. S. DEFRIES, C. RAVILIOUS, I. MAY, S. BLYTH, V. KAPOS, AND J. E. GORDON. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491-505.
- MILHOMEM, M.S., F. Z. VAZ-DE-MELLO, AND I. R. DINIZ. 2003. Técnicas de coleta de besouros copronecrófagos no Cerrado. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 38: 1249-1256.
- MOONEY, H. A., S. H. BULLOCK, E. MEDINA. 1995. Introduction. *In*: H. A. MOONEY, S. H. BULLOCK, E. MEDINA, E. (eds). *Seasonally Dry Tropical Forests*. pp. 1-8. Cambridge: Cambridge University Press.
- MOREIRA, R. G., G. W. FERNANDES, E. D. ALMADA, J. C. SANTOS. 2007. Gallling insects as bioindicators of land restoration in an area of Brazilian Atlantic Forest. *Lundiana*. 8: 107-112.
- MORELLATO, L.P.C., AND H.F. LEITÃO-FILHO. 1990. Estratégia fenológica de espécies arbóreas de floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* 50: 163-173.
- MURPHY, P. G. 1995. Dry forest of Central America and the Caribbean. *In*: S. H. BULLOCK, H. A. MOONEY, AND E. MEDINA (eds). *Seasonally dry tropical forest*. pp. 9-34. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- MURPHY, P. G., AND A. E. LUGO. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- NABE-NIELSEN, J. 2001. Diversity and distribution of lianas in a neotropical rain forest, Yasuni National Park, Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 17:1-19.
- NASCIMENTO, R. T. N., J. M. FELFILI, AND M. A. MEIRELLES. 2004. Florística e estrutura da comunidade arbórea de um remanescente de Floresta Estacional Decidual de encosta, Monte Alegre, GO, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 18: 659-669.
- NEVES, F. S. 2005. Efeitos da estrutura do habitat sobre insetos herbívoros associados ao dossel. MSc Dissertation. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- NEVES, F. S., B. G. MADEIRA, V. H. F. OLIVEIRA, AND M. FAGUNDES. 2008. Insetos como bioindicadores dos processos de regeneração em matas secas. MG. *Biota* 1: 46-53.
- NEVES, F. S., L. S. ARAÚJO, M. FAGUNDES, M. M. ESPIRITO SANTO, G. W. FERNANDES, G. A. S. AZOFEIFA, AND M. QUESADA. 2009. Canopy herbivory and insect herbivore diversity in a dry forest-savanna transition in Brazil. *Biotropica* (in press).
- NICHOLS, O. G., AND F. M. NICHOLS. 2003. Long-term trends in faunal recolonization after bauxite mining in the Jarrah Forest of Southwestern Australia. *Restoration Ecology* 11: 261-272.
- NICHOLS, E., T. LARSEN, S. SPECTOR, A.L. DAVIS, F. ESCOBAR, M. FAVILA, K. VULINEC, AND THE SCARABAEINAE RESEARCH NETWORK. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137: 1-19.

- NICHOLS, E., S. SPECTOR, J. LOUZADA, T. LARSEN, S. AMEZQUITA, M.E. FAVILA, AND THE SCARABAEINAE RESEARCH NETWORK. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation* 141: 1461-1474.
- NOVOTNY, V., Y. BASSET, S. E. MILLER, G. D. WEIBLEN, B. BREMER, L.CIZEK, AND P. DROZD. 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416: 841-844.
- NOVOTNY, V., Y.BASSET, AND R. KITCHING. 2003. Herbivore assemblages and their food resources. *In: Y. BASSET, V. NOVOTNY, S. MILLER, AND R. KITCHING (eds). Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy.* p. 40-53. Cambridge University Press, UK.
- NOVOTNY, V., S. E. MILLER, J. HULCR, R. A. I. DREW, Y. BASSET, M. JANDA, G. P. SETLIFF, K. DARROW, A. J. A. STEWART, J. AUGA, B. ISUA, K. MOLEM, M. MANUMBOR, E. TAMTIAI, M. MOGIA, AND G. D. WEIBLEN. 2007. Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. 448: 692-697.
- ØDEGAARD, F., O. H. DISERUD, S. ENGEN, AND K. AAGAARD. 2000. The magnitude of local host specificity for phytophagous insects and its implications for estimates of global species richness. *Conservation Biology* 14: 1182-1186.
- ØDEGAARD, F. 2003. Taxonomic composition and host specificity of phytophagous beetles in a dry forest in Panama. *In: Y. BASSET, V. NOVOTNY, S. MILLER, AND R. KITCHING (eds). Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy.* Cambridge University Press, Cambridge.

- OPLER, P. A., H. G. BAKER, AND G. W. FRANKIE. 1980. Plant reproductive characteristics during secondary succession in Neotropical Lowland Forest Ecosystems. *Biotropica* 12: 40-46.
- OTTONETTI, L., L. TUCCI, AND G. SANTINI. 2006. Recolonization patterns of ants in a rehabilitated lignite mine in Central Italy: Potential for the use of Mediterranean ants as indicators of restoration processes. *Restoration Ecology* 14: 60-66.
- PADILLA-GIL, D.N. AND HALFFTER, G. 2007. Biogeography of the areas and Canthonini (Coleoptera: Scarabaeidae) of Dry Tropical Forests in Mesoamerica and Colombia. *Acta Zoológica Mexicana* 23: 73-108.
- PAIS, M. P., AND E. M. VARANDA. 2003. Variation in plant defenses of *Didymopanax vinosum* (Cham. & Schltld.) Seem. (Apiaceae) across a vegetation gradient in a Brazilian cerrado. *Acta Botanica Brasilica* 17: 395-403.
- PARKER, G. G., AND M. J. BROWN. 2000. Forest canopy stratification – Is it useful? *American Naturalist* 155: 473-484.
- PEDRALLI, G. 1997. Florestas secas sobre afloramentos de calcário em Minas Gerais: florística e fisionomia. *Bios* 5: 81-88.
- PENNINGTON, R.T., D.E. PRADO, C.A. PENDRY. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.
- PENNINGTON, R. T., M. LAVIN, D. N E. PRADO, C. A. PENDRY, S. K. PELL, AND C. A. BUTTERWORTH. 2004. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 359: 515-537.
- PENNINGTON, R. T., G. P. LEWIS, AND J. A. RATTER. 2006. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and

- seasonally dry forests. *In*: R. T. PENINGTON, G.P. LEWIS AND J. A. RATTER (eds). Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation. pp. 1-30. Taylor & Francis, London.
- PEZZINI F.F., D. O. BRANDÃO, B. D. RANIERI, M. M. ESPÍRITO-SANTO, C. M. JACOB, AND G. W. FERNANDES. 2008. Polinização, dispersão de sementes e fenologia de espécies arbóreas no Parque Estadual da Mata Seca. MG. *Biota* 1: 37-45.
- PRADO, D.E., P. E. GIBBS. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902-927.
- PRICE, P.W. 1992. The resource-based organization of communities. *Biotropica* 24: 273-82.
- PRICE, P.W (ed). 1997. *Insect ecology*. Wiley, New York.
- PRICE, P.W. 2003. *Macroevolutionary theory on macroecological patterns*. Cambridge University Press, UK.
- PRIMACK, R., AND R. CORLETT. 2005. *Tropical Rain Forests: An Ecological and Biogeographical Comparison*, pp 319. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- QUESADA, M., AND K. E. STONER. 2004. Threats to the conservation of the tropical dry forest in Costa Rica. In *Biodiversity Conservation in Costa Rica: Learning the Lessons*. *In*: G. W., MATA, A., VINSON, S. B. (eds). *A Seasonal Dry Forest*. Frankie, pp. 266-280. University of California Press, Berkeley, California.
- QUESADA, M., G. A. SANCHEZ-AZOFEIFA, M. ALVAREZ-ANORVE, K. E. STONER, L. AVILA-CABADILLA, J. CALVO-ALVARADO, A. CASTILLO, M. M. ESPÍRITO-SANTO, M. FAGUNDES, G. W. FERNANDES, J. GAMON, M. LOPEZARAIZA-MIKEL, D. LAWRENCE, P. MORELLATO, J. POWERS, F. S. NEVES, V. ROSAS-GUERRERO, R. SAYAGO AND G. SANCHEZ-MONTOYA.

2009. Succession and Management of Tropical Dry Forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* (in press).
- QUIGLEY, M. E., AND W. J. PLATT. 2003. Composition and structure of seasonally deciduous forests in the Americas. *Ecological Monographs* 73: 87-106.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2008. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.r-project.org>.
- REDDY, M. V., AND B. VENKATAIAH. 1990. Seasonal abundance of soil-surface arthropods in relation to some meteorological and edaphic variables of the grassland and tree-planted areas in a tropical semi-arid savanna. *International Journal of Biometeorology* 34: 49-59.
- RIBAS, C. R., J. H. SCHOEREDER, M. PIC, AND S. M. SOARES. 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology* 28: 305-314.
- RIBAS, C. R., AND J. H. SCHOEREDER. 2007. Ant communities, environmental characteristics and their implications for conservation in the Brazil Pantanal. *Biodiversity Conservation* 16: 1511-1520.
- RIBEIRO, S. P., AND Y. BASSET. 2007. Gall-forming and free-feeding herbivory along vertical gradients in a lowland tropical rainforest: the importance of leaf sclerophylly. *Ecography* 30: 663-672.
- RICKLEFS, R.E., AND D. SCHLUTER (eds). 1993. Species diversity: regional and historical influences. *Species Diversity in Ecological Communities*. pp. 350-363. University of Chicago Press, Chicago, USA.

- RIJHIMÄKI, J., H. VEHVILÄINEN, P. KAITANIEMI, AND J. KORICHEVA. 2006. Host tree architecture mediates the effect of predators on herbivore survival. *Ecological Entomology* 31: 227-235.
- ROITTO M., P. RAUTIO, A. MARKKOLA, R. JULKUNEN-TIITTO, M. VARAMA, K. SARAVESI, AND J. TUOMI. 2008. Induced accumulation of phenolics and sawfly performance in scots pine in response to previous defoliation. *Tree Physiology* 29: 207-216.
- ROOT, R. B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43: 95-124.
- RUIZ, J., M. C. FANDINO, AND R. L. CHAZDON. 2005. Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of Dry Tropical Forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica* 37: 520-530.
- SAMWAYS, M.J (ed). 2005. Insect diversity conservation. - Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G.A., K. CASTRO, B. RIVARD, M. KALASCKA, R. C. HARRISS. 2003. Remote sensing research priorities in tropical dry forest environments. *Biotropica* 35:134-142
- SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G. A., M. QUESADA, J. P. RODRÍGUEZ, J. M. NASSAR, K. E. STONER, A. CASTILLO, T. GARVIN, E. L. ZENT, J. C. CALVO-ALVARADO, M. KALACSKA, L. FAJARDO, J. A. GAMON, AND P.CUEVAS-REYES. 2005. Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica* 37: 477-485.

- SANDERS, N. J., G. M. CRUTSINGER, R. R. DUNN, J. D. MAJER, AND J. H. C. DELABIE. 2007. An ant mosaic revisited: Dominant ant species disassemble arboreal ant communities but co-occur randomly. *Biotropica* 39: 422-427.
- SANTOS, A. M., AND S. M. THOMAZ. 2007. Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: The role of connectivity and water level. *Austral Ecology* 32: 177–190.
- SANTOS, C. S., J. H. C. DELABIE AND G. W. FERNANDES. 2008. A 15-year post evaluation of the fire effects on ant community in an area of Amazonian forest. *Revista Brasileira de Entomologia* 52: 82-87.
- SCHEFFLER, P. 2005. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 21: 9-19.
- SCHIFFLER, G., F. Z. V. MELLO, AND C. O. AZEVEDO. 2003. Scarabaeidae s. str. (Coleoptera) do delta do Rio Doce e Vale do Suruaca no município de Linhares, estado do Espírito Santo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoociências* 5: 205–211.
- SCHMIDT, F. A. 2008. Resposta de comunidades de formigas a um gradiente de sucessão. MSc Dissertation. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brazil.
- SCHNELL, M. R., A. J. PIK, AND J. M. DANGERFIELD. 2003. Ant community succession within eucalypt plantations on used pasture and implications for taxonomic sufficiency in biomonitoring. *Austral Ecology* 28: 553-565.
- SCHAEFER, H. M., V. SCHMIDT, AND J. WESENBERG. 2002. Vertical stratification and caloric content of the standing fruit crop in a tropical lowland forest. *Biotropica* 34: 244-253.

- SCHULZE, C. H., K. E. LINSENMAYER, AND K. FIEDLER. 2001. Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. *Plant Ecology* 153: 133–152.
- SCOLFORO, J.R.S AND CARVALHO, L.M.T. 2006. Mapeamento e inventário da flora nativa e reflorestamentos de Minas Gerais, 1ª ed – Editora UFLA. Lavras, 288 p.
- SIEMANN, E., J. HAARSTAD, AND D. TILMAN. 1999. Dynamics of plant and arthropod diversity during old field succession. *Ecography* 22: 406-414.
- SILVA, J.O. 2009. Herbivoria em *Tabebuia ochracea* (Bignoniaceae) ao longo de um gradiente sucessional em uma floresta tropical seca. MSc Dissertation. Universidade Estadual de Minas Gerais, Montes Claros, Minas Gerais.
- SILVA, F. A. B., M. I. M. HERNÁNDEZ, S. IDE, AND R. C. MOURA. 2007. Comunidade de escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae) copro-necrófagos da região de Brejo Novo, Caruaru, Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 51: 228-233.
- SILVA, L. M. & A. SCARIOT. 2003. Composição florística e estrutura da comunidade arbórea em uma floresta estacional decidual em afloramento calcário (Fazenda São José, São Domingos, GO, Bacia do Rio Paraná). *Acta Botanica Brasilica* 17: 305-313.
- SORENSEN, L. L. 2003b. Stratification of the spider fauna in a Tanzanian forest. *In*: Y. BASSET, V. NOVOTNY, S. MILLER, AND R. KITCHING (Eds). *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*, pp. 92-101. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- SOUTHWOOD, T.R.E., V.K. BROWN AND P.M. READER. 1979. The relationships of plant and insect diversities in succession. *Biological Journal of the Linnean Society* 12: 327-348.
- SPERBER, C. F. S., K. NAKAYAMA, M. J. VALVERDE, AND F. S. NEVES. 2004. Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cocoa agroforestry. *Basic and Applied Ecology* 5: 241-245.
- SPECTOR, S. 2006. Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin* 60: 71-83.
- SPECTOR, S., AND AYZAMA, S. 2003. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian neotropical forest-savanna ecotone. *Biotropica*. 35: 394-404.
- SPIESMAN, B. J., AND G. S. CUMMING. 2008. Communities in context: the influences of multiscale environmental variation on local ant community structure. *Landscape Ecology* 23:313-325.
- SPILLER, D. A., AND T. S. SCHOENER. 1994. Effects of top and intermediate predators in a terrestrial food web. *Ecology* 75: 182-196.
- STERCK, F. J., F. BONGERS, AND D. M. NEWBERRY. 2001. Tree architecture in a Bornean lowland rain forest: intraspecific and interspecific patterns. *Plant Ecology* 153: 279-292.
- STILING, P., AND D. C. MOON. 2005. Quality or quantity: the direct and indirect effects of host plants on herbivores and their natural enemies. *Oecologia* 142: 413-420.
- STORK, N. E., AND P. S. GRIMBACHER. 2006. Beetle assemblages from an Australian tropical rainforest show that the canopy and the ground strata contribute

- equally to biodiversity. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences* 273: 1969–1975.
- STORK, N. E., J. ADIS, AND R. K. DIDHAM (eds). 1997. *Canopy Arthropods*. Chapman & Hall, London.
- STRONG, D.R, J. H. LAWTON, AND T. R. E. SOUTHWOOD (eds). 1984. *Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Harvard University Press, Cambridge.
- SUTTON, S.L. AND COLLINS, N.M. 1991. Insects and tropical forest conservation. *The Conservation of Insects and Their Habitats. In: COLLINS, N.M. AND THOMAS, J.A. (eds), Academic Press, London, pp. 405–422.*
- TAUBER, M.J., C. A. TAUBER, AND S. MASAKI (eds). 1986. *Seasonal adaptations of insects*. - Oxford University Press, New York.
- TILMAN, D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58: 3-15.
- TOBIN, J. E. 1997. Competition and coexistence of ants in a small patch of rainforest canopy in Peruvian Amazonia. *Journal of the New York Entomological Society* 105: 105-112.
- TREJO, I., AND DIRZO, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- TSCHARNTKE, T., AND R. BRANDL. 2004. Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology* 49: 405-430.
- UETZ, G.W. 1979. The influence of variation in litter habitats on spider communities. *Oecologia* 40:29-42.

- UETZ, G. W. 1991. Habitat structure and spider foraging. *In*: S. S. BELL, E. D. MCCOY AND H. R. MUHINSKY (eds). Habitat structure. The physical arrangement of objects in space, pp. 325-348. Chapman & Hall, London, UK.
- VARGAS, A. B., A. J. MAYHÉ-NUNES, J. M. QUEIROZ, G. O. SOUZA, AND E. F. RAMOS. 2007. Efeitos de fatores ambientais sobre a mirmecofauna em comunidade de Restinga no Rio de Janeiro, RJ. *Neotropical Entomology* 36: 28-37.
- VASCONCELOS, H. L. 1999. Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. *Biodiversity Conservation* 8: 409-420.
- VAZ-DE-MELLO, F.Z. 1999. Scarabaeidae s. str. (Coleoptera: Scarabaeoidea) de um fragmento de floresta Amazônica no estado do Acre, Brasil.1. Taxocenose. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*. 28: 447-453.
- VEHVILÄINEN H., J. KORICHEVA, AND K. RUOHOMÄKI. 2007. Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia* 152: 287-298.
- VERNES, K. ET AL. 2005. Seasonality, dung specificity and competition in dung beetle assemblages in the Australian Wet Tropics, north-eastern Australia. *Journal Tropical Ecology* 21: 1-8.
- VIEIRA, D. L. M., AND A. SCARIOT. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11-20.
- VIEIRA, L.M., J. N. C. LOUZADA, S. SPECTOR. 2008. Effects of degradation and replacement of southern brazilian coastal sandy vegetation on the dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Biotropica*. 40: 719-727.

- WEIS, A. E., AND M. R. BERENBAUM. 1989. Herbivorous insects and green plants. *In: W. G. ABRAHAMSON (ed). Plant-animal interactions, pp. 123-162. McGraw Hill-Book, New York.*
- WELLS, K., M. PFEIFFER, M. B. LAKIM, AND E. K. V. KALKO. 2006. Movement trajectories and habitat partitioning of small mammals in logged and unlogged rain forests on Borneo. *Journal of Animal Ecology* 75: 1212-1223.
- WERNECK, F. P., AND R. C. GUARINO. 2006. The lizard assemblage from Seasonally Dry Tropical Forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. *Journal of Biogeography* 33: 1983-1992.
- WHITMORE, T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance and species loss. – *In: W.F. LAURANCE, AND O. BIERREGARD (eds). Tropical forests remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press. Chicago, pp. 3-12.*
- WOLDA, H. 1978. Fluctuations in abundance of tropical insects. *American Naturalist* 112: 1017-1045.
- WOLDA, H. 1992. Trends in abundance of tropical insects. *Oecologia* 89: 47-52.
- WRIGHT, S. J., K. E. STONER, N. BECKMAN, R. T. CORLETT, R. DIRZO, H. C. MULLER-LANDAU, G. NUÑEZ-ITURRI, C. A. PERES, B. C. WANG. 2007. The plight of large animals in tropical forests and the consequences for plant regeneration. *Biotropica* 39: 289-291.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)