

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS, LETRAS E CIÊNCIAS
EXATAS**

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

Camila Vieira

Engenheiros dos ecossistemas em plantas: modificações
arquiteturais de folhas por lagartas de Lepidoptera influenciam a
estrutura de comunidades de artrópodes?

Dissertação apresentada ao
instituto de Biociências,
Letras e Ciências Exatas da
Universidade Estadual
Paulista para obtenção do
título de Mestre em Biologia
Animal

Orientador: Gustavo Quevedo Romero

**São José do Rio Preto
2010**

Vieira, Camila.

Engenheiros dos ecossistemas em plantas: modificações arquiteturais de folhas por lagartas de Lepidoptera influenciam a estrutura de comunidades de artrópodes / Camila Vieira. - São José do Rio Preto : [s.n.], 2010.

92 f. : il.10; 30 cm.

Orientador: Gustavo Quevedo Romero

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Ecologia animal. 2. Ecossistemas. 3. Comunidades animais. 4. Interação artrópode-planta. I. Romero, Gustavo Quevedo. II. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. III. Título.

CDU - 591.5

Data da defesa: 26/03/2010

BANCA EXAMINADORA

TITULARES

PROF. DR. Gustavo Q. Romero (Orientador) _____

Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto - SP

DR. Martin Francisco Pareja _____

Universidade Estadual de Campinas - SP

PROF. DR. Thiago Junqueira Izzo _____

Universidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá- MT

SUPLENTES

PROF. DR. João Vasconcellos-Neto _____

Universidade Estadual de Campinas - SP

PROF. DRa. Maria Stela Marioli Castilho Noll _____

Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto – SP

Dedicatória

Dedico este trabalho aos meus pais Vilma e Edvar por terem me proporcionado toda a base e estrutura familiar para que eu pudesse chegar até aqui e principalmente por terem me transmitido valores morais e princípios de ética para viver em sociedade.

Ao meu irmão Gustavo por ser meu maior exemplo de sabedoria, brilhantismo, entusiasmo e determinação.

Ao meu companheiro Ricardo Freire Sanches pelo carinho, amor, compreensão e especialmente por ser parte da minha vida.

Agradecimentos

Eu sou muito grata por ter recebido essencial ajuda em toda minha caminhada. Cada passo conquistado até hoje não foi feito sozinha e sim com ajuda (seja ela técnica ou psicológica) de alguém. E são a essas pessoas que devo o mérito de todas as minhas conquistas.

À Universidade Estadual Paulista- UNESP- Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas e todo seu corpo docente e funcionários, pelo aprendizado.

Ao Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero que tem me orientado com muita eficiência, dedicação e boa vontade desde minha iniciação científica. A você Gustavo, agradeço não só por ser responsável por toda minha formação acadêmica e meu modo de ver ciência, mas principalmente por ser a pessoa que me estimula todos os dias a buscar pelo conhecimento com paixão e entusiasmo. Seu modo fantástico de apresentar soluções diante dos problemas, sua simplicidade, determinação, ética e sabedoria só faz de você uma pessoa singular e merecedora de todo reconhecimento.

Aos pesquisadores e alunos que aceitaram colaborar com o trabalho com as importantes identificações taxonômicas, confirmações das morfoespécies de artrópodes ou quando possível determinação de guildas (cada um com seu grupo de estudo). São eles: Antônio Domingos Brescovit (Araneae), André Victor Lucci Freitas (Lepidoptera), Nelson Wanderley Periotto (Hymenoptera), Adriano Brilhante Kury (Opiliones), Sinval Silveira Neto (Hemiptera, Thysanoptera, Psocoptera), Jacques Hubert Charles Delabie (guildas de Formicidae) e os alunos: Lucas Augusto Kaminski (Lepidoptera), Cristiane P. Scott dos Santos (Formicidae), Luiz Carlos de Pinho (Diptera), Gabriel Biffi (Coleoptera), Maria Isabel P. A. Balbi (Diptera), Rafaela Lopes Falaschi (Diptera), Renato Soares Capellari (Diptera), Diego A. Fachin (Diptera), Paula Raile Riccardi (Diptera), Danilo César Ament (Diptera), Sarah S. de Oliveira (Diptera), Getúlio Tanaka Junior (Hymenoptera), Luiz Fernando Gelin (Hymenoptera), Márcio Bolfarini (Orthoptera), Marco Aurélio Bortoni (Braconidae e Ichneumonidae), André F. H. Flores (Braconidae e Ichneumonidae). Em especial aos doutorandos Cristiane Muller e Rodrigo Marques (ESALQ) que não só contribuíram com identificações das cigarrinhas com satisfação, mas me hospedaram e me receberam maravilhosamente bem em Piracicaba. Agradeço aos amigos Janaína, Chris, Paulo Enrique, Lúcia que me hospedaram em Campinas, à amiga Ferzinha pela hospedagem em Ribeirão e ao Prof. Adalberto Pessoa Junior pelas conversas incentivadoras e pela hospedagem em São Paulo.

À verdadeira “família” PET - Biologia (Programa de Educação Tutorial) e ao nosso querido tutor Classius, agradeço por toda a experiência, aprendizagem, vivência em grupo, e principalmente por ter me ajudado a torna-me cidadã, sinto-me privilegiada em ter feito parte deste grupo e pelos amigos que levarei para vida toda. Eu considero o PET uma das coisas mais relevantes de minha graduação.

A todos os amigos do laboratório de Hemoglobinopatias em especial minha ex-orientadora Cláudia R. Bonini Domingos por todos os ensinamentos iniciais em pesquisa, pela amizade, compreensão e por ter me indicado o Gustavo Q. Romero quando disse a ela que me interessava por ecologia.

Aos grandes amigos Pablo A. P. Antiqueira e Vívian O. Lima por toda ajuda, colaboração no trabalho e companheirismo. Em especial pela verdadeira amizade livre de interesses e por estarem sempre presentes. Eu realmente ganhei muito com a parceria de vocês!

Ao Thiago Gonçalves-Souza pela fundamental ajuda durante todas as etapas do trabalho, com certeza esse trabalho não seria o mesmo sem suas sugestões, críticas contribuições e ensinamentos.

À Paula Munhoz de Omena pelas sugestões, contribuição e por estar sempre presente e disposta a conversar, colaborar ou esclarecer minhas dúvidas.

Ao Gustavo Cauê por toda ajuda em campo, pelas fotos e principalmente por levar meu trabalho tão a sério como se fosse dele.

Ao Hilário Azol pela ajuda em laboratório e em campo e principalmente por deixar minhas tardes de identificações mais divertidas com a sua agradável companhia na salinha de arcnídeos.

Aos amigos Aline (Fish) e Raduan pela ajuda em campo, ao amigo Diogo pelas correções e ao Gabriel Gandolphi pelo desenho das folhas manipuladas (apêndice).

Aos amigos da pós-graduação por compartilhar momentos de alegrias e aflições: José César, Rafaela, Lilian, Diogo, Rodrigo Zieri, Michel, Raquel, Peterson, Fabio Akashi, Fabrício, Adriano, Aline (Fish), Cris, Mônica, Eduardo, Zezão, Eliseu, Gorgon, Yoda.

Aos meus grandes amigos e companheiros de todos os momentos: Edinho, Nina, Ana Paula, Ferzinha, Ferzona, Getúlio, Ana Luiza, Paty, Gustavo (denti), Felipe, Ligia Leme, Fernanda Souza, Angélica, Leandro, Ângelo, Bruninha, Diego, Raduan, Dri.

Aos professores que participaram da banca de minha qualificação: Lílían Casatti e Denise Rossa-Feres pelas críticas e sugestões proveitosas. Ao amigo e prof. Fernando Barbosa Noll por estar sempre disposto a colaborar.

À Prefeitura municipal de Jundiaí e ao setor administrativo da Base de Estudos Ecológicos e Educação Ambiental da Serra do Japi por ter autorizado o desenvolvimento deste projeto. Em especial ao Sr. Lauro por todo carinho, preocupação em campo e proteção. Agradeço também os amigos da Serra do Japi: Chris, Zé, Suzana e Thaís por compartilharem momentos maravilhosos na Serra e pelos divertidos “banquetes” no jantar

Ao Ricardo Freire Sanches pela ajuda com muito empenho e dedicação na coleta de dados do trabalho e especialmente pela paciência e por me mostrar a cada dia o significado da palavra amor.

À maravilhosa família que tenho por ser meu ponto de apoio: Vilma, Beu, Gustavo, Edvar, Marli, Nelson, Célia, Rafael, Rodrigo, Andressa, Elias, Nathália, ao pequeno novo integrante Gabriel e a minha protegida avó Helena.

Este projeto foi financiado pela FAPESP (2008/52380-3).

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO GERAL	1
Engenheiros dos ecossistemas transformam o ambiente e interfere na distribuição de outros organismos.	2
Larvas de borboletas e mariposas como engenheiras dos ecossistemas	5
O sistema de estudo	7
2. OBJETIVOS GERAIS E ESPECÍFICOS	8
3. LITERATURA CITADA	10
5. CAPÍTULO 1	18
Resumo	19
Abstract	21
Introdução	23
Material e métodos	26
Área de estudo e organismos	26
Comparando artrópodes sobre folhas expandidas e enroladas por lagartas	27
Efeito da modificação da arquitetura foliar sobre comunidade de artrópodes: manipulação experimental	28
Efeito da engenharia na herbivoria foliar por mastigadores: manipulação experimental	30
Análises estatísticas	31
Resultados	33
Comparando artrópodes sobre folhas expandidas e enroladas por lagartas	33
Efeito da modificação da arquitetura foliar sobre comunidade de artrópodes: manipulação experimental	34
Efeito local da engenharia do ecossistema	35
Efeito regional da engenharia do ecossistema	37
Composição de espécies	38
Efeito da engenharia na herbivoria foliar por mastigadores: manipulação experimental	39
Discussão	39
Literatura Citada	44
Tabelas e Figuras	53
6. SÍNTESE	62
7. APÊNDICE 1	65
9. APÊNDICE 2	66
10. APÊNDICE 3	67
11. APÊNDICE 4	68
12. APÊNDICE 5	69
13. APÊNDICE 6	70

INTRODUÇÃO GERAL

O padrão de distribuição e abundância das espécies no meio em que vivem e sua variação no tempo e espaço representam um tema intrigante e difícil de ser compreendido nos estudos ecológicos (Hastings *et al.* 2007, Begon 2007). Os fatores bióticos (e.g., intensidade de predação, parasitismo ou competição) e abióticos (e.g., heterogeneidade espacial ou arquitetural promovida pelos próprios organismos) podem afetar conjuntamente a riqueza das espécies e são fundamentais na formação da estrutura de comunidades (Townsend *et al.* 2006, Begon *et al.* 2007, Ohgushi 2008).

Ambientes mais complexos estruturalmente (e.g., habitats espacialmente heterogêneos) proporcionam uma maior variedade de micro-habitats, microclimas e refúgios contra predadores aos organismos que ali habitam (Tews *et al.* 2004). Essa diversidade de benefícios aos ocupantes permite que ambientes mais heterogêneos abriguem mais espécies (Lawton 1983, Dennis *et al.* 1998). Além da complexidade estrutural a distribuição das espécies pode ser influenciada pelo tamanho do habitat. Áreas relativamente maiores podem representar maiores chances de colonização e, conseqüentemente, apresentam maior número de espécies comparadas a áreas menores (Simberloff 1976, Ricklefs & Lovette 1999). Alguns estudos sobre heterogeneidade espacial relacionam riqueza em espécies animais com diversidade estrutural das plantas do ambiente em que vivem (Halaj *et al.* 2000, Woodcock *et al.* 2007). Por exemplo, experimentos demonstram que a distribuição espacial e a complexidade estrutural da vegetação são consideradas umas das principais variáveis na determinação da abundância e riqueza de artrópodes (Scheidler 1990, Halaj *et al.* 2000, Tews *et al.* 2004).

Fatores temporalmente variáveis (e.g., clima) também influenciam a riqueza de espécies. Ambientes com alterações sazonais previsíveis possibilitam maior coexistência entre as espécies e conseqüentemente podem apresentar maior riqueza quando comparados a ambientes constantes (MacArthur 1975). A abundância das populações de insetos que alimentam em plantas é comumente sincronizada com abundância de recursos (i.e., disponibilidade de comida), e com os fatores abióticos (i.e., temperatura e umidade) favoráveis (Wolda 1978, Tanaka & Tanaka 1982, Romero & Vasconcellos-Neto 2005). Insetos fitófagos são negativamente afetados pelas condições de estresse hídrico ocasionada principalmente em períodos de seca (Waring & Price 1990). No Cerrado, por exemplo, Moraes *et al.* (1999) demonstraram que a abundância desses insetos foi maior no final da estação chuvosa do que em outras estações, o mesmo padrão de abundância de insetos foi observado em uma floresta semidecídua tropical (Caldas 1995).

Engenheiros dos ecossistemas transformam o ambiente e interferem na distribuição de outros organismos.

Alguns organismos podem potencialmente influenciar nos padrões de abundância e distribuição de várias espécies. Esta influência pode ser trivial ou ter grande impacto na distribuição de outros seres (Stachowicz 2001, Wilby 2002, Wright *et al.* 2002, Wright & Jones 2004, 2006, Jones & Gutiérrez 2007). Organismos denominados engenheiros do ecossistema (ou engenheiros ecológicos) são seres que controlam direta ou indiretamente a disponibilidade de recursos para outros indivíduos por meio de transformações físicas nos componentes abióticos ou bióticos (*sensu* Jones *et al.* 1994, 1997, Jones & Gutiérrez 2007). Essas transformações físicas podem variar entre gradientes ambientais (Wright & Jones 2004, Crain & Bertness 2006, Badano *et al.* 2010), afetar processos biogeoquímicos em ambientes terrestres ou aquáticos

alterando a disponibilidade de recursos (e.g., carbono, nitrogênio) e afetar a ciclagem de nutrientes (Jones *et al.* 2006, Caraco *et al.* 2006, Gutiérrez & Jones 2006). O conceito de engenheiro dos ecossistemas tem gerado muitas controvérsias desde sua criação (Wright & Jones 2006). Alguns autores como Power (1997), Reichman & Seabloom (2002a,b) consideram este conceito ubíquo, uma vez que a maioria das espécies modificam o ambiente e influenciam outros organismos de algum modo, e sugerem que este conceito deveria ser usado em impactos de grande magnitude ecológica (e.g., efeitos de grande escala espacial e temporal). Por outro lado, vários autores demonstram que este conceito, embora muitas vezes seja ubíquo, é satisfatório para desenvolvimento de teorias ecológicas ou modelos preditores dos impactos dos engenheiros na diversidade de espécies e no funcionamento dos ecossistemas (Wilby 2002, Moore 2006, Crain & Bertness 2006, Badano & Cavieres 2006, Badano & Marquet 2008, Cuddington & Hastings 2004, 2007, Cuddington *et al.* 2009). Dessa forma, engenheiro dos ecossistemas pode ser considerado um conceito relevante e merecedor de estudos investigativos (Wilby 2002).

Engenheiros ecológicos não são sinônimos de espécies-chave, mas muitas vezes podem exercer fundamental papel na estrutura de comunidades de outros organismos (Jones *et al.* 1994, 1997). Porém, as espécies-chave são reconhecidas mais pela sua atuação como engenheiros ecológicos (i.e., via interação não trófica) do que pelo seu papel trófico (Jones *et al.* 1997). A transformação física pode exercer efeitos positivos ou negativos no estabelecimento e desenvolvimento de outros organismos em determinado habitat por meio de processos de facilitação ou inibição (Jones *et al.* 1997, Morin 1999, Martinsen *et al.* 2000 Stachowicz 2001). A ação dos engenheiros dos ecossistemas não envolve diretamente interações tróficas, mas seus efeitos podem afetar

indiretamente as cascatas multi-tróficas (Jones *et al.*, 1994, 1997, Ohgushi *et al.* 2007, Ohgushi 2007, 2008).

Há muitos exemplos de grupos de organismos que atuam na natureza como engenheiros do ecossistema (e.g., Flecker 1996, Cook *et al.* 1998, Wright *et al.* 2002, Wright & Jones 2004, 2006, Hastings *et al.* 2007, Jones & Gutiérrez 2007). Um dos exemplos mais clássicos de engenheiros dos ecossistemas são os castores (e.g., *Castor canadensis*). Esses animais abatem uma árvore e represam ambientes lóticos no ato da construção de suas casas; desse modo criam habitats para inúmeras espécies de ambientes lênticos (Wright *et al.* 2002). Os castores aumentam a heterogeneidade do habitat ocasionando indiretamente um aumento de 33% na riqueza de plantas herbáceas em zona ripária (Wright *et al.* 2002). Outro exemplo comum são as árvores, elas podem proporcionar habitats para muitas espécies de aves, morcegos, líquens, lianas e musgos (Jones *et al.* 1994, 1997). Além disso, em ambientes xéricos muitas espécies de plantas facilitadoras (“nurse plants”) fornecem sombra, umidade e solos apropriados para diversas outras espécies menos tolerantes a estes habitats (Tewksbury & Lloyd 2001).

Os engenheiros podem ser classificados como (i) autogênicos, que são organismos que transformam diretamente o ambiente por processo endógeno (e.g., desenvolvimento das árvores), e (ii) alogênicos, que são organismos que alteram o ambiente físico, porém, não fazem parte da matéria transformada (e.g., castores) (Jones *et al.* 1994, 1997). Alguns animais e plantas podem desempenhar tanto papéis autogênicos quanto alogênicos na natureza; esses papéis funcionais podem variar de acordo com a fase de desenvolvimento do indivíduo (Jones *et al.* 1994, 1997, Stachowicz 2001).

Os impactos dos engenheiros do ecossistema na abundância e riqueza de outras espécies variam desde o aumento da diversidade até a eliminação de espécies residentes

(Gurney & Lawton 1996, Martinsen *et al.* 2000, Badano *et al.* 2010). Uma das principais hipóteses desenvolvidas para explicar relações positivas entre riqueza em espécies e o funcionamento dos ecossistemas é a teoria da facilitação que reporta os efeitos positivos exercidos por algumas espécies sobre o papel ecossistêmico desempenhado por outras espécies (Bruno *et al.* 2003). Por exemplo, alguns herbívoros exercem modificações no habitat e facilitam a colonização de outras espécies de herbívoros (Morin 1999, Martinsen *et al.* 2000, Wilby *et al.* 2001).

Os engenheiros dos ecossistemas ainda podem aumentar o nicho realizado de algumas espécies, uma vez que estão diretamente associados à disponibilização de recursos, e podem atuar como fatores dependentes da densidade alterando a dinâmica da população (Bruno *et al.* 2003 Cuddington & Hastings 2004, 2007, Cuddington *et al.* 2009).

Os efeitos diretos e indiretos dos fitófagos exercidos na planta (e.g., aumento da produtividade) e em outros organismos associados a ela (e.g., redução ou aumento na riqueza de espécies) são amplamente reportados em estudos ecológicos (Faeth 1992, González-Megías & Gómez 2003, Ohgushi *et al.* 2007, 2008). Porém, as funções indiretas dos herbívoros ainda são pouco compreendidas. Algumas modificações na estrutura de plantas criam abrigos ou micro-habitats que protegem alguns insetos contra inimigos naturais e criam um micro-ambiente interno com condições mais favoráveis ao desenvolvimento e sucesso reprodutivo destes (Fukui 2001, Nakamura & Ohgushi 2003, Lill & Marquis 2004, 2007).

Larvas de borboletas e mariposas como engenheiras dos ecossistemas

Numerosas espécies de larvas de borboletas e mariposas (Lepidoptera) são responsáveis pela construção de abrigos (cartuchos) foliares em plantas (Nakamura &

Ohgushi 2003, Martinsen *et al.* 2000, Fukui 2001, Lill & Marquis 2004, 2007). Estudos estimam que pelo menos 18 famílias de lepidópteros exibam este comportamento durante o processo de metamorfose (Lind *et al.* 2001). A qualidade da planta (i.e., vigor) é avaliada pelas borboletas como o principal componente na escolha dos sítios de oviposição, já que a escolha dos melhores locais para ovipor pode refletir em melhor desenvolvimento larval (Price *et al.* 1990, Freitas *et al.* 1999). Outros fatores, como idade da folha, presença de ovos já depositados por co-específicos, presença de competidores de outras espécies relacionadas e presença de predadores (e.g., formigas) são relevantes na seleção destes sítios pelo lepidóptero (Price *et al.* 1990, Freitas *et al.* 1999; Sendoya *et al.* 2009). Existem várias formas nas quais esses abrigos podem ser construídos (e.g., forma de cilindro, cordão, funil, teia e tenda); tais abrigos são responsáveis pelo fornecimento de sítios de forrageamento, proteção ou ambos ao organismo construtor (Lill *et al.* 2007). Muitos estudos indicam que a construção de refúgios foliares ocasiona uma conseqüente ocupação por muitas espécies de artrópodes após o abandono do construtor (Cappuccino 1993, Cappuccino & Martin 1994, Lill & Marquis 2003, 2004, Marquis & Lill 2006). Portanto, abrigos foliares podem exercer um notável efeito positivo na diversidade de artrópodes colonizadores destes refúgios (Fukui 2001, Cappuccino 1994, Waltz *et al.* 1997). As principais guildas de artrópodes que colonizam secundariamente os abrigos foliares são predadores, herbívoros, detritívoros e onívoros. Os principais organismos hospedeiros encontrados em tais abrigos pertencem às ordens: Araneae, Coleoptera, Dermaptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Isopoda, Lepidoptera e Orthoptera (Lawton 1983, Fukui 2001, Woodcock *et al.* 2007). A colonização de abrigos foliares pode ainda variar sazonalmente e ser intensificada no período seco, pois esses abrigos representam micro-ambientes favoráveis de proteção a grande intensidade de radiação solar e dessecação

dos artrópodes colonizadores (Fukui 2001). Além disso, uma vez que artrópodes predadores (e.g., aranhas, formigas) são atraídos para os abrigos foliares (Nakamura & Ohgushi 2003, G.Q. Romero, observações pessoais), esperamos que esses predadores possam defender a planta contra a herbivoria (i.e., predação de herbívoros).

Na reserva ecológica da Serra do Japi há ocorrência de diversas espécies de artrópodes que vivem nesses abrigos foliares em plantas arbustivas do gênero *Croton* (Romero, G. Q. observações pessoais).

O sistema de estudo

Plantas arbustivas do gênero *Croton* (Euphorbiaceae) são abundantes em florestas tropicais semidecíduas (Queiroz & Oliveira 2001, Queiroz 2002). Algumas espécies possuem nectários extraflorais (*Croton alchomeicarpus*, *C. priscus*, *C. salutarens* e *C. urucurana*) e outras não (*C. floribundus*). As espécies de *Croton floribundus* podem ser atacadas principalmente por minadores de folhas e hemípteros (afídeos) que conseqüentemente atraem formigas (e.g., Formicinae, Myrmicinae). As larvas de algumas espécies de borboletas desenvolvem-se em um abrigo foliar e alimentam-se das folhas de *C. floribundus*. Dentre elas, trabalhos relatam principalmente ninfalídeos do gênero *Anaea* (Lepidoptera: Nymphalidae, Charaxinae) como construtoras de abrigos foliares nestas plantas (Muyshondt 1975, Queiroz 2002). (Figura 1)

OBJETIVOS GERAIS E ESPECÍFICOS

Este estudo teve como objetivo testar por meio de experimentos em campo se transformações físicas em folhas (i.e., origem de abrigos foliares) de *Croton floribundus* causadas por lepidópteras influenciam na abundância e composição da comunidade de artrópodes terrestres, bem como nas posteriores taxas de herbivoria. Foram realizadas observações naturalísticas sobre os artrópodes hospedeiros de folhas enroladas por engenheiros físicos. Além disso, foram manipuladas experimentalmente diferentes arquiteturas de abrigos foliares construídos por lepidópteras em arbustos de *C. floribundus* com o objetivo de avaliar se o tipo arquitetural do abrigo foliar pode influenciar a colonização secundária por grupos específicos de artrópodes. Os experimentos foram repetidos em três períodos sazonais (período seco, período chuvoso e período pós-chuva) em que avaliamos abundância, riqueza, biomassa de artrópodes e de guildas nas plantas com abrigos de diferentes arquiteturas.

Neste trabalho foram abordadas as seguintes questões: (1) Abrigos foliares construídos em *C. floribundus* favorecem a ocorrência de artrópodes? (2) Existe diferença na composição (i.e., abundância tamanho, riqueza, sobreposição), de artrópodes totais e de diferentes guildas em abrigos com arquiteturas distintas? (3) Essa diferença na composição de artrópodes é restrita aos abrigos (efeito local) ou estende-se para a comunidade da planta hospedeira (efeito regional)? (4) Plantas com abrigos foliares atraem maior número de artrópodes nos períodos secos? (5) Plantas com abrigos foliares possuem menor taxa de herbivoria foliar do que plantas sem abrigos?

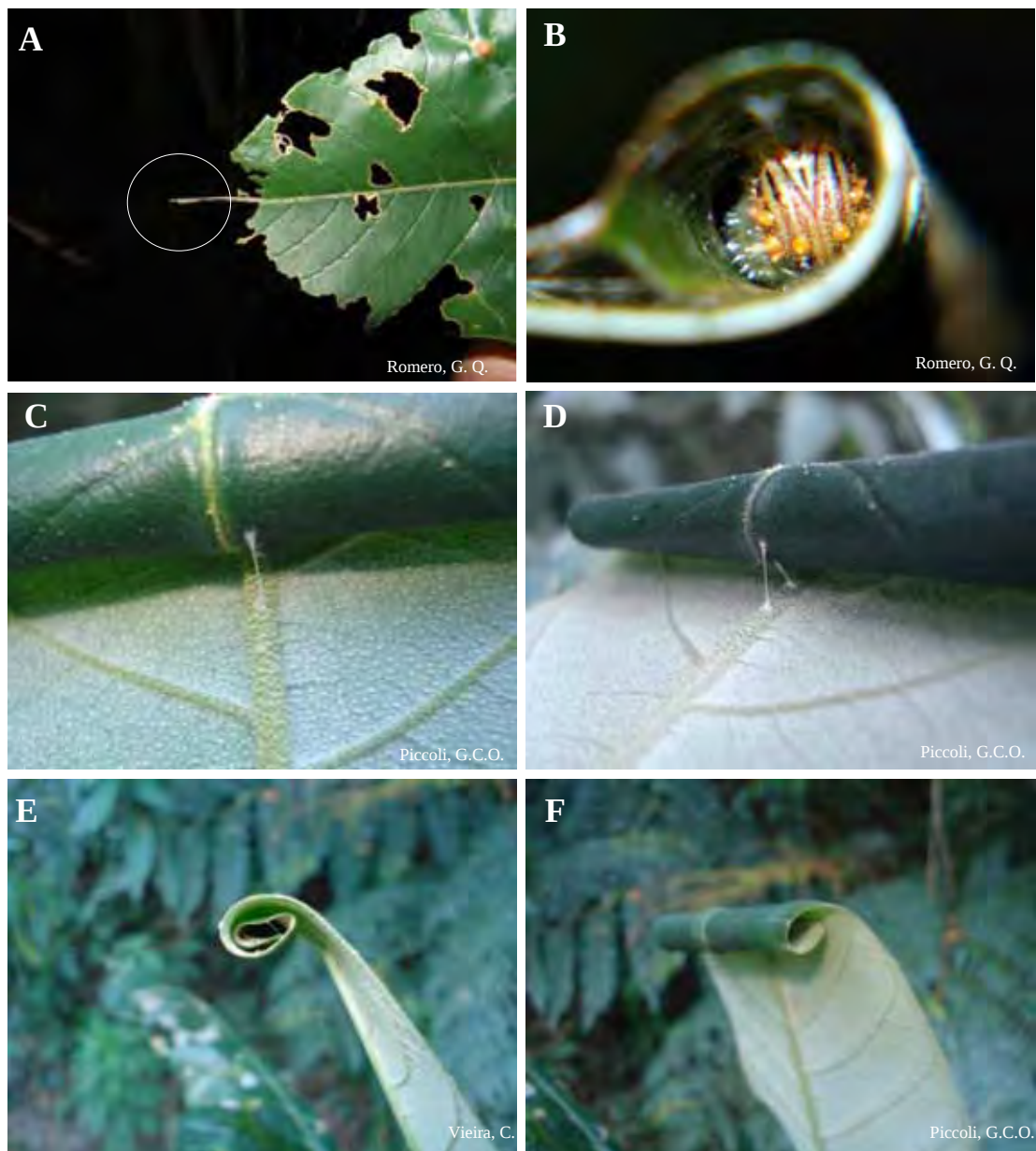


Fig.1. A) Lagarta Charaxinae do gênero *Anaea* sobre a ponte de fezes construída na extremidade da folha de *C. floribundus* entre o primeiro e terceiro instar de desenvolvimento; B) Charaxinae enrolada em folha de *C. floribundus* no quarto instar de desenvolvimento; C) e D) Detalhe da seda secretada pela lagarta utilizada para enrolar a folha; E) e F) Abrigos foliares abandonados na natureza após a metamorfose de Charaxinae.

LITERATURA CITADA

- Badano, E. I. & Cavieres, L. A. 2006. Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? *Journal of Biogeography* 33: 304–313.
- Badano, E. I. & Marquet, P. A. 2008. Ecosystem engineering affects ecosystem functioning in high-Andean landscapes. *Oecologia* 155: 821–829.
- Badano, E. I., Marquet, P. A. & Cavieres, L. A. 2010. Predicting effects of ecosystem engineering on species richness along primary productivity gradients. *Acta Oecologica* 36: 46-54.
- Begon, M., Townsend, A. R. & Harper, J. L. 2007. *Ecologia de indivíduos e ecossistemas*. Quarta edição. Editora Artmed. Porto Alegre. 740 p.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., Bertness, M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (3): 119-125.
- Caldas, A. 1995. Population ecology of *Anaea ryphea* (Lepidoptera: Nymphalidae) immatures at Campinas Brazil. *Journal of Lepidopterists` Society* 49: 234-245.
- Cappuccino, N. 1993. Mutual use of leaves-shelter by lepidopteran larvae on paper birch. *Ecological Entomology* 22: 121-123.
- Cappuccino, N. & Martin, M. 1994. Estimating early-season leaf-tiers of paper birch reduce abundance of mid-summer species. *Ecological Entomology* 19: 399-401.
- Caraco, N., Cole, J., Findlay, S. & Wigand, C. 2006. Vascular plants as engineers of oxygen in aquatic systems. *BioScience* 56: 219-225.
- Cook, J. A., Chubb, J. C. & Veltkamp, C. J. 1998. Epibiontes of *Asellus aquaticus* (Crustacea, Isopoda). *Freshwater Biology* 39: 423-238.

- Crain, C. M. & Bertness, M. D. 2006. Ecosystem engineering across environmental gradients: implications for conservation and management. *BioScience* 56: 211–218.
- Cuddington, K. & Hastings, A. 2004. Invasive engineers. *Ecological Modelling* 178: 335–347.
- Cuddington, K. & Hastings, A. 2007. Balancing the engineer-environment equation: the current legacy. In: Cuddington, K., Byers J. E., Wilson, W. G. & Hastings, A. (eds) *Ecosystem Engineers: Plants to Protists*, NewYork: Academic Press, Amsterdam, p. 253–274.
- Cuddington, K., Wilson W. G. & Hastings, A. 2009. Ecosystem engineer: Feedback and Population Dynamics. *The American Naturalist* 173(4): 488-498.
- Dennis, P., Young, M. R. & Gordon, I. J. 1998. Distribution and abundance of small insects and arachnids in relation to structural heterogeneity of grazed, indigenous grasslands. *Ecological Entomology* 23: 253-264.
- Faeth, S. H. 1992. Interspecific and intraspecific interactions via plant responses to folivory - an experimental field-test. *Ecology* 73: 1802-1813.
- Flecker, A. S. 1996. Ecosystem engineering by a dominant detritivore in diverse tropical stream. *Ecology* 77: 1845-1854.
- Freitas, A. V. L., Leal I. R. & Ferreira O. S. 1999. Selection of oviposition sites by a lepidopteran community of a tropic forest in Southeastern Brazil. *Biotropica*: 31: 372-375.
- Fukui, A. 2001. Indirect interactions mediated by leaf shelter in animal-plant communities. *Population Ecology* 43: 31-40.

- González-Megías, A. & Gómez, J. M. 2003. Consequences of removing a keystone herbivore for the abundance and diversity of arthropods associated with a cruciferous shrub. *Ecological Entomology* 28: 299-308.
- Gurney, W. S. C. & Lawton, J. H. 1996. The population dynamics of ecosystem engineers. *Oikos* 76: 273-283.
- Gutiérrez, J. L. & Jones, C. G. 2006. Physical ecosystem engineers as agents of biogeochemical heterogeneity. *BioScience* 56: 227–236.
- Halaj, J., Ross, D. W. & Moldenke, A. R. 2000. Importance of habitat structure to the arthropod food web in Douglas-fir canopies. *Oikos* 90: 139-152
- Hastings, A., Byers, J. E., Crooks, J. A., Cuddington, K., Jones, C. G., Lambrinos, J. G., Talley, T. S. & Wilson, W. G. 2007. Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters* 10: 153-164.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- Jones, C. G., Gutiérrez, J. L., Groffman, P. M. & Shachak, M. 2006. Linking ecosystem engineers to soil processes: A framework using the Jenny State Factor Equation. *European Journal of Soil Biology* 42: 39-53.
- Jones, C. G. & Gutiérrez, J. L. 2007. On the meaning, usage and purpose of the ecosystem engineering concept. In: Cuddington K., Byers, J. E., Wilson, W. G. & Hastings, A. (eds) *Ecosystem Engineers: Plants to Protists*, New York: Academic Press. p. 3–24.
- Lawton, J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28: 23-39.

- Lill, J. T. & Marquis, R. J. 2003. Ecosystem engineering by caterpillars increases insect herbivore diversity on white oak. *Journal of the Lepidopterists` Society* 84: 682-690.
- Lill, J. T. & Marquis, R. J. 2004. Leaf ties colonization sites for forest arthropods: an experimental study. *Ecological Entomology* 29: 300-308.
- Lill, J. T. & Marquis, R. J. 2007. Microhabitat manipulation: ecosystem engineering by shelter-building insects. In: Cuddington, K. M. D., Byers, J. E., A. Hastings, and W. G. Wilson, (eds.), *Ecosystem Engineers: Concepts, Theory, and Applications in Ecology*, Elsevier. p. 107-138.
- Lill, J. T., Marquis, R. J., Walker, M. A. & Peterson, L. 2007. Ecological consequences of shelter sharing by leaf-tying caterpillars. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 124: 45-53.
- Lind, E., Jones, M. T., Long, J. D. & Weiss M. R. 2001. Ontogenetic changes in leaf shelter construction by larvae of the silver spotted skipper, *Epargyreus clarus*. *Journal of the Lepidopterist` Society* 54: 77-82.
- MacArthur, J. W. 1975. Environmental fluctuations and species diversity. In: *Ecology and Evolution of Communities* (M.L. Cody & J. M. Diamonds, eds). Belknap, Cambridge, MA. p.74-80.
- Marquis, R. J. & Lill, J. T. 2006. Effects of arthropods as physical ecosystem engineers on plant-based trophic interaction webs. *Indirect Interaction Webs: Nontrophic linkages Through Induced Plant Traits* (Ohgushi, T., Craig, P. & Price P. W. eds.), Cambridge University Press, Cambridge, UK. p. 246-274.
- Martinsen, G. D., Floate, K. D., Waltz, A. M., Wimp, G. M. & Whitham, T. G. 2000. Positive interactions between leafrollers and other arthropods enhance biodiversity on hybrid cottonwoods. *Oecologia* 123: 82-89.

- Moore, J.W., 2006. Animal ecosystem engineers in streams. *BioScience* 56, 237–246.
- Morais, H. C., Diniz, I. R. & Silva, D. M. S. 1999. Caterpillar seasonality in a Central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical* 47: 1025-1033.
- Morin, P. J. 1999. *Community Ecology*. First edition. Blackwell Science p. 424.
- Muyshondt, A. 1975, Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. VI. *Anaea* (Memphis) *phitiusa* (Nymphalidae). *Journal of Lepidopterists` Society* 29: 168-176.
- Nakamura, M. & Ohgushi, T. 2003. Positive e negative effects of leaf shelters on herbivorous insects: linking multiple herbivores on a willow. *Oecologia* 136: 445-449.
- Ohgushi, T. 2007. Non-trophic, indirect interaction webs of herbivorous insects. In *Ecological Communities: Plant Mediation in Indirect Interaction Webs* (ed. by T. Ohgushi, T. P. Craig & P. W. Price), Cambridge University Press, Cambridge, UK. p. 221–245.
- Ohgushi, T., Craig, T. P., & Price, P. W. 2007. Indirect interaction webs propagated by herbivore-induced changes in plant traits. In *Ecological Communities: Plant Mediation in Indirect Interaction Webs* (ed. by T. Ohgushi, T. P. Craig & P .W. Price). Cambridge University Press, Cambridge, UK. p. 379– 410.
- Ohgushi, T. 2008. Herbivore induced indirect interaction webs on terrestrial plants: the importance of non-trophic, indirect, and facilitative interactions. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 128: 217-22.
- Power, M. E. 1997. Estimating impacts of a dominant detritivore in a neo-tropical stream. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 47-49.
- Price, P. W., Cobb, N., Graig, T. P., Fernandes, G. W., Itami, J. K., Mopper, S. & Preszler, R. W. 1990. Insect herbivore population dynamics on trees and shrubs:

- New approaches relevant to latent and eruptive species and life table development. In: Insect-plant interactions (Bernays, E. A. ed.). CRC Press, Boca Raton, Florida, p. 1-38.
- Queiroz, J. M. & Oliveira P. S. 2001. Tending ants protect honeydew-producing whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae). *Environmental Entomology* 30: 295-297.
- Queiroz, J. M. 2002. Host plant use among closely related *Anaea* butterfly species (Lepidoptera, Nymphalidae, Charaxinae). *Brazilian Journal of Biology* 62 (4): 657-663.
- Reichman, O. J., Seabloom, E. W. 2002a. The role of pocket gophers as subterranean ecosystem engineers. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 44-49.
- Reichman, O. J, Seabloom, E. W. 2002b. Ecosystem engineering: A trivialized concept? *Trends in Ecology and Evolution* 17: 308. .
- Ricklefs, R. E. & Lovette, I. J. 1999. The role of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology* 68: 1142-1160.
- Romero, G. Q. & Vasconcellos-Neto 2005. Flowering phenology, seed set and arthropod guilds in *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae) in south-east Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 281 (1): 171-178.
- Scheidler, M. 1990. Influence of habitat structure and vegetation architecture on spiders. *Zoologischer Anzeiger* 225: 333-340.
- Sendoya, S. F., Freitas A. V. L., & Oliveira, P. S. 2009. Egg laying butterflies distinguish predaceous ants by sight *American Naturalist* 174 (1): 134-140.
- Simberloff, D. S. 1976. Experimental zoogeography of island: effects of island size. *Ecology* 57: 629-648.

- Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *Bioscience* 51: 235-246.
- Tanaka, L. K. & Tanaka, S. K. 1982. Rainfall and seasonal changes in arthropod abundance on a tropical oceanic island. *Biotropica* 14:114-123.
- Tewksbury, J. J. & Lloyd, J. D. 2001. Positive interactions under nurse-plants, spatial scale, stress gradient and benefactor. *Oecologia* 127: 425-434.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M. & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79–92.
- Townsend, C. R., Begon, M. & Harper, J. L. 2006. *Fundamentos em Ecologia*. Segunda Edição. Editora Artmed. 592p.
- Waltz, A. M. & Whitham, T. G. 1997. Plant development affects arthropod communities: opposing impact of species removal. *Ecology* 78: 2133-2144.
- Waring, G. L. & Price, P. W. 1990. Plant water stress and gall formation (Cecidomyiidae: *Asphondylia* spp.) on creosote bush. *Ecological Entomology* 15:87-95.
- Wilby, A., Shachak, M. & Boeken, B. 2001. Integration of ecosystem engineering and trophic effects of herbivores. *Oikos* 92: 436–444.
- Wilby, A. 2002. Ecosystem engineering: A trivialized concept? *Trends in Ecology and Evolution* 17: 307.
- Wolda, K. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Tropical Ecology* 47:369-381.
- Woodcock, B. A., Potts, S. G., Westbury, D. B., Ramsay, A. J., Lambert, M., Harris, S. J. & Brown, V. K. 2007. The importance of sward architectural complexity in

structuring predatory and phytophagous invertebrate assemblages. *Ecological Entomology* 32: 302-311.

Wright, J. P., Jones, C. G. & Flecker, A. S. 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia* 132: 96–101.

Wright, J. P. & Jones, C. G. 2004. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. *Ecology* 85: 2071–2081.

Wright, J. P. & Jones, C. G. 2006. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations, and challenges. *BioScience* 56: 203–209.

Capítulo 1

Engenheiros dos ecossistemas sobre plantas: facilitação indireta por lepidópteros enroladores de folhas sobre comunidades de artrópodes em diferentes escalas

Camila Vieira & Gustavo Q. Romero

RESUMO

Engenharia dos ecossistemas é um processo em que organismos modificam a distribuição de recursos (i.e, disponibilizando novos habitats) para outras espécies via interação não trófica. Lagartas de Lepidoptera enroladoras de folhas podem atuar como engenheiros dos ecossistemas florestais, uma vez que são capazes de modular interações entre comunidade artrópode – planta fornecendo aos colonizadores secundários diversos tipos de benefícios. Essas lagartas quando engenheiras influenciam o padrão de distribuição e abundância de outras espécies facilitando indiretamente a ocorrência de novas espécies, bem como aumentam a diversidade de artrópodes sobre planta. Apesar de estudos terem demonstrado que lagartas engenheiras ampliam a diversidade de artrópodes sobre folhas (efeito local), apenas um estudo avaliou o efeito na planta por inteiro (efeito regional), mas apenas para guildas específicas (i.e., herbívoros); nenhum estudo até agora avaliou como comunidades diversificadas, de regiões tropicais, respondem aos impactos de lagartas engenheiras. Nesse estudo reportamos a influência das lagartas enroladoras sobre comunidades de artrópodes em grande escala espacial (i.e., efeito local e regional) e temporal (i.e., diferentes períodos sazonais). Especificamente, avaliamos se (i) abrigos foliares favorecem a ocorrência de artrópodes e amplificam diversidade sobre plantas, (ii) se o tipo de abrigo (funil, cilindro com diferentes diâmetros) interfere na colonização por diferentes guildas de artrópodes, (iii) se os efeitos dos abrigos é local (folha) ou estende-se por toda a planta hospedeira (efeito regional), (iv) se plantas com abrigos foliares atraem maior número de artrópodes nos períodos secos, e se (v) plantas com abrigos foliares, por atraírem mais predadores, têm menor taxa de herbivoria foliar. Nossos resultados demonstram que abundância, riqueza, biomassa total dos artrópodes e dentro de diversas guildas (predadores, herbívoros, parasitas, detritívoros e onívoros) foram maiores sobre folhas

enroladas naturalmente e artificialmente, porém a variação na arquitetura do abrigo de maneira geral não influenciou a biomassa, abundância e riqueza de artrópodes. Este efeito foi observado em escala local e regional. A composição da fauna também diferiu entre plantas e folhas individuais com arquiteturas modificadas. Abundância e biomassa total de artrópodes foram maiores no período de seca nas duas escalas estudadas. Esse estudo é o primeiro a examinar a extensão do efeito das lagartas engenheiras como amplificadores de diversidade (incluindo diversas guildas) em diferentes escalas: espacial e temporal. Uma vez que lagartas enroladoras são organismos ubíquos em florestas tropicais, seus efeitos demonstrados aqui podem ser mais comuns do que previamente se supunha. Portanto, lagartas enroladoras atuam como engenheiros dos ecossistemas e podem ser considerados elementos fundamentais na estruturação de comunidades de artrópodes sobre plantas nos trópicos.

Palavras-chave: engenheiro dos ecossistemas, facilitação indireta, Lepidoptera, enroladores de folhas, heterogeneidade ambiental.

ABSTRACT

Ecosystem engineering is a process by which some organisms change the distribution of resources (i.e., creating new habitats) for other species via non-trophic interactions. Shelter-building caterpillars can act as forest ecosystem engineers, because they may modulate interactions, between arthropods-plant communities, by providing the secondary settlers with several kinds of benefits. These caterpillars as ecosystem engineers influence the distribution pattern and abundances of other species facilitating the occurrence of new species indirectly, as well as increasing the diversity of arthropods on the plant. Although some studies have demonstrated that caterpillar leaf shelters amplify the diversity of arthropods on leaves (local effect), only one study evaluated the effect in the whole plant (regional effect), but this study only took into account specific guilds (i.e., herbivores); To date, no evaluated how speciose communities of tropical regions respond to the impacts of engineer caterpillars. In this study we reported, for the first time the influence of the lepidopteran shelter leafs on communities of arthropods in the tropics along both large spatial (i.e., local and regional effects) and temporal scales (i.e., different seasonal periods). Specifically, we evaluated if (i) leaf shelters benefit the occurrence of arthropods and amplify the diversity on plants, (ii) if the shelter architecture (funnel, cylinders with different diameters) interferes with the colonization of different arthropods guilds, (iii) if the effects of shelters are local (within leafs) or extends to the whole host plant (regional effect), (iv) if plants with leaf shelters attract more arthropods in the dry periods, and if (v) plants with leaf shelters, which likely attract more predators, have lower levels of leaf herbivory. Our results show that the abundance, richness and total biomass of arthropods within several guilds (i.e., predators, herbivores, parasites, detritivorous and omnivorous) were higher on naturally and artificially created leaf shelters. However,

variation in architecture, in general, did not influence on arthropod biomass, abundance and richness. These effects were observed in local and regional scales. The community composition also was different between plants and individual leaves with modified architectures. Abundance and total biomass of arthropods on two scales were higher in the dry season. This study is the first to examine the extension of caterpillar engineers' effect as diversity amplifiers including several guilds in different temporal and spatial scales. Since shelter-building caterpillars are ubiquitous organisms in tropical forests, their effects may be more common than was supposed previously. Therefore, caterpillars act as ecosystem engineers and can be considered fundamental elements in community structure of arthropods on plants in the tropics.

Key words: ecosystem engineers, indirect facilitation, Lepidoptera, leaf shelter, environmental heterogeneity.

INTRODUÇÃO

Organismos denominados engenheiros dos ecossistemas são seres que controlam direta ou indiretamente a disponibilidade de recursos para outros indivíduos por meio de transformações físicas nos componentes abióticos ou bióticos (Jones *et al.* 1994, 1997). Essas transformações físicas podem variar entre gradientes ambientais (Wright & Jones 2004, Crain & Bertness 2006, Badano *et al.* 2010), afetar processos biogeoquímicos alterando a disponibilidade de recursos (e.g., carbono, nitrogênio) e afetar a ciclagem de nutrientes (Jones *et al.* 2006, Caraco *et al.* 2006, Gutiérrez & Jones 2006). A engenharia dos ecossistemas é uma interação não trófica que pode ter um efeito ecológico negativo (i.e., inibição) ou positivo (i.e., por meio de processos de facilitação) para outras espécies (Jones *et al.* 1997, Martinsen *et al.* 2000, Jones & Gutiérrez 2007). A teoria da facilitação (ou interação positiva) descreve interações entre espécies que beneficiam ao menos um dos participantes, mas não causa dano a nenhum deles (Stachowicz 2001). Essas interações são muito importantes na estrutura de comunidades ecológicas, uma vez que comunidades inteiras podem desaparecer na ausência de um facilitador-chave (Jones *et al.* 1997, Stachowicz 2001). A magnitude de facilitação em resposta à ação do engenheiro é influenciada por fatores como: tamanho do habitat construído, stress ambiental e risco de predação de colonizadores secundários. Esses fatores variam também de acordo com a complexidade arquitetônica da estrutura e densidade da engenharia (Jones *et al.* 1997; Bruno & Bertness 2001; Gutiérrez *et al.* 2003, Gutiérrez & Jones 2008). As espécies engenheiras podem co-ocorrer com as espécies beneficiadas ou estarem separadas temporalmente ou espacialmente (Jones *et al.* 1994, 1997, Stachowicz 2001).

Engenharia de ecossistemas é processo comum em comunidades que habitam plantas terrestres. Abrigos foliares são construídos tanto por guildas de herbívoros (e.g., galhadores, enroladores e minadores) como por outras guildas de artrópodes (e.g., predadores, parasitas) (Wagner & Raffa 1993, Berenbaum 1999, Fukui 2001, Cappuccino 1993, Larsson *et al.* 1997, Martinsen *et al.* 2000, Lill & Marquis 2003, Nakamura & Ohgushi 2003, Kagata & Ohgushi 2004). Muitas lagartas de Lepidoptera podem atuar como engenheiras dos ecossistemas por serem responsáveis pela construção de abrigos foliares de várias formas em plantas (e.g., forma de cilindro, cordão, funil, teia e tenda) e a construção desses refúgios foliares proporciona uma ocupação secundária para muitas espécies de artrópodes após o abandono do construtor (Martinsen *et al.* 2000, Fukui 2001, Nakamura & Ohgushi 2003, Lill & Marquis 2004, 2007). Os colonizadores secundários podem ser classificados em construtores potenciais de cartuchos foliares (coespecíficos ou heterospecíficos) ou espécies de vida livre que não constroem o próprio abrigo (Fukui 2001). Considerando-se que habitats mais heterogêneos suportam maior riqueza de espécies (Lawton 1983), abrigos (ou cartuchos) foliares podem fornecer nova arquitetura física ampliando a disponibilidade de nichos espaciais e aumentando a biodiversidade nos ecossistemas (Fukui 2001, Nakamura & Ohgushi 2003, Lill & Marquis 2004, 2007).

Os efeitos das lagartas engenheiras podem ocorrer em diferentes escalas espaciais e temporais. Em escala espacial local podem afetar a diversidade de artrópodes no interior dos abrigos, e em escala espacial regional podem afetar artrópodes na planta como um todo (Jones *et al.* 1994, Lill & Marquis 2003). Em regiões tropicais o período seco exerce um efeito mais acentuado na abundância de artrópodes comparado a regiões temperadas (Wolda 1978). Desse modo, a colonização de abrigos foliares pode também variar temporalmente e ser intensificada no período

seco, pois é provável que esses abrigos representem micro-ambientes favoráveis de proteção a grande intensidade de radiação solar e dessecação dos artrópodes colonizadores. Os fatores abióticos como temperatura, circulação de ar e orientação dos raios solares podem variar de acordo com a forma e o volume dos cartuchos foliares (Henson 1958); Portanto, o tipo arquitetural do abrigo foliar pode influenciar a colonização secundária por artrópodes. Além disso, as lagartas de Lepidoptera podem atuar como engenheiras dos ecossistemas mediando indiretamente interações tritróficas entre plantas hospedeiras, colonizadores dos cartuchos e seus inimigos naturais (Ohgushi *et al.* 2007, Ohgushi 2008). Uma vez que artrópodes predadores (e.g., aranhas, formigas) são atraídos para os abrigos foliares (Nakamura & Ohgushi 2003, G.Q. Romero, observações pessoais), esperamos que esses predadores possam defender a planta contra herbivoria.

Embora a colonização secundária nos abrigos foliares construídos por lepidópteras tenha sido reportada em muitos estudos observacionais e experimentais (i.e., efeito local) (Caroll & Kearby 1978, Lewis 1979, Larsson *et. al* 1997, Cappuccino 1993, Cappucino & Martin 1994, Martinsen 2000, Marquis & Lill 2007, Lill & Marquis 2004, 2007, Nakamura & Ohgushi 2003, Ohgushi *et. al.* 2007, Ohgushi 2007, 2008) apenas um estudo avaliou o efeito regional dessas lagartas engenheiras, mas apenas para guildas específicas (i.e., herbívoros) (Lill & Marquis 2003); nenhum estudo até agora avaliou como comunidades diversificadas de regiões tropicais respondem aos impactos de lagartas engenheiras em diferentes escalas espaciais e temporais. Neste estudo avaliamos especificamente se (i) abrigos foliares favorecem a ocorrência de artrópodes e amplificam diversidade sobre plantas, (ii) se o tipo de abrigo (funil, cilindro com diferentes diâmetros) interfere na colonização por diferentes guildas de artrópodes, (iii) se os efeitos dos abrigos estão restritos a escala local (folha) ou estende-se por toda a

planta hospedeira (escala regional), (iv) se plantas com abrigos foliares atraem maior número de artrópodes nos períodos secos, e se (v) plantas com abrigos foliares, por atraírem mais predadores, têm menor taxa de herbivoria foliar.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e organismos

As observações naturais e o experimento em campo foram realizados na Reserva Biológica da Serra do Japi (23°11'S, 46°52'W) situada a oeste do Planalto Atlântico, próximo ao município de Jundiaí, SP, sudeste do Brasil. O relevo é caracterizado por altitudes que variam entre cerca de 700 e 1300 m acima do nível do mar (Santoro & Machado 1992). O clima é sazonal com média mensal de temperatura variando de 13,5° em julho a 20,3° em janeiro, com os períodos mais secos que vão de junho a setembro e chuvosos de dezembro a março (Pinto 1992). A vegetação é caracterizada por floresta mesófila semidecídua de altitude, com transição para floresta mesófila semidecídua. A área de estudo apresenta denso estrato arbóreo com grupos arbustivos dominantes do gênero *Croton* e elementos provenientes de Mata Atlântica (Leitão-Filho 1992).

O experimento foi realizado com arbustos de *Croton floribundus* (Euphorbiaceae); estas não apresentam nectários extraflorais e distribuem-se nas margens das florestas. No local há registro de ocorrência de quatro espécies de *Anaea* (Nymphalidae, Lepidoptera), sendo três associadas à *Croton* (Brown 1992, Queiroz 2002). A lagarta do gênero *Anaea*, no quarto instar, enrola a folha com seda secretada e permanece no interior do abrigo construído até o quinto instar (neste período a lagarta não se alimenta). Por fim, quando a lagarta está preparada para empupar, abandona o abrigo foliar e se fixa em um substrato até finalizar a metamorfose e transformar-se em adulto (Muyshondt 1975, Queiroz 2002). Estes abrigos foliares permanecem intactos por muitos meses (Vieira, C. & Romero, G. Q., observações pessoais).

Comparando artrópodes sobre folhas expandidas e enroladas por lagartas

Folhas de *C. floribundus* enroladas por larvas de lepidópteras podem ter maior abundância e riqueza de artrópodes terrestres, bem como maior biomassa dos diversos tipos de guildas (e.g., predadores, herbívoros, parasitas, parasitóides, detritívoros e onívoros). Também, composição da fauna pode diferir entre folhas enroladas e expandidas. Para testar essas hipóteses, foram feitas coletas de folhas enroladas e expandidas de 67 indivíduos de *C. floribundus* com altura entre 1 e 2,5 m, escolhidas de acordo com a ordem de encontro ao longo de uma trilha com um intervalo de distância de 2-50 m entre uma planta e outra. Em cada planta coletou-se uma folha enrolada por lagarta e uma folha não alterada (expandida); portanto, uma única planta teve ambos os tratamentos. Para a escolha da folha expandida, selecionamos minuciosamente as folhas que apresentavam menor dano foliar. As folhas enroladas e as inalteradas (expandidas) foram inspecionadas sob microscópio estereoscópico (Bel Photonics®, Itália) e todos os artrópodes (exceto ácaros) foram coletados. O número de folhas de cada planta foi quantificado e usado como covariável em análises de covariância. Todos os artrópodes foram coletados e identificados até nível de família usando literatura especializada (e.g., Borror *et al.* 1976) e então morfoespeciados para serem avaliados quanto à abundância, riqueza e biomassa de cada grupo taxonômico, guildas alimentares (e.g., predadores, herbívoros, parasitas, parasitóides, detritívoros e onívoros) e composição dos grupos presentes nas folhas expandidas e enroladas. Os artrópodes coletados foram posteriormente enviados aos especialistas de cada grupo para confirmação das morfoespécies. Estas amostragens foram feitas entre agosto e outubro de 2008, períodos de maior ocorrência abrigos foliares abandonados por Charaxinae.

Efeito da modificação da arquitetura foliar sobre comunidade de artrópodes: manipulação experimental

Para avaliar o efeito dos engenheiros físicos (i.e., lagartas de Charaxinae) sobre *C. floribundus* na taxa de colonização e verificar a composição de artrópodes que estão presentes nestes abrigos, foi desenvolvido um experimento em campo, em que plantas de *C. floribundus* com altura variando de 1 a 2,5 m, e número mínimo de dez folhas, foram selecionadas ao longo de um transecto com um intervalo de distância de 2-30 metros de uma planta e outra. As plantas (n=60) foram selecionadas seguindo um desenho sistemático (Hurlbert 1984), i.e., foram sequencialmente numeradas de acordo com a ordem de encontro e então foram submetidas aos seguintes tratamentos (1) folhas inalteradas, expandidas (controle; n=15), (2) folhas enroladas inteiramente formando um cilindro com calibre de 0,5cm de diâmetro (n=15), (3) folhas enroladas inteiramente formando um cilindro com calibre de 1,5cm de diâmetro (n=15) e (4) folhas enroladas inteiramente formando um funil de extremidades com abertura de 1,5 e 0,5 cm de diâmetro (n=15) (Ver esquema das estruturas manipuladas: Apêndice 1). Todos estes três tipos de cartuchos podem ser encontrados em folhas de *C. floribundus* na área de estudo (G. Q. Romero, observações pessoais). As folhas foram enroladas inteiramente da região superior para a região inferior (adaxial para abaxial), como fazem algumas espécies de larvas engenheiras na Serra do Japi (G. Q. Romero, observações pessoais). Folhas foram mantidas enroladas com uso de grampos de material plástico para evitar oxidação. As folhas do tratamento controle também foram marcadas com grampos para que fosse excluída qualquer influência do plástico no experimento. Escolhemos 4-5 folhas de cada planta para aplicação dos tratamentos (o número de folhas escolhidas variou conforme o número de folhas da planta). Apenas folhas novas, expandidas e sem danos aparentes foram selecionadas para aleatorização. Antes do início do experimento

as folhas de cada tratamento foram limpas com pincel largo para excluir todos os artrópodes presentes. Para avaliar o efeito local do engenheiro, a cada 15 dias as folhas enroladas artificialmente (i.e., cartuchos artificiais) foram abertas para coleta dos artrópodes no seu interior. Os artrópodes foram fixados em álcool a 70%, armazenados para posterior identificação e foram morfoespeciados para serem avaliados quanto à abundância, riqueza e biomassa de cada grupo taxonômico. Este experimento foi repetido em três períodos sazonais diferentes, entre maio e junho de 2008 (período pós-chuva), agosto e outubro de 2008 (período seco) e entre janeiro e março de 2009 (período chuvoso), utilizando conjuntos diferentes de plantas para cada período. As médias semanais das variáveis climatológicas (i.e., pluviosidade e temperatura) em cada período sazonal foram obtidas em CIIAGRO (2010).

A cada 15 dias foram realizadas inspeções visuais e coletas de todos os artrópodes em caule e demais folhas de cada planta experimental para avaliar o efeito regional do engenheiro por meio de comparações de abundância, riqueza e biomassa total de artrópodes sobre toda a planta. As amostragens dos artrópodes regionais foram feitas simultaneamente às amostragens dos artrópodes em escala local. Entretanto, os artrópodes coletados sobre folhas experimentais individuais (local) e sobre planta toda (regional) foram tratados de forma independente. Parâmetros avaliados (abundância, riqueza, biomassa) foram ponderados pela biomassa total de cada planta experimental. A estimativa de biomassa de cada planta experimental foi feita usando métodos não destrutivos. Para isso, antes da montagem do experimento, escolhemos aleatoriamente 20 plantas de *C. floribundus* que não pertenciam ao experimento ao longo um transecto apresentando tamanhos variáveis. Foram tomadas medidas da altura do topo da planta até o solo e número de folhas. Em seguida, estas plantas foram cortadas rente ao solo. Então, foram dessecadas em estufa (60°C) durante 48 h e pesadas para a obtenção da

sua biomassa. Por meio de regressão linear utilizando dados disponíveis de biomassa e altura (ou número de folhas) é possível obter uma equação padronizada para a estimativa da biomassa de outros indivíduos de *C. floribundus* que foram usados durante o experimento. A estimativa de biomassa para *C. floribundus* foi obtida com dados de número de folhas, uma vez que as análises de regressões demonstraram que o número de folhas correlacionou positivamente com a biomassa da planta ($r^2 = 0,93$, $F_{1,13} = 177,60$; $P < 0,001$), mas não correlacionou com a altura da mesma ($r^2 = 0,29$, $F_{1,13} = 0,223$; $P = 0,070$). Desse modo, a cada coleta estimamos a biomassa das plantas de cada tratamento apenas com número de folhas destes arbustos sem destruí-los (veja Crutsinger *et al.* 2006). A equação desenvolvida através de regressões lineares e utilizada para estimar a biomassa de *C. floribundus* com mais de 10 folhas foi: $Y = -11,30 + 2,26.X$. Sendo Y =biomassa (g) e X = número total de folhas da planta.

Efeito da engenharia na herbivoria foliar por mastigadores: manipulação experimental

Embora os engenheiros causem danos iniciais na planta hospedeira (Ohgushi 2007), seus cartuchos poderão servir de abrigo para predadores (e.g., formigas, aranhas) que, por sua vez, podem diminuir a abundância e riqueza de artrópodes herbívoros. Para testar esta hipótese foi mensurada a taxa de herbivoria por mastigadores das mesmas plantas experimentais antes e após o tratamento. Para verificar a taxa de herbivoria, folhas novas recém-expandidas e sem danos aparentes foram marcadas com arame fino em seu pecíolo e foram estimadas as áreas foliares dessas folhas antes (pré-tratamento) e no final (pós-tratamento) de cada experimento descontando os danos foliares pré-existent, nos diferentes períodos sazonais. Para estimar as áreas foliares, utilizamos

folhas plásticas milimetradas transparentes. O experimento em cada período teve duração de 45 dias.

Análises estatísticas

As variáveis-resposta abundância, riqueza, biomassa total de artrópodes e de guildas presentes nas folhas expandidas e nas folhas enroladas naturalmente por larvas de Charaxinae foram comparadas com análises de covariância (ANCOVA) e o número de folhas da planta foi utilizado como co-variável. A biomassa seca das folhas enroladas e das folhas expandidas não diferiu estatisticamente ($t=0,360$, $df=127$, $P=0,711$). Nos experimentos, nós estabelecemos uma média dos dados das três coletas quinzenais em cada período sazonal para as comparações. Para analisar o efeito local comparamos entre os tratamentos as variáveis-resposta: riqueza, abundância, biomassa total de artrópodes e de guildas por folhas enroladas artificialmente. Já para analisar o efeito regional comparamos essas mesmas variáveis por grama de tecido vegetal seco. Os dados referentes à riqueza, abundância, biomassa de artrópodes total e de guildas dos experimentos foram comparados usando ANCOVA, em que tratamentos (quatro níveis) e períodos sazonais (três níveis) tiveram efeito fixo. O número total de folhas da planta foi utilizado como covariável. Quando necessário, os tratamentos foram comparados entre si usando testes a posteriori de Fisher LSD (Quinn & Keough 2002). Os dados que não apresentaram normalidade e homogeneidade das variâncias foram transformados em log ou raiz quadrada (Zar 1996). Para comparar a composição em espécies entre folhas expandidas e enroladas (naturalmente e artificialmente) utilizamos a análise de similaridade (ANOSIM) e o (SIMPER) com o programa PRIMER 5.0 (Plymouth Marine Labs). O ANOSIM usa um teste de aleatorização (999 permutações) para testar a significância do “R Global” calculando as dissimilaridades par a par entre tratamentos

e a dissimilaridade dentro de cada tratamento individual (Clarke & Warkick 1994). O valor de R Global varia entre +1 e -1; valores maiores que zero representam maior dissimilaridade entre as comunidades ou dentro das comunidades individuais. O Similarity Percentage (SIMPER) atribui um “ranking” porcentual das morfoespécies que estão contribuindo mais fortemente para a dissimilaridade das comunidades estudadas. Para comparar a composição em espécies entre períodos sazonais, e entre fauna local vs. fauna regional utilizamos os índices de similaridade (Lennon *et al.* 2001) baseado em incidência (Koleff *et al.* 2003). Nós calculamos os valores de índices e as variâncias com o método bootstrap (n=200 iterações) utilizando o programa SPADe (Chao & Shen 2005). Os valores dos índices (β_{sim}) variaram de 0 (comunidades dissimilares, sem espécies compartilhadas) até 1 (comunidades idênticas; Chao *et al.* 2005, 2006) que representam, respectivamente, alta taxa de mudança na composição de espécies (alta diversidade beta) e baixa taxa de mudança na composição de espécies (baixa diversidade beta).

Para todos os artrópodes coletados foram realizadas medidas de comprimento do corpo (L) com auxílio de um microscópio estereoscópico equipado com régua milimetrada. A biomassa de cada grupo de artrópodes foi estimada através de regressões lineares convertidas da equação $W=a.L^b$, em que W= biomassa (mg), a= intercepto, b= inclinação da reta e L= comprimento total do corpo (mm). Nós desenvolvemos nossa própria equação através de regressões lineares com medidas de comprimento do corpo (L) para os grupos em que tivemos número de indivíduos suficientes (e.g., Lepidoptera e Araneae). Já para os outros grupos de artrópodes utilizamos a equação de Hódar com os parâmetros a= intercepto e b= inclinação da reta já determinados para cada grupo taxonômico (Hódar 1996).

Os dados referentes à taxa de herbivoria foram comparados usando ANCOVA, em que tratamentos (quatro níveis) e períodos sazonais (três níveis) tiveram efeito fixo. O número total de folhas da planta foi utilizado como covariável.

RESULTADOS

Comparando artrópodes sobre folhas expandidas e enroladas por lagartas

No período (agosto-setembro/2008) 62% das plantas de *C. floribundus* inspecionadas apresentavam cartuchos de Charaxinae. O número médio de artrópode nas folhas enroladas naturalmente por lagartas foi 6 vezes maior comparado as folhas expandidas, enquanto a riqueza média foi 5 vezes maior nas folhas enroladas (abundância: $F_{1,131} = 31,191$; $P < 0,001$; riqueza: $F_{1,131} = 53,013$; $P < 0,001$, Fig. 1A, B; Tabela 1). A biomassa total de artrópodes também foi maior (8 vezes) em folhas enroladas ($F_{1,131} = 26,582$; $P < 0,001$; Fig. 1C; Tabela 1). Folhas enroladas apresentaram maior abundância de guildas de predadores, herbívoros e detritívoros (predador: $F_{1,131} = 7,639$; $P = 0,006$; herbívoro: $F_{1,131} = 13,301$; $P < 0,001$, detritívoro: $F_{1,131} = 16,559$; $P < 0,001$ Fig. 1A; Tabela 1), riqueza (predador: $F_{1,131} = 12,859$; $P < 0,001$; herbívoro: $F_{1,131} = 23,796$; $P < 0,001$, detritívoro: $F_{1,131} = 24,910$; $P < 0,001$ Fig. 1B; Tabela 1), e biomassa (predador: $F_{1,131} = 12,950$; $P < 0,001$; herbívoro: $F_{1,131} = 17,051$; $P < 0,001$, detritívoro: $F_{1,131} = 7,072$; $P = 0,008$; Fig. 1C; Tabela 1) As fontes de variação: “parasita + parasitóides” e “onívoros” não foram analisadas por insuficiência de dados (gráficos apresentados no Apêndice 2). A covariável (i.e., número de folhas das plantas) afetou positivamente a riqueza total e de detritívoros (Tabela 1).

Os artrópodes encontrados nas amostragens naturais (n=393 indivíduos; biomassa total = 174,78 mg) pertencem às ordens Araneae (10,68 %), Coleoptera (4,32%), Collembola (14,24%), Diptera (0,76), Hemiptera (36,38%), Hymenoptera (3,05%), Lepidoptera (18,32%), Orthoptera (0,76%), Psocoptera (5,02%) e Thysanoptera (6,36%) (Apêndice 6).

A composição da fauna difere entre folhas enroladas e folhas expandidas de *C. floribundus* (ANOSIM, Global R = 0,068, P = 0,001). As morfoespécies Miridae sp.1 (Hemiptera), Lepidoptera sp.17, Isotomidae sp.1 (Collembola), Pseudocaecillidae sp.1 (Psocoptera), Lepidoptera sp. 11 e *Aysa gr. brevimana* (Araneae, Anyphaenidae) contribuíram um total de 50% para a dissimilaridade entre folhas expandidas e enroladas.

Efeito da modificação da arquitetura foliar sobre comunidade de artrópodes: manipulação experimental

Os artrópodes encontrados em escala local (i.e., folhas individuais) e escala regional (planta toda) nos três períodos sazonais pertencem às ordens Araneae, Blattaria, Coleoptera, Collembola, Diplopoda, Diptera, Embioptera, Hemiptera, Hymenoptera, Isopoda, Lepidoptera, Opiliones, Orthoptera, Pseudoscorpiones, Psocoptera, Thysanoptera (Apêndice 6). No interior de uma folha enrolada artificialmente encontramos um ninho de *Wasmania sp.1* (Formicidae) (com a presença da rainha) e por muitas vezes registramos casais de aranhas da família Anyphaenidae em cópula ou com ooteca.

No período pós-chuva (maio - junho 2008) a temperatura média foi de 17,8 °C ± 0,4 e a precipitação média 11,2 mm ± 6,8. Neste período foram amostrados um total de

4265 artrópodes (biomassa= 3,695 g) incluindo aqueles encontrados em escala local e regional. As proporções de cada ordem são: Araneae (13%), Blattaria, (0,32%), Coleoptera (6,79%), Collembola (13,38%), Diptera (3,18%), Hemiptera (25,08%), Hymenoptera (9,21%), Lepidoptera (6,47%), Orthoptera (0,32%), Psocoptera (17,96%) e Thysanoptera (4,17%). No período seco (agosto-outubro 2008) a temperatura média foi $19,2\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,6$ e precipitação média $10,2\text{ mm} \pm 4,1$. Neste período foram amostrados um total 9303 artrópodes (biomassa= 4,401 g) nas seguintes proporções: Araneae (7,18%), Blattaria (0,21%), Coleoptera (7,09%), Collembola (2,59%), Diptera (0,63%), Hemiptera (56,86%), Hymenoptera (5,95%), Lepidoptera (2,80%), Orthoptera (0,12%), Psocoptera (2,36%) e Thysanoptera (14,14%). Já no período chuvoso (janeiro - março 2009), a temperatura média foi de $23,9\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,4$ e a precipitação média $35,3\text{mm} \pm 10,9$ e foram coletados um total 3966 artrópodes (biomassa= 2,894 g) nas seguintes proporções: Araneae (17,87%), Blattaria (0,83%), Coleoptera (8%), Collembola (11,92%), Diplopoda (0,025%), Diptera (3,17%), Embioptera (0,025%), Hemiptera (29,32%), Hymenoptera (12,15%), Isopoda (0,05%), Lepidoptera (10,48%), Opiliones (0,025%), Orthoptera (1,28%), Pseudoscorpiones (0,07%), Psocoptera (2,49%) e Thysanoptera (2,24%).

Efeito local da engenharia do ecossistema

Nos três períodos de experimentação a abundância, riqueza e biomassa total de artrópodes diferiu entre folhas enroladas artificialmente e folhas controle (abundância: $F_{1,167} = 29,494$; $P < 0,001$; riqueza: $F_{1,167} = 155,472$; $P < 0,001$; biomassa: $F_{1,167}$ biomassa= 66,834; $P < 0,001$; Fig. 2, 3 e 4, Tabela 2); A abundância total de artrópodes de folhas enroladas experimentalmente (média das três arquiteturas) foi 3 vezes maior no período pós-chuva, 9 vezes maior no período seco e 6 vezes maior no período chuvoso quando comparados a folhas expandidas (Fig. 2). A riqueza total nas folhas manipuladas

também foi em média 3 vezes maior no período pós-chuva, 9 vezes no período seco e 5 vezes no período chuvoso que nas folhas expandidas (Fig. 3). Folhas enroladas apresentam biomassa total de artrópodes aproximadamente 5 vezes maior no período pós-chuva, 22 vezes maior no período seco e 10 vezes maior no período chuvoso, comparados a folhas controle (Fig. 4). Em geral os tipos arquiteturas de abrigos foliares não diferiram estatisticamente entre eles para essas três variáveis, mas diferem das folhas expandidas (Tabela 2).

A abundância, riqueza e biomassa das guildas de predadores, herbívoros, detritívoros e onívoros por unidade foliar também foram distintas entre folhas enroladas artificialmente e folhas expandidas (abundância: predador: $F_{1,167} = 69,010$; $P < 0,001$; herbívoro: $F_{1,167} = 25,308$; $P < 0,001$, detritívoro: $F_{1,167} = 19,455$; $P < 0,001$, onívoro $F_{1,167} = 5,428$; $P = 0,001$, Fig. 2, Tabela 2, Apêndice 3), (riqueza: predador: $F_{1,167} = 128,127$; $P < 0,001$; herbívoro: $F_{1,167} = 36,289$; $P < 0,001$, detritívoro: $F_{1,167} = 62,616$; $P < 0,001$, onívoro $F_{1,167} = 15,985$; $P < 0,001$, Fig. 3, Tabela 2, Apêndice 4) e (biomassa: predador: $F_{1,167} = 60,623$; $P < 0,001$; herbívoro: $F_{1,167} = 20,041$; $P < 0,001$, detritívoro: $F_{1,167} = 21,863$; $P < 0,001$, onívoro $F_{1,167} = 4,206$; $P = 0,006$, Fig. 4, Tabela 2, Apêndice 5). Como padrão geral os abrigos foliares de diferentes arquiteturas apresentaram maior abundância, riqueza e biomassa dentro de cada guilda quando comparados a folhas expandidas.

Períodos sazonais influenciaram a abundância, riqueza e biomassa total de artrópodes em escala local (Período: abundância: $F_{1,167} = 55,909$; $P < 0,001$; riqueza: $F_{1,167} = 5,348$; $P = 0,005$; biomassa: $F_{1,167} = 11,674$; $P < 0,001$; Fig. 2, 3 e 4, Tabela 2). O período seco destacou-se por apresentar maior abundância (3 vezes maior) e maior biomassa de artrópodes nas folhas enroladas.

A interação entre fatores “tratamento” e “período” diferiu estatisticamente para abundância, riqueza, biomassa total e das guildas predadores e herbívoros ($P < 0,010$,

Tabela 2). Já a covariável afetou positivamente a riqueza total e das guildas (parasitas + parasitóides, detritívoros e onívoros) (Tabela 2).

Efeito regional da engenharia do ecossistema

Em escala regional (i.e. planta por inteiro) a abundância, riqueza e biomassa total de artrópodes por grama também diferiu entre plantas com folhas enroladas artificialmente e plantas controle nos três períodos de experimentação (abundância: $F_{1,167} = 14,508$; $P < 0,001$; riqueza: $F_{1,167} = 56,975$; $P < 0,001$; biomassa: $F_{1,167} = 12,885$; $P < 0,001$; Fig. 2, 3 e 4, Tabela 2). A abundância total de artrópodes em plantas com folhas enroladas foi em média 2 vezes maior no período pós-chuva, 2 vezes no período seco e 5 vezes no período chuvoso que em plantas controle; A riqueza total foi em média 2 vezes maior no período pós-chuva, 3 vezes maior no período seco e 3 vezes maior no período chuvoso. Já a biomassa total de artrópodes em plantas com folhas enroladas foi em média 2 vezes maior no período seco e 4 vezes maior no período chuvoso quando comparadas a plantas controle.

A abundância, riqueza e biomassa por grama de todas as guildas analisadas diferiram entre as plantas com diferentes arquiteturas foliares (abundância: predador: $F_{1,167} = 10,823$; $P < 0,001$; herbívoro: $F_{1,167} = 8,941$; $P < 0,001$, parasita+parasitóide $F_{1,167} = 18,533$; $P < 0,001$; detritívoro: $F_{1,167} = 21,589$; $P < 0,001$, onívoro $F_{1,167} = 4,084$; $P = 0,007$, Fig. 2, Tabela 2, Apêndice 3), (riqueza: predador: $F_{1,167} = 25,100$; $P < 0,001$; herbívoro: $F_{1,167} = 29,005$; $P < 0,001$, parasita + parasitóide $F_{1,167} = 18,382$; $P < 0,001$; detritívoro: $F_{1,167} = 15,013$; $P < 0,001$, onívoro $F_{1,167} = 3,777$; $P = 0,015$, Fig. 3, Tabela 2, Apêndice 4), (biomassa: predador: $F_{1,167} = 8,594$; $P < 0,001$; herbívoro: $F_{1,167} = 8,879$; $P < 0,001$, parasita+ parasitóide $F_{1,167} = 20,732$; $P < 0,001$; detritívoro: $F_{1,167} = 10,041$; $P < 0,001$, onívoro $F_{1,167} = 3,193$; $P = 0,025$, Fig. 4, Tabela 2, Apêndice 5). As plantas com abrigos foliares manipulados apresentaram 3 vezes mais predadores nos períodos pós-chuva e 6

vezes mais no período seco (Fig. 2). Além disso, a riqueza de predadores, herbívoros e parasitas + parasitóides foi maior em plantas com abrigos nos três períodos sazonais (Fig. 3, Apêndice 4). A biomassa dos detritívoros foi 7 vezes maior em plantas com abrigos foliares no período pós-chuva. Já a biomassa dos herbívoros foi 3 vezes maior no período chuvoso, enquanto a biomassa de parasitas + parasitóides foi 13 vezes maior neste mesmo período comparado a plantas com folhas expandidas (Fig. 4, Apêndice 5).

Períodos sazonais também influenciaram em escala regional a abundância, riqueza e biomassa total de artrópodes (Período, abundância: $F_{1,167}=38,992$; $P<0,001$; riqueza: $F_{1,167}=5,793$; $P=0,003$; biomassa: $F_{1,167}=42,005$; $P<0,001$; Fig. 2, 3 e 4, Tabela 2). No período seco plantas com folhas enroladas apresentaram maior abundância (aproximadamente 2 vezes maior) e maior biomassa de artrópodes.

A interação entre fatores “tratamento” e “período” diferiu estatisticamente para abundância de predadores, herbívoros, detritívoros e onívoros (Tabela 2). Já a covariável afetou positivamente a abundância e riqueza total de artrópodes e a riqueza das guildas (predadores, herbívoros, parasitas + parasitóides e detritívoros) (Tabela 2).

Composição de morfoespécies

A composição da fauna difere entre os tratamentos em escala local e regional (Tabela 3). As morfoespécies *Pseudocaecillidae* sp.1 (Psocoptera), *Miridae* sp.1 (Hemiptera) e *Entomobryidae* sp.1 (Collembola) foram as que mais contribuíram, respectivamente, para a dissimilaridade em escala local nos períodos pós-chuva, seco e chuvoso. Em contraste, as morfoespécies *Pseudocaecillidae* sp.1 (Psocoptera), *Miridae* sp.1 (Hemiptera) e *Aulacizes conspersa* (Hemiptera) foram as que mais contribuíram, respectivamente, para a dissimilaridade regional nos períodos pós-chuva, seco e chuvoso (Tabela 3).

As comunidades locais vs. regionais apresentam alta similaridade na composição de espécies, ou seja, a comunidade de artrópodes no interior dos cartuchos é similar a comunidade da planta como um todo ($\beta_{sim} \pm SE$: Período pós-chuva= $0,801 \pm 0,021$; Período seco = $0,830 \pm 0,032$; Período chuvoso= $0,801 \pm 0,022$). A composição de espécies de artrópodes entre períodos também se demonstra similar ($\beta_{sim} \pm SE$, Comparação local: Período pós-chuva vs. Período seco= $0,550 \pm 0,020$; Período pós-chuva vs. Período chuvoso= $0,500 \pm 0,021$; Período seco vs. Período chuvoso= $0,510 \pm 0,020$; Comparação regional: Período pós-chuva vs. Período seco= $0,621 \pm 0,020$; Período pós-chuva vs. Período chuvoso= $0,601 \pm 0,022$; Período seco vs. Período chuvoso= $0,573 \pm 0,022$).

Efeito da engenharia na herbivoria foliar por mastigadores: manipulação experimental

A arquitetura, o período e a interação entre ambos os fatores não influenciaram a taxa de herbivoria das plantas (arquitetura: $F_{1,167}=1,489$, $P=0,210$; período: $F_{1,167}=2,120$, $P=0,123$ e interação entre ambos: $F_{1,167}=1,460$, $P=0,190$).

DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstram claramente o efeito indireto positivo das lagartas engenheiras dos ecossistemas como importantes amplificadores de diversidade de artrópodes sobre plantas tropicais. Esse efeito provocado por um elemento biótico facilita a ocorrência de artrópodes não apenas em folhas enroladas individuais (efeito local), mas estende-se sobre toda a planta hospedeira (efeito regional). O efeito das lagartas sobre comunidades de artrópodes variou sazonalmente, o período de seca destacou-se por apresentar maior ocorrência de artrópodes em plantas com abrigos

foliares. Embora estudos observacionais e experimentais tenham reportado que lagartas enroladoras aumentam a diversidade de artrópodes em escala local (Caroll & Kearby 1978, Lewis 1979, Larsson *et al.* 1997, Cappuccino 1993, Cappucino & Martin 1994, Martinsen 2000, Marquis & Lill 2007, Lill & Marquis 2003, 2004, 2007, Nakamura & Ohgushi 2003, Ohgushi *et al.* 2007, Ohgushi 2007, 2008) e adicionalmente podem aumentar a diversidade de herbívoros em escala regional (Lill & Marquis 2003), este é o primeiro estudo a mostrar concomitantemente o impacto das lagartas engenheiras sobre comunidades diversificadas de artrópodes, incluindo diversas guildas, em escala espacial (efeito local e regional) e temporal (diferentes períodos sazonais).

Os dados observacionais (amostragens) e experimentais corroboram com a hipótese de heterogeneidade ambiental (Lawton 1983, Halaj *et al.* 2000, Tews *et al.* 2004). Esta hipótese pressupõe que ambientes mais heterogêneos (e.g., folhas enroladas) facilitam a ocorrência de espécies, pois a complexidade estrutural está associada ao aumento da disponibilidade de nichos espaciais. No entanto, o tipo de arquitetura foliar (funil, cilindro com diferentes diâmetros) não interferiu na colonização por diferentes guildas de artrópodes, apesar de alguns trabalhos demonstrarem a arquitetura da planta como fator estruturante da abundância e composição de espécies de artrópodes associados à vegetação (e.g., Lawton 1983, Woodcock *et al.* 2007).

Ao avaliar o efeito das engenheiras em escala espacial, evidenciamos que a composição de artrópodes presentes nos abrigos (local), não varia com relação à composição de artrópodes (80% de similaridade local vs. regional em todos os períodos estudados). Uma hipótese para explicar a extensão do efeito dos engenheiros em escala regional seria que os artrópodes são atraídos primeiramente pelos abrigos (i.e, folhas modificadas) presentes nas plantas e quando estes abrigos estão densamente povoados esses artrópodes seriam forçados a colonizar outras regiões da planta que não sofreram

o efeito da engenharia. Os autores Marquis & Lill (2007) sugerem essa hipótese para a extensão da diversidade de guildas de herbívoros (i.e, outras lagartas de Lepidoptera) na planta hospedeira. Uma hipótese alternativa seria simplesmente o fato de esses artrópodes saírem do abrigo para forragear na planta hospedeira e retornarem posteriormente para as folhas enroladas.

Evidenciamos que as folhas enroladas favoreceram a ocorrência de diversas guildas (i.e, predadores, herbívoros, detritívoros, onívoros). De maneira geral, folhas arquiteturalmente modificadas diferiram menos entre si com relação à abundância, riqueza e biomassa total, mas diferem quando comparados a folhas expandidas. Assim, a procura pela presença de refúgios foliares pode ser um fator mais fortemente explorado por estes organismos do que especificamente ao tipo arquitetural deste refúgio. Esses refúgios podem oferecer vários benefícios aos seus ocupantes, muitas vezes servindo de ninhos, locais de forrageio e acasalamento para muitas espécies de artrópodes (Nakamura & Ohgushi 2003), como observado nos experimentos. Nos experimentos, evidenciamos também a colonização secundária em folhas enroladas por outras lagartas de lepidóptera da mesma espécie das enroladoras. Fukui (2001) sugere que esses abrigos foliares podem também favorecer outras lagartas de lepidópteras co-específicas da construtora primária. Provavelmente essas lagartas ao ocuparem cartuchos foliares pré-existentes sem ter o custo energético de construir seu próprio abrigo, podem permanecer menos tempo expostas à predação. Assim, há um benefício individual por não ter que investir na construção do abrigo reduzindo o custo energético considerado alto fisiologicamente, uma vez que a seda usada pelas lagartas para enrolar as folhas são secretadas várias vezes para não se degradarem com o tempo e existe uma manutenção regular da construção do abrigo (Ruggiero & Merchant 1986, Fitzgerald *et. al* 1991). Além disso, folhas enroladas podem ser um ótimo recurso alimentício para

lagartas secundárias uma vez que apresentam menos compostos fenólicos e menor rigidez quando comparadas a folhas expandidas (Lewis 1979, Fukui *et al.* 2002).

Embora não houve diferença na composição de fauna em escala temporal, ou seja, entre períodos sazonais (mais de 50 % de similaridade), nós evidenciamos o efeito da sazonalidade na abundância de artrópodes em escala local e regional. No período seco essas plantas apresentaram acentuadamente maior abundância e biomassa de artrópodes comparados aos outros períodos. Em contraste, em um estudo na mesma área Romero e Vasconcellos-Neto (2003) demonstraram uma redução na abundância de artrópodes associados à vegetação no período seco. Adicionalmente os estudos de Wolda (1978 e 1988) em florestas tropicais também evidenciaram redução de abundância e biomassa de insetos no período seco. Wolda (1988) questiona o destino dos artrópodes em condições extremas (seca) nestas florestas. Nosso trabalho indica que os artrópodes procuram abrigos foliares ou refúgios no período seco. Os abrigos foliares atuam como protetores contra dessecação (Fukui 2001), atraindo os artrópodes principalmente nos períodos de pluviosidade mais escassa. Estudos reportam que os insetos geralmente sofrem alta mortalidade nos estágios imaturos de vida e fatores como desidratação pode afetar a dinâmica populacional (Cornell & Hawkins 1995). Desse modo, cartuchos foliares podem funcionar como refúgios favoráveis, uma vez que a umidade no interior dos cartuchos é maior que na superfície da folha (Larsson *et. al* 1997).

Nossa hipótese inicial era que a presença de cartuchos foliares atrairia predadores e, conseqüentemente, por efeito indireto, haveria uma redução na taxa de herbivoria da planta, como reportado em outros trabalhos (Nakamura & Ohgushi 2003, Ohgushi *et al.* 2007, Crutsinger & Sanders 2005). No entanto, não confirmamos esta predição em nosso trabalho. As amostragens de folhas enroladas por lagartas

demonstram que abrigos foliares em *C. floribundus* atraem maior número de herbívoros comparados às outras guildas, ao passo que nas manipulações experimentais o número de herbívoros é maior ou equivalente ao número de predadores. Assim, os predadores provavelmente não são capazes de reduzir expressivamente a abundância de suas presas (i.e., herbívoros) e, desse modo, não possuem efeito aparente sobre a taxa de herbivoria na planta. Fukui (2001) reporta que quando os abrigos foliares atraem mais herbívoros, esse efeito pode refletir indiretamente em um aumento da diversidade desta guilda na planta podendo ou não levar a um aumento na taxa de herbivoria.

Nosso estudo reporta, de maneira inédita, a extensão do efeito das lagartas engenheiras como amplificadores de diversidade de diversas guildas em escala regional. Segundo Jones *et al.* (1994) e Hastings *et al.* (2007) o impacto da interação biótica do engenheiro ecológico depende da escala espacial e temporal de suas ações e esses fatores quando combinados podem expressar um efeito ecológico de grande magnitude. Além disso, fatores como tempo de atividade do engenheiro, densidade populacional, distribuição espacial e número de espécies afetadas com as modificações determinam a importância deste elemento na natureza (Hastings *et al.* 2007). O efeito das lagartas engenheiras reportado aqui pode ser considerado um efeito de grande importância ecológica, pois atende a todos os pressupostos citados; trata-se de um efeito de ampla escala espacial (local e regional). Adicionalmente os abrigos foliares abandonados pela lagarta construtora são comuns em florestas naturais (Cappuccino & Martin 1994), ou seja, possuem grande distribuição espacial e podem exceder sua permanência até por mais de um ano na natureza (ampla escala temporal), influenciando indiretamente a comunidade de espécies co-específicas e heteroespecíficas (varias espécies afetadas por longos períodos).

As espécies de lagartas de borboletas e mariposas construtoras de abrigos foliares representam grande parte da fauna de Lepidoptera em florestas. Os autores Diniz & Moraes (1997) demonstraram que 65% de lagartas amostradas em regiões de cerrado do Brasil são lagartas enroladoras de folhas, enquanto 60% das lagartas em florestas secas da Costa Rica são construtoras de abrigos (Janzen 1988). No entanto, embora seja reportado que a incidência de abrigos foliares é consideravelmente maior nos trópicos do que em regiões temperadas (Dyer *et al.* 2007); Este é o primeiro estudo experimental a demonstrar o efeito de lagartas engenheiras na comunidade de artrópodes em escala local e regional em florestas tropicais.

A estrutura de comunidades dos artrópodes em plantas é afetada indiretamente por lagartas enroladoras de folhas que podem ser consideradas engenheiras dos ecossistemas. E uma vez que essas lagartas são organismos ubíquos facilitadores de ocorrência de novas espécies, elas podem ser consideradas elementos fundamentais na estruturação de comunidades de artrópodes sobre plantas na região Neotropical.

LITERATURA CITADA

- Badano, E. I., Marquet, P. A. & Cavieres, L. A. 2010. Predicting effects of ecosystem engineering on species richness along primary productivity gradients. *Acta Oecologica* 36: 46-54.
- Berenbaum 1999. Shelter-making caterpillars: Rolling their own. *Wings* 22:7–10.
- Borror, D. J., DeLong, D. M. & Triplehorn, C. A. 1976. An Introduction to the study of insects, 4th edition (Holt, Rinehart & Winston) New York.
- Brown, K. S. 1992. Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. In Morellato, L. P. C. (Org) p. 142-186. *História Natural da Serra do Japi*. Editora Unicamp/ FAPESP Campinas Brasil.

- Bruno, J. F. & Bertness, M. D. 2001. Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. In: Marine Community Ecology (eds Bertness, M., Gaines, S. & Hay, M.). Sinauer Associates Inc Sunderland, MA, p. 201–218.
- Cappuccino, N. 1993. Mutual use of leaves-shelter by lepidopteran larvae on paper birch. *Ecological Entomology* 22: 121-123.
- Cappuccino, N. & Martin, M. 1994. Estimating early-season leaf-tiers of paper birch reduce abundance of mid-summer species. *Ecological Entomology* 19: 399-401.
- Caraco, N., Cole, J., Findlay, S. & Wigand, C. 2006. Vascular plants as engineers of oxygen in aquatic systems. *BioScience* 56: 219-225
- Carroll, M. R & Kearby, W. H. 1978. Microlepidopterous oak leaftiers (Lepidoptera: Gelechioidea) in central Missouri. *Journal of the Kansas Entomological Society* 51: 457–471.
- Chao, A. & Shen, T. J. 2005. Program SPADE (Species Prediction And Diversity Estimation). Program and User's Guide at the website. Available at <http://chao.stat.nthu.edu.tw>.
- Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K. & Shen, T. J. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecological Letters* 8: 148 – 159.
- Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K. & Shen, T. J. 2006. Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics* 62: 361 – 371.
- CIIAGRO 2010. Centro integrado de informações agrometeorologias disponível em (<http://www.ciiagro.sp.gov.br/> consultado em 30/Jan/2010).

- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. 1994. Change in marine communities – An approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, UK. p. 144.
- Cornell, H. V. & Hawkins B. A. 1995. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends. *American Naturalist* 145:563-593.
- Crain, C. M. & Bertness, M. D. 2006. Ecosystem engineering across environmental gradients: implications for conservation and management. *BioScience* 56: 211–218.
- Crutsinger, G. M., & Sanders, N. 2005. Aphid-tending ants affect secondary users in leaf shelters and rates of herbivory on *Salix hookeriana* in a coastal dune habitat. *The American Midland Naturalist* 154: 296-30
- Crutsinger, G. M., Collins, M. D., Fordyce, J. A., Gompert, Z., Nice, C. C., & Sanders, N. J. 2006. Plant genotypic diversity predicts community structure and governs an ecosystem process. *Science* 313: 966-968.
- Diniz, I. R. & Morais, H. C. 1997. Lepidopteran caterpillar fauna of cerrado host plants. *Biodiversity and Conservation* 6: 817–836.
- Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill, J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., Greeney H. F., Wagner, D. L., Morais, H. C. Diniz, I.R., Kursar, T. A. & Coley, P. D. 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*: 448: 696-699.
- Fitzgerald, T. D., Clark, K.L., Vanderpool R. & Phillip, C. 1991. Leaf shelter-building caterpillars harness forces generated by axial retraction of stretched and wetted silk. *Journal of Insect Behaviour* 4: 21-32.

- Fukui, A. 2001. Indirect interactions mediated by leaf shelter in animal-plant communities. *Population Ecology* 43: 31-40.
- Fukui, A., Murakami, M., Konno, K., Nakamura, M. & Ohgushi, T. 2002. A leaf rolling caterpillar improves leaf quality. *Entomological Science* 5 (3):263-266.
- Gutiérrez, J. L. & Jones, C. G. 2006. Physical ecosystem engineers as agents of biogeochemical heterogeneity. *BioScience* 56: 227–236.
- Gutiérrez, J. L. & Jones, C. G. 2008. Ecosystem Engineers. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chi Chester. P.1-6
- Gutiérrez, J. L., Jones, C. G., Strayer, D. L. & Iribarne, O. O. 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101: 79–90.
- Halaj, J., Ross, D. W. & Moldenke, A. R. 2000. Importance of habitat structure to the arthropod food web in Douglas-fir canopies. *Oikos* 90: 139-152
- Hastings, A., Byers, J. E., Crooks, J. A., Cuddington, K., Jones, C. G., Lambrinos, J. G., Talley T. S. & Wilson, W. G. 2007. Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters* 10: 153-164.
- Henson, W. R. 1958. The effects of radiation on the habitat temperatures of some popular-inhabiting insects. *Canadian Journal of Zoology* 36:463–478
- Hódar, J. A. 1996. The use of regression equations for estimation of arthropod biomass in ecological studies. *Acta Oecologica* 17: 421-433.
- Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*: 54 (2): 187-211.
- Janzen, D. H. 1988. Ecological characterization of a Costa Rican dry forest caterpillar fauna. *Biotropica* 20: 120–135.

- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- Jones, C. G., Gutiérrez, J. L., Groffman, P. M. & Shachak, M. 2006. Linking ecosystem engineers to soil processes: A framework using the Jenny State Factor Equation. *European Journal of Soil Biology* 42: 39-53
- Jones, C. G. & Gutiérrez, J. L. 2007. On the meaning, usage and purpose of the ecosystem engineering concept. In: Cuddington K, Byers JE, Wilson WG and Hastings A. (eds) *Ecosystem Engineers: Plants to Protists*, pp. 3-24. New York: Academic Press.
- Kagata, H & Ohgushi T. 2004. Leaf miner as a physical ecosystem engineer: secondary use of vacant leaf-mines by other arthropods. *Annals of the Entomological Society of America*. 97: 923-7.
- Koleff, P., Gaston, K. J. & Lennon, J. J. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.
- Larsson, S., Häggström H. E. & Denno, R. F. 1997. Preference for protected feeding site by larvae of the willow-feeding leaf beetle *Galerucella lineola*. *Ecological Entomology* 22: 445-452.
- Lawton, J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 23 - 29
- Leitão-Filho, H. L. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. In *História natural da Serra do Japi* (L.P.C. Morelato, ed.). Editora da UNICAMP, Campinas, p. 40-62.

- Lennon, J. J., Koleff, P., Greenwood, J. J. D. & Gaston, K. J. 2001. The geographical structure of British bird distributions: Diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* 70: 966–979.
- Lewis A. C 1979. Feeding preference for diseased and wilted sunflower in the grasshopper, *Melanoplus differentialis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 26:202–207
- Lill, J. T. & Marquis, R. J. 2003. Ecosystem engineering by caterpillars increases insect herbivore diversity on white oak. *Journal of the Lepidopterists` Society* 84: 682-690.
- Lill, J. T. & Marquis, R. J. 2004. Leaf ties colonization sites for forest arthropods: an experimental study. *Ecological Entomology* 29: 300-308.
- Lill, J. T. & Marquis, R. J. 2007. Microhabitat manipulation: ecosystem engineering by shelter-building insects. In: Cuddington, K. M. D., Byers, J. E., A. Hastings, and W. G. Wilson, (eds.), *Ecosystem Engineers: Concepts, Theory, and Applications in Ecology*, Elsevier. p. 107-138
- Marquis, R. J. & Lill, J. T. 2007. Effects of herbivores as physical ecosystem engineers on plant-based trophic interaction webs. In: Ohgushi, T., Craig, T. & Price, P. W. (eds.), *Ecological Communities: Plant Mediation in Indirect Interaction Webs*, Cambridge University Press. p. 246-274.
- Martinsen, G. D., Floate, K. D., Waltz, A. M., Wimp, G. M. & Whitham, T. G. 2000. Positive interactions between leafrollers and other arthropods enhance biodiversity on hybrid cottonwoods. *Oecologia* 123: 82-89.
- Muyshondt, A. 1975, Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. VI. *Anaea* (Memphis) *phitiusa* (Nymphalidae). *Journal of Lepidopterists` Society* 29: 168-176.

- Nakamura, M. & Ohgushi, T. 2003. Positive e negative effects of leaf shelters on herbivorous insects: linking multiple herbivores on a willow. *Oecologia* 136: 445-449.
- Ohgushi, T. 2008. Herbivore induced indirect interaction webs on terrestrial plants: the importance of non-trophic, indirect, and facilitative interactions. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 128: 217-229.
- Ohgushi, T., Craig, T. P. & Price, P. W. 2007. Indirect interaction webs propagated by herbivore-induced changes in plant traits. In *Ecological Communities: Plant Mediation in Indirect Interaction Webs* (ed. by T. Ohgushi, T. P. Craig & P. W. Price). Cambridge University Press, Cambridge, UK. p. 379– 410.
- Ohgushi, T. 2007. Non-trophic, indirect interaction webs of herbivorous insects. In *Ecological Communities: Plant Mediation in Indirect Interaction Webs* (ed. by T. Ohgushi, T. P. Craig & P. W. Price), Cambridge University Press, Cambridge, UK. p. 221–245
- Pinto, H. S., 1992. Clima na Serra do Japi. In *História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma Área Florestal no Sudeste do Brasil* (L.P.C. Morellato, org.). Editora da Unicamp, Campinas, p. 30-38.
- Queiroz, J. M. 2002. Host plant use among closely related *Anaea* butterfly species (Lepidoptera, Nymphalidae, Charaxinae). *Brazilian Journal of Biology* 62 (4): 657-663.
- Quinn, G. P. & Keough, M. J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Romero, G. Q. & Vasconcellos-Neto, J. 2003. Natural history of *Misumenops argenteus* (Thomisidae): seasonality and diet on *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae). *The Journal of Arachnology* 31: 297-304.

- Ruggiero, M. A. & Merchant H. C. 1986. Estimated energy budget for a population of eastern tent caterpillars (Lepidoptera: Lasiocampidae) in Maryland. *Environmental Entomology* 15: 795-799
- Santoro, E. & Machado, D. L. 1992. Elementos geológicos da Serra do Japi. In *História natural da Serra do Japi* (L.P.C. Morelato, ed.). Editora da UNICAMP, Campinas, p. 24-29.
- Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *Bioscience* 51: 235-246.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M. & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79–92.
- Wagner, M. R. & Raffa, K. F. 1993. *Sawfly Life History Adaptations to Woody Plants*. New York: Academic Press.
- Wolda, K. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Tropical Ecology* 47:369-381.
- Wolda, K. 1988. Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:1-18.
- Woodcock, B. A., Potts, S. G., Westbury, D. B., Ramsay, A. J., Lambert, M., Harris, S. J. & Brown, V. K. 2007. The importance of sward architectural complexity in structuring predatory and phytophagous invertebrate assemblages. *Ecological Entomology* 32: 302-311.
- Wright, J. P. & Jones, C. G. 2004. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. *Ecology* 85: 2071–2081.

Zar, J. H. 1996. Biostatistical Analysis. 3rd ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

Tabela 1. Análises de covariância (ANCOVA) comparando riqueza, abundância e biomassa de artrópodes total e de diferentes guildas sobre folhas expandidas e no interior de folhas de *Croton floribundus* enroladas naturalmente por larvas de Charaxinae. O número de folhas foi usado como covariável.

Fonte de variação	Abundância			Riqueza			Biomassa		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Total									
Tratamento	1	31,191	<0,001	1	53,013	<0,001	1	24,582	<0,001
Covariável	1	0,122	0,720	1	5,813	0,017	1	1,624	0,204
Erro	131			131			131		
Predadores									
Tratamento	1	7,639	0,006	1	12,859	<0,001	1	12,950	<0,001
Covariável	1	0,247	0,619	1	2,051	0,154	1	3,729	0,061
Erro	131			131			131		
Herbívoros									
Tratamento	1	13,301	<0,001	1	23,796	<0,001	1	17,051	<0,001
Covariável	1	0,040	0,841	1	1,649	0,201	1	0,405	0,525
Erro	131			131			131		
Detritívoros									
Tratamento	1	16,559	<0,001	1	24,910	<0,001	1	7,072	0,008
Covariável	1	1,615	0,206	1	4,549	0,034	1	0,051	0,941
Erro	131			131			131		

Tabela 2. Análises de covariância nas manipulações experimentais (ANCOVAs) examinando o efeito local e regional (tratamento; 4 níveis) e períodos sazonais (3 níveis) sobre riqueza, abundância e biomassa de artrópodes. O número de folhas da planta foi utilizado como covariável.

Fonte de variação	Escala local						Escala regional					
	Abundancia		Riqueza		Biomassa		Abundancia		Riqueza		Biomassa	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Total												
Tratamento (T)	29,494	<0,001	155,472	<0,001	66,834	<0,001	14,508	<0,001	56,975	<0,001	12,885	<0,001
Período(P)	55,909	<0,001	5,348	0,005	11,674	<0,001	38,992	<0,001	5,793	0,003	42,005	<0,001
T x P	5,509	<0,001	3,302	0,004	3,011	0,008	1,945	0,076	0,677	0,667	2,077	0,051
Covariável	1,134	0,288	4,535	0,034	1,362	0,244	5,993	0,015	84,090	<0,001	0,982	0,322
Predadores												
Tratamento (T)	69,010	<0,001	128,127	<0,001	60,623	<0,001	10,823	<0,001	25,100	<0,001	8,594	<0,001
Período(P)	72,887	<0,001	9,985	<0,001	9,373	<0,001	5,645	0,004	6,511	0,001	0,100	0,904
T x P	6,754	<0,001	3,999	<0,001	2,668	0,016	1,880	0,008	1,838	0,094	1,449	0,198
Covariável	1,898	0,171	5,785	0,017	0,833	0,367	4,955	0,027	30,825	<0,001	<0,001	0,992
Herbívoros												
Tratamento (T)	25,308	<0,001	36,289	<0,001	20,041	<0,001	8,941	<0,001	29,005	<0,001	8,879	<0,001
Período(P)	89,023	<0,001	9,405	<0,001	9,625	<0,001	46,569	<0,001	6,074	0,002	28,108	<0,001
T x P	8,501	<0,001	3,858	0,001	4,899	<0,001	2,160	0,049	0,845	0,536	1,487	0,185
Covariável	1,050	0,306	0,044	0,832	1,330	0,250	1,487	0,224	54,756	<0,001	1,012	0,315
Parasitas+Parasitóides												
Tratamento (T)	2,399	0,069	1,892	0,132	0,609	0,609	18,533	<0,001	18,382	<0,001	20,732	<0,001
Período(P)	16,305	<0,001	18,080	<0,001	0,703	0,496	1,450	0,237	0,045	0,955	1,593	0,206
T x P	1,975	0,071	1,098	0,365	1,840	0,094	0,797	0,574	0,898	0,497	0,958	0,454
Covariável	2,134	0,146	7,952	0,005	4,403	0,037	7,640	0,006	23,787	<0,001	3,601	0,059
Detritívoros												
Tratamento (T)	19,455	<0,001	62,616	<0,001	21,863	<0,001	21,589	<0,001	15,013	<0,001	10,041	<0,001
Período(P)	2,233	0,110	2,450	0,089	8,514	<0,001	19,292	<0,001	5,489	0,004	12,240	<0,001
T x P	1,690	0,126	2,127	0,052	2,151	0,051	3,267	0,004	2,259	0,040	1,071	0,381
Covariável	2,861	0,092	9,715	0,002	1,401	0,238	0,069	0,791	27,826	<0,001	1,343	0,248
Onívoros												
Tratamento (T)	5,428	0,001	15,985	<0,001	4,206	0,006	4,084	0,007	3,777	0,015	3,193	0,025
Período(P)	6,875	0,001	11,552	<0,001	1,532	0,219	1,940	0,146	2,220	0,111	2,766	0,065
T x P	0,704	0,646	2,523	0,023	1,635	0,140	2,242	0,041	1,625	0,143	1,292	0,263
Covariável	3,368	0,068	4,493	0,035	0,113	0,737	0,023	0,878	1,117	0,291	6,227	0,013

Tabela 3. Análise de similaridade (ANOSIM) e percentual de similaridade (SIMPER) comparando a dissimilaridade de morfoespécies de artrópodes em escala local e regional nos períodos: pós-chuva, seco e chuvoso. O valor de R Global mostra a significância da dissimilaridade geral e pareada e o SIMPER mostra o percentual das morfoespécies que mais contribuem (%) para a dissimilaridade dos grupos.

ANOSIM		Comparação pareada		SIMPER		
Escala local - Pós-chuva						
Global R	P		R	P	Morfoespécie	Contrib.
0,059	0,002	F. expandida x cilindro 0,5	0,052	0,058	Pseudocaecillidae sp.1	10,71%
		F. expandida x cilindro 1,5	0,141	0,003	Pseudocaecillidae sp.1	12,84%
		F. expandida x funil	0,067	0,027	Pseudocaecillidae sp.1	12,77%
		cilindro 0,5 x cilindro 1,5.	0,085	0,010	Isotomidae sp.1	9,78%
		cilindro 0,5 x Funil	0	0,420	Pseudocaecillidae sp.1	9,17%
		cilindro 1,5 x Funil	-0,001	0,425	Entomobryidae sp.1	10,89%
Escala local – Seco						
Global R	P		R	P	Morfoespécie	Contrib.
0,161	0,001	F. expandida x cilindro 0,5	0,289	0,001	Miridae sp.1	37,86%
		F. expandida x cilindro 1,5	0,302	0,001	Miridae sp.1	33,65%
		F. expandida x Funil	0,293	0,001	Miridae sp.1	30,84%
		cilindro 0,5 x cilindro 1,5.	0,014	0,258	Miridae sp.1	29,62%
		cilindro 0,5 x Funil	0,014	0,258	Miridae sp.1	26,93%
		cilindro 1,5 x Funil	-0,026	0,748	Miridae sp.1	24,81%
Escala local– Chuvoso						
Global R	P		R	P	Morfoespécie	Contrib.
0,192	0,001	F. expandida x cilindro 0,5	0,314	0,001	Entomobryidae sp.1	17,10%
		F. expandida x cilindro 1,5	0,334	0,001	Entomobryidae sp.1	19,98%
		F. expandida x Funil	0,201	0,001	Entomobryidae sp.1	8,03%
		cilindro 0,5 x cilindro 1,5.	-0,023	0,720	Isotomidae sp.1	12,09%
		cilindro 0,5 x Funil	0,083	0,021	Entomobryidae sp.1	10,25%
		cilindro 1,5 x Funil	0,152	0,007	Entomobryidae sp.1	11,22%
Escala regional- Pós chuva						
Global R	P		R	P	Morfoespécie	Contrib.
0,079	0,001	F. expandida x cilindro 0,5	0,055	0,056	Pseudocaecillidae sp.1	12,42%
		F. expandida x cilindro 1,5	0,107	0,010	Pseudocaecillidae sp.1	11,96%
		F. expandida x funil	0,078	0,030	Pseudocaecillidae sp.1	9,93%
		cilindro 0,5 x cilindro 1,5.	0,088	0,013	Pseudocaecillidae sp.1	13,81%
		cilindro 0,5 x funil	0,045	0,094	Pseudocaecillidae sp.1	11,58%
		cilindro 1,5 x funil	0,121	0,008	Pseudocaecillidae sp.1	10,29%
Escala regional- Seco						
Global R	P		R	P	Morfoespécie	Contrib.
0,158	0,001	F. expandida x cilindro 0,5	0,334	0,001	Miridae sp.1	29,62%
		F. expandida x cilindro 1,5	0,226	0,003	Miridae sp.1	16,41%
		F. expandida x funil	0,161	0,003	Miridae sp.1	16,29%
		cilindro 0,5 x cilindro 1,5.	0,116	0,014	Miridae sp.1	26,95%

Cont.

		cilindro 0,5 x funil	0,075	0,033	Miridae sp.1	24,75%
		cilindro 1,5 x funil	-0,032	0,854	Miridae sp.1	15,09%
Escala regional –Chuvoso						
Global R	P		R	P	Morfoespécie	Contrib.
0,141	0,001	F. expandida x cilindro 0,5	0,220	0,001	<i>Aulacizes conspersa</i>	4,8%
		F. expandida x cilindro 1,5	0,146	0,003	<i>Aleyrodidae sp.1</i>	4,76%
		F. expandida x funil	0,121	0,006	<i>Patrera sp.1</i>	5,86%
		cilindro 0,5 x cilindro 1,5.	0,016	0,370	Miridae sp.1	4,46%
		cilindro 0,5 x funil	0,053	0,140	<i>Patrera sp.1</i>	5,24%
		cilindro 1,5 x funil	0,139	0,009	Saturniidae sp.2	7,39%

Legenda das figuras

Fig. 1. Média da A) abundância, B) riqueza e C) biomassa total e das guildas de predadores, herbívoros e detritívoros nas folhas expandidas e no interior das folhas de *Croton floribundus* enroladas por larvas de Charaxinae. Barras de erros representam ± 1 Erro Padrão (* representa diferença estatística $P < 0.05$; ANCOVA).

Fig.2. Média da abundância total e de guildas de artrópodes (predadores, herbívoros, detritívoros) em escala local e escala regional nos períodos A) pós-chuva, B) seco e C) chuvoso. Barras de erro representam ± 1 Erro Padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas ($P < 0.05$; ANCOVA/ Fisher's LSD teste post hoc; $\alpha = 0,05$).

Fig. 3. Média da riqueza total e de guildas de artrópodes (predadores, herbívoros, detritívoros) em escala local e escala regional nos períodos A) pós-chuva, B) seco e C) chuvoso. Barras de erro representam ± 1 Erro Padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas ($P < 0.05$; ANCOVA/ Fisher's LSD teste post hoc; $\alpha = 0,05$).

Fig. 4. Média da biomassa total e de guildas de artrópodes (predadores, herbívoros, detritívoros) em escala local e escala regional nos períodos A) pós-chuva, B) seco e C) chuvoso. Barras de erro representam ± 1 Erro Padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas ($P < 0.05$; ANCOVA/ Fisher's LSD teste post hoc; $\alpha = 0,05$).

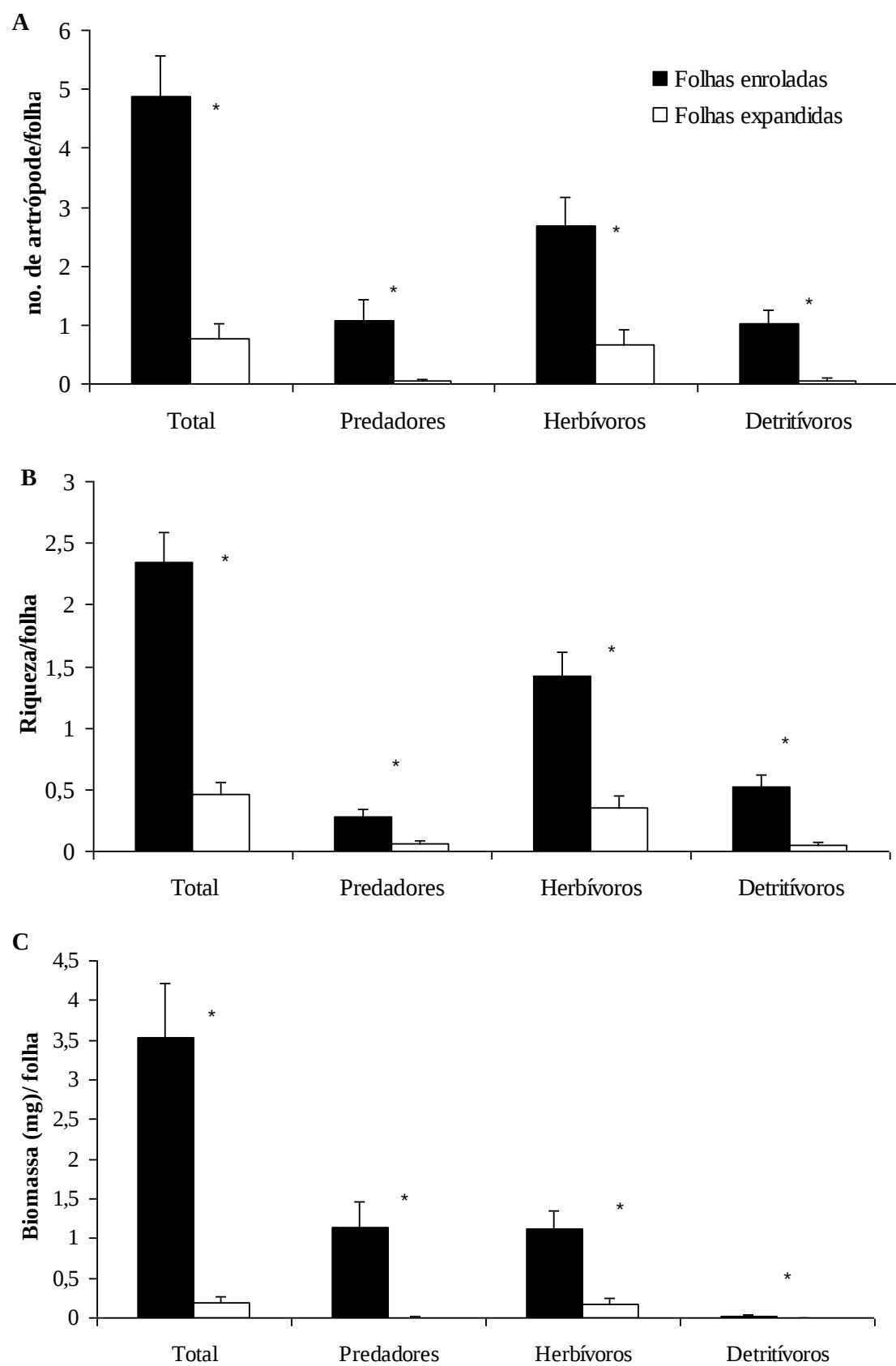


Fig. 1.

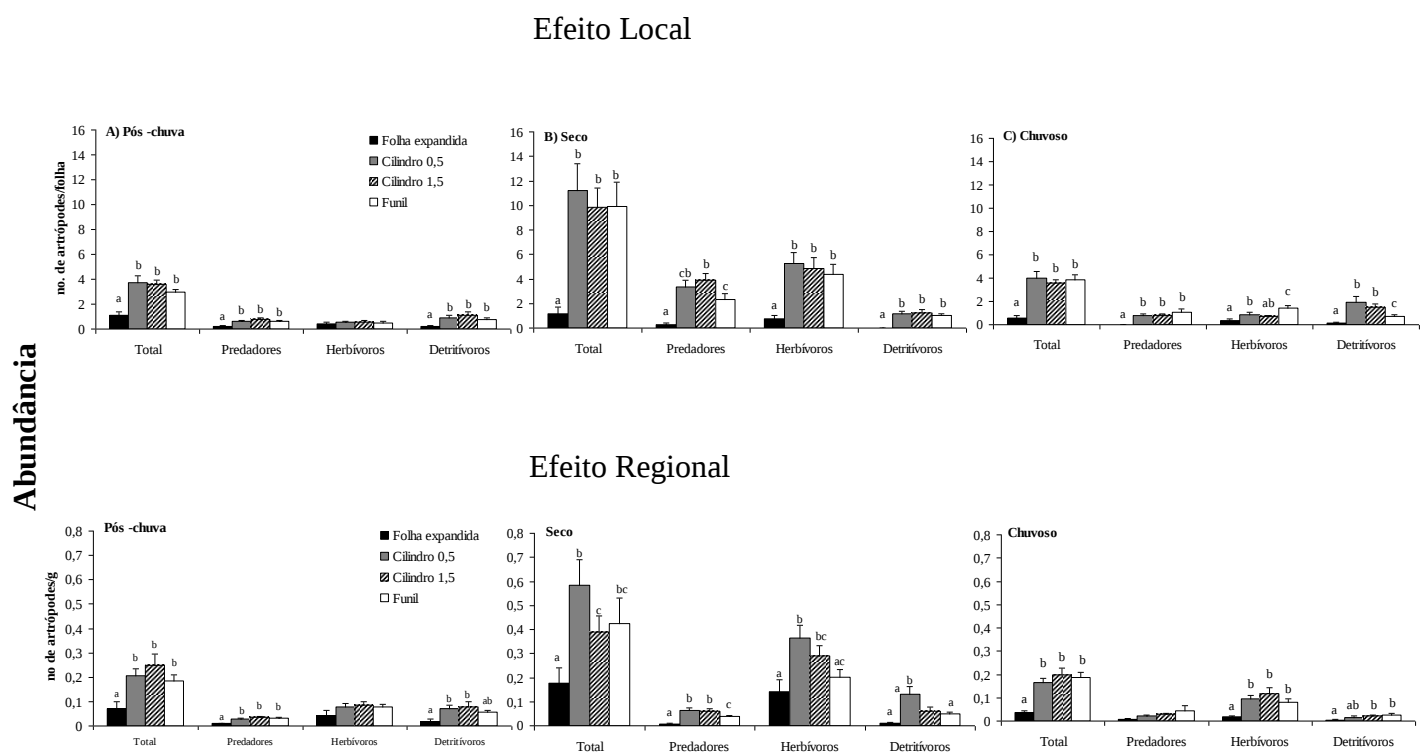
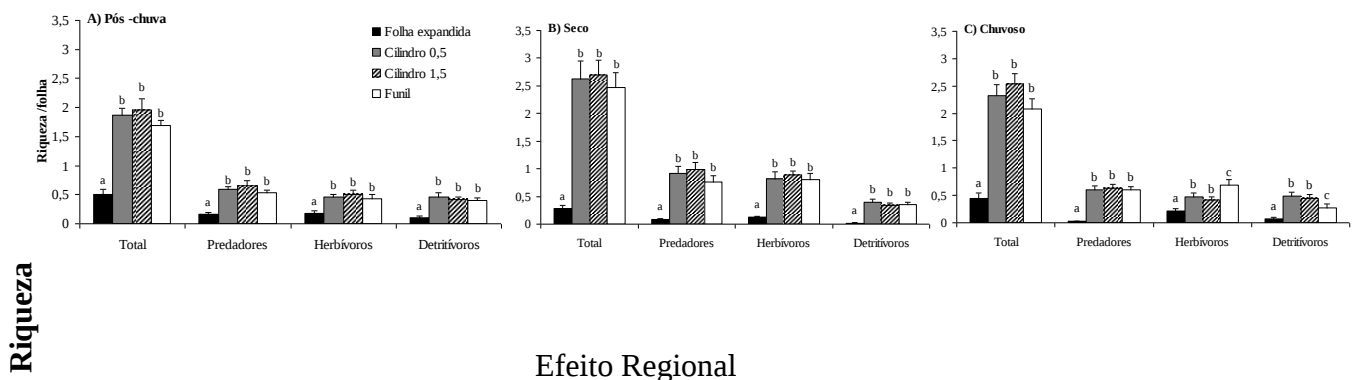


Fig. 2.

Efeito Local



Efeito Regional

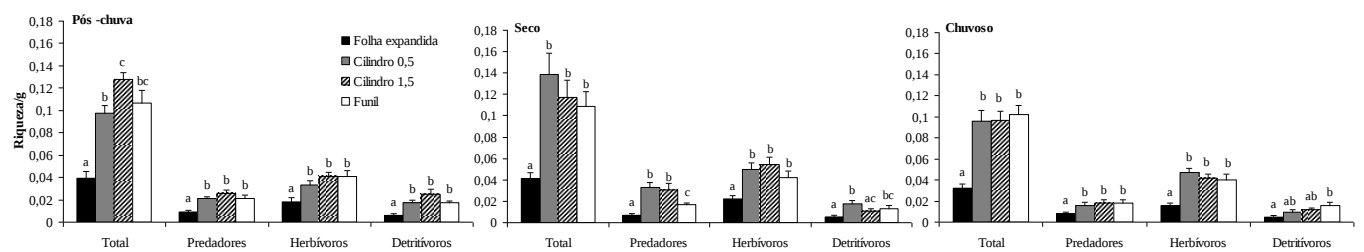
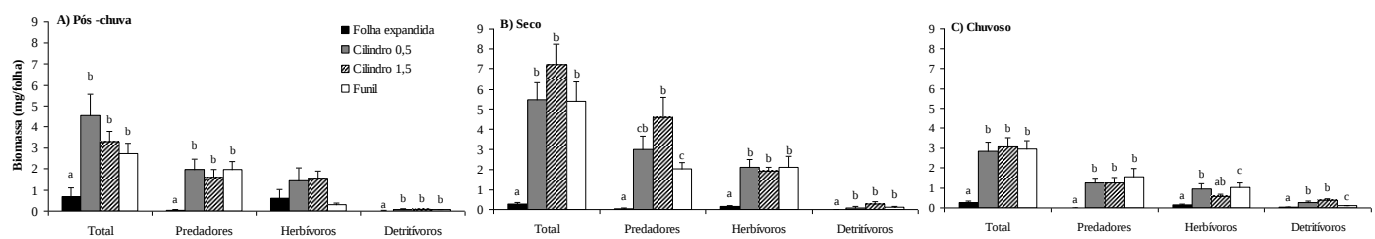


Fig. 3.

Efeito Local



Biomassa

Efeito Regional

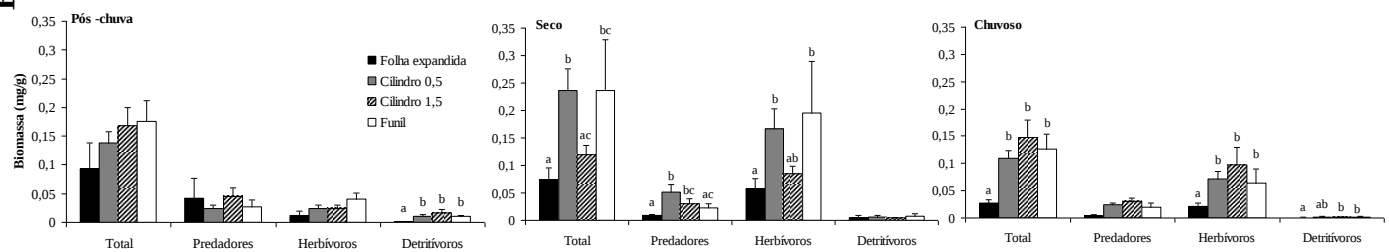


Fig. 4.

SÍNTESE

Em nosso trabalho nós amostramos artrópodes sobre folhas expandidas e enroladas por lagartas e manipulamos artificialmente folhas com diferentes arquiteturas em três períodos sazonais para examinar os efeitos das lagartas engenheiras físicas sobre abundância e diversidade de artrópodes colonizadores de tais abrigos foliares em uma floresta tropical. Além disso, avaliamos a extensão do impacto destes enroladores sobre faunas que ocorrem sobre *C. floribundus* como um todo, bem como a taxa de herbivoria. Nossos principais resultados indicam que:

1) Lagartas engenheiras dos ecossistemas ampliam a diversidade total de artrópodes e de diversas guildas (i.e, predadores, herbívoros, detritívoros, parasitas e onívoros) sobre plantas tropicais em escala local e regional

2) O tipo arquitetural dos abrigos foliares modificados (funil, cilindro com diferentes diâmetros) não interfere na colonização por diversas guildas de artrópodes

3) O efeito das lagartas sobre comunidades de artrópodes varia sazonalmente, a ocorrência de artrópodes em plantas com abrigos foliares é fortemente favorecida em períodos de seca

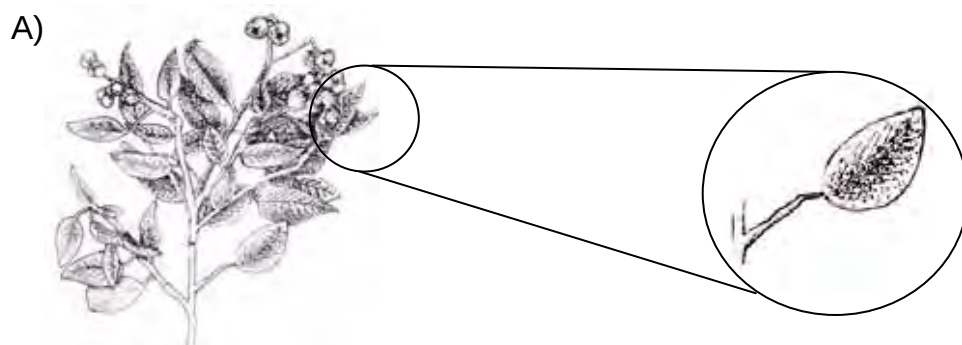
4) Abrigos foliares não atraem preferencialmente apenas guildas de predadores que poderiam reduzir a herbivoria da planta, assim plantas com abrigos foliares não têm menor taxa de herbivoria foliar.

Concluimos de maneira geral que:

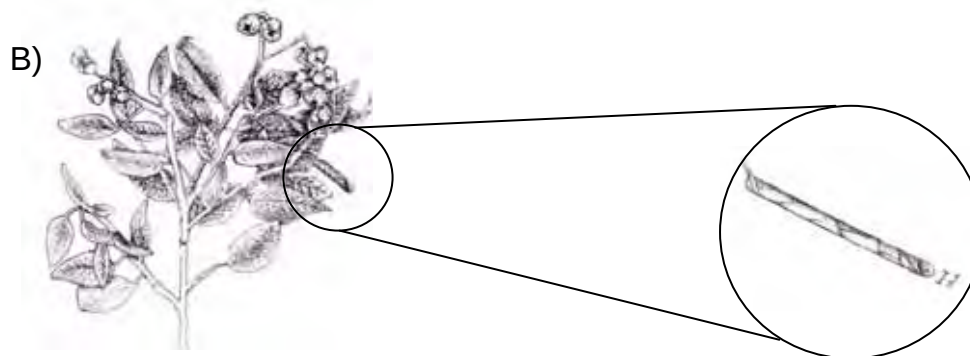
- Lagartas enroladoras de folhas podem ser consideradas engenheiros dos ecossistemas já que afetam indiretamente estrutura de comunidades dos artrópodes em plantas.

- O efeito das lagartas engenheiras favorece a comunidades de artrópodes em todos os períodos sazonais, mas seus efeitos são fortemente acentuados nos períodos de seca em regiões tropicais.
- Esse estudo é o primeiro a examinar a extensão do efeito das lagartas engenheiras como amplificadores de diversidade (incluindo diversas guildas) não apenas em escala local, mas sobre toda a comunidade de artrópodes da planta hospedeira (efeito regional).
- Lagartas de Lepidoptera enroladoras de folhas são ubíquos facilitadores de ocorrência de novas espécies, e seus efeitos demonstrados neste trabalho podem ser mais comuns do que previamente se supunha podendo ser consideradas elementos fundamentais na estruturação de comunidades de artrópodes sobre plantas na região Neotropical.

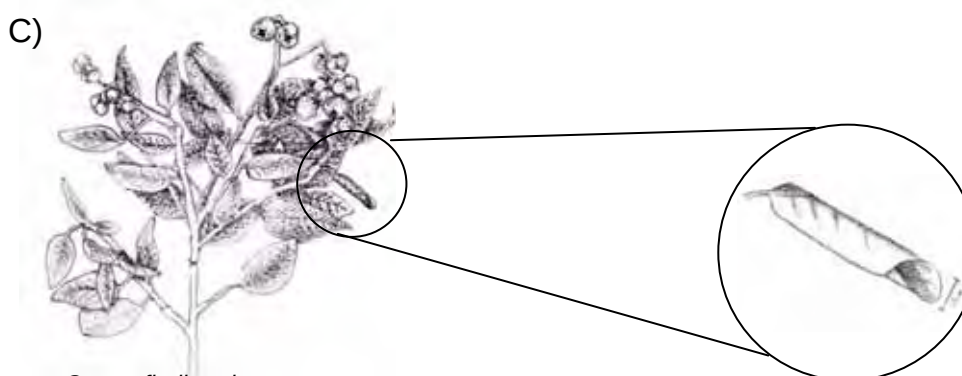
APÊNDICES



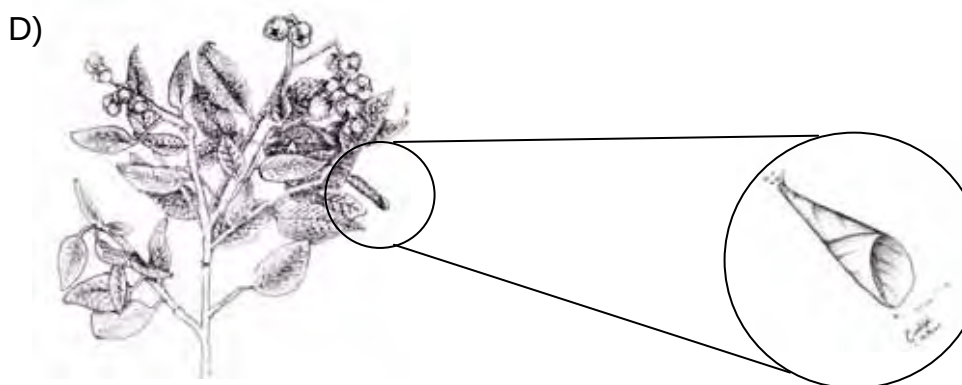
Croton floribundus



Croton floribundus

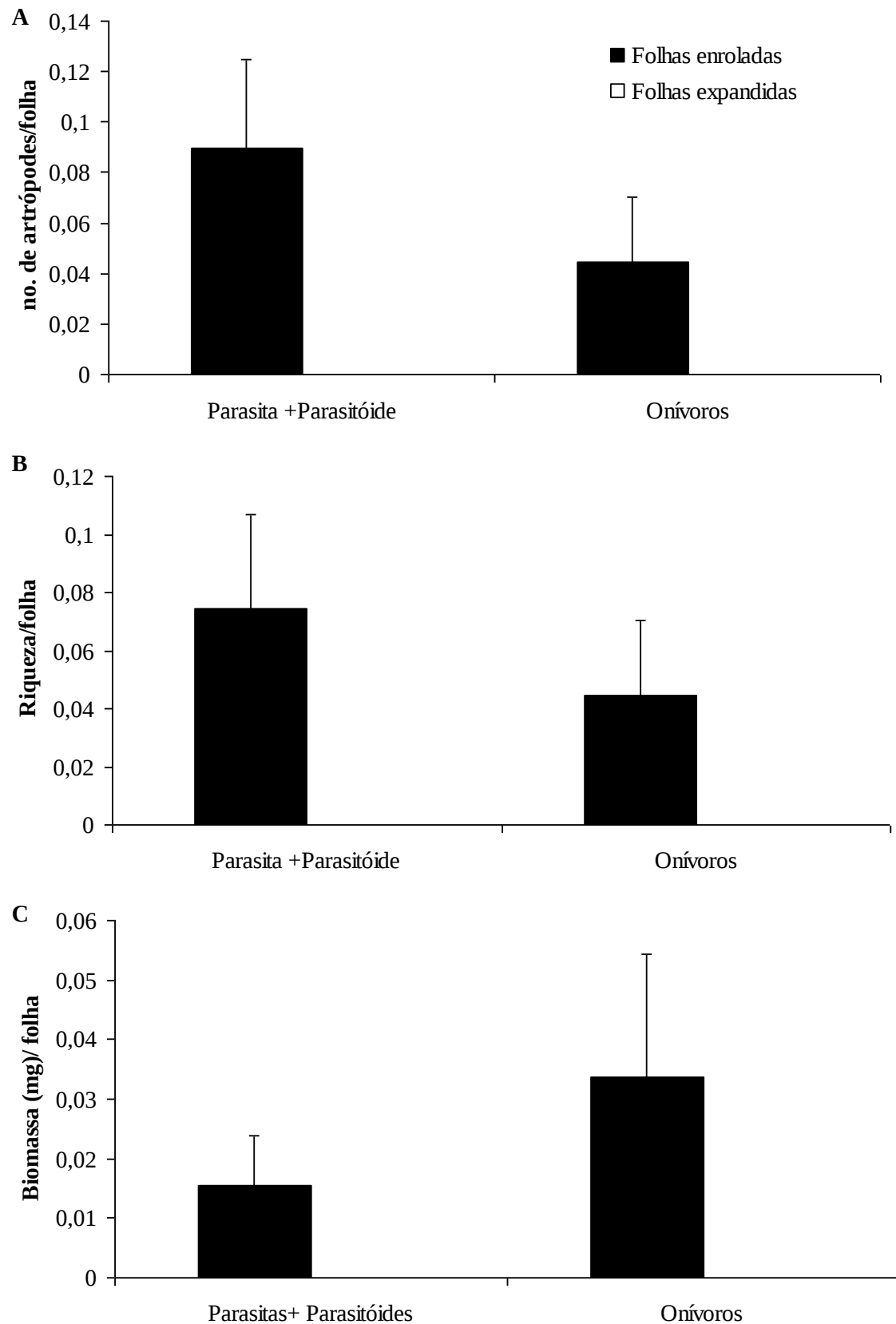


Croton floribundus

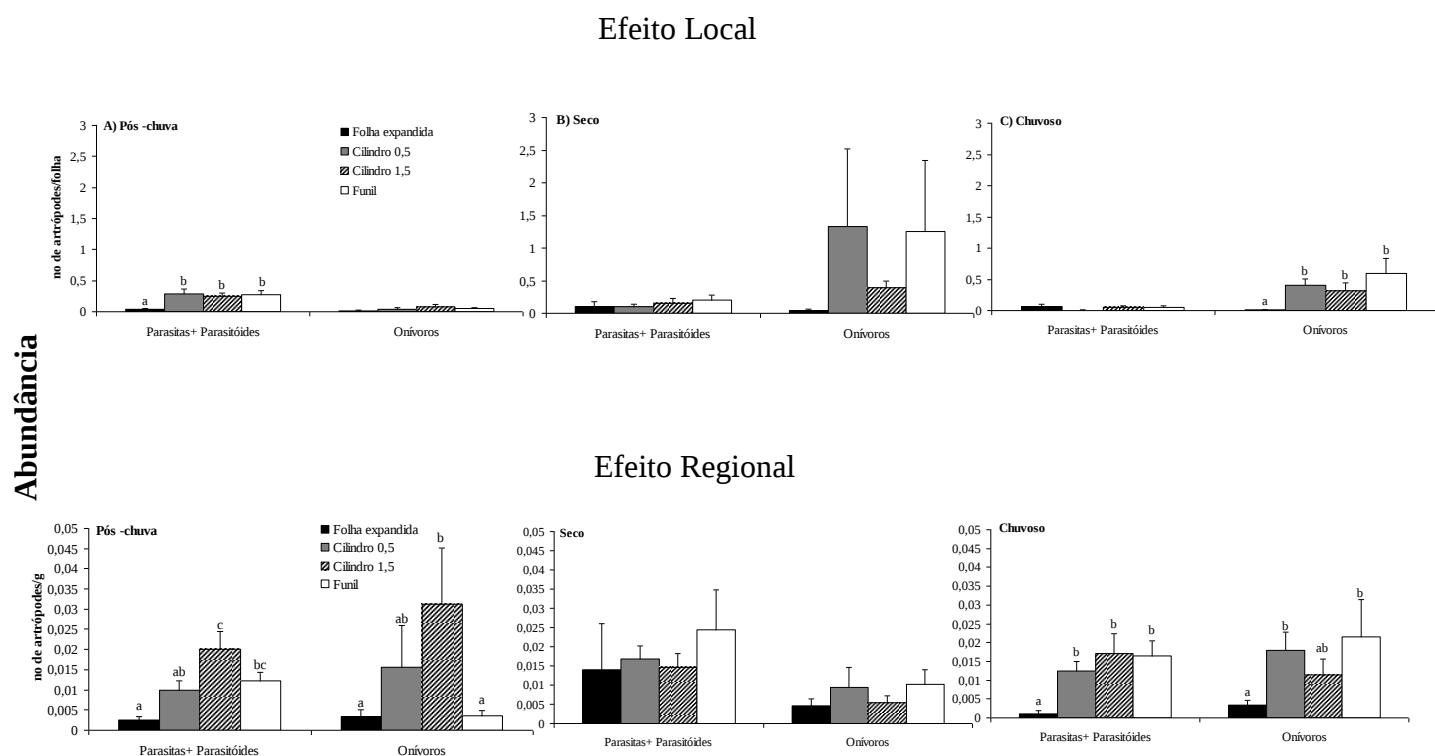


Croton floribundus

Apêndice 1- Esquema das estruturas manipuladas: A) Folhas expandidas, B) Folhas de formato cilíndrico (diâmetro 0.5cm), C) Folhas formato cilíndrico (diâmetro 1.5 cm) D) Folhas em formato funil (diâmetro 1.5 cm e 0.5 cm). Desenhado por Gabriel Gandolphi

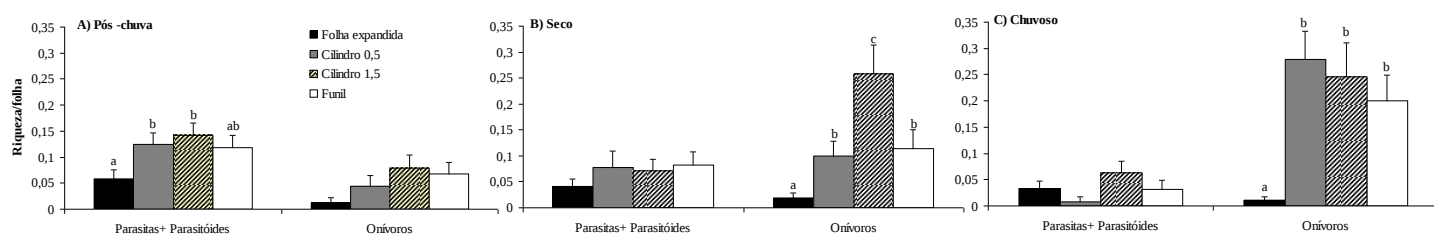


Apêndice 2. Média da A) abundância, B) riqueza e C) biomassa das guildas” parasita+ parasitóide” e “onívoros” em folhas expandidas e no interior das folhas de *Croton floribundus* enroladas por larvas de Charaxinae. Barras de erros representam ± 1 Erro Padrão ($P < 0.05$; ANCOVA).

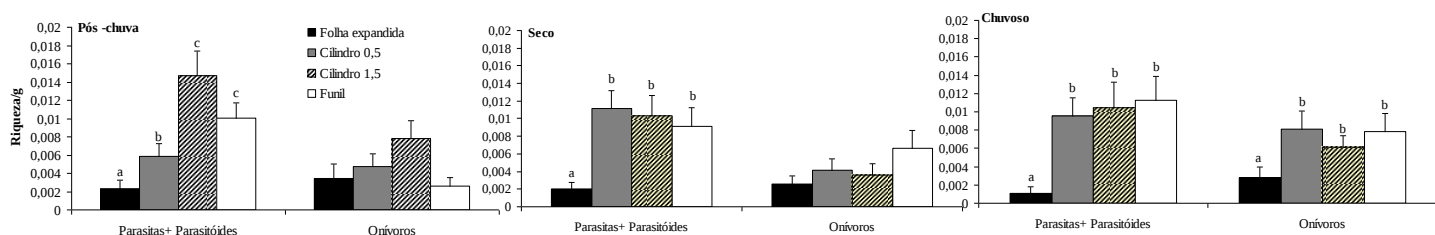


Apêndice 3. Média da abundância das guildas “parasitas + parasitóides” e “onívoros” em escala local e escala regional nos períodos A) pós-chuva, B) seco e C) chuvoso. Barras de erro representam ± 1 Erro Padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas ($P < 0.05$; ANCOVA/ Fisher’s LSD teste post hoc; $\alpha = 0.05$).

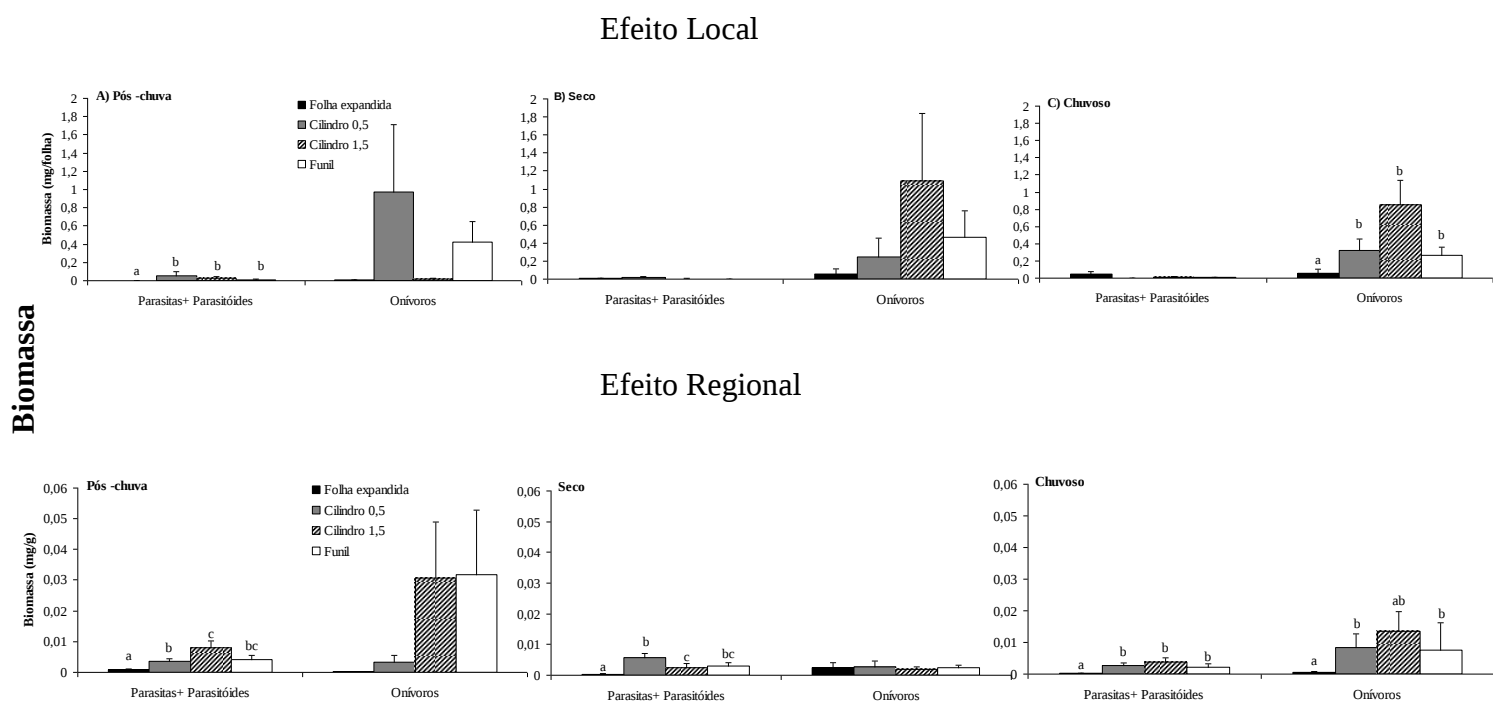
Efeito Local



Efeito Regional



Apêndice 4. Média da riqueza das guildas “parasitas + parasitóides” e “onívoros” em escala local e escala regional nos períodos A) pós-chuva, B) seco e C) chuvoso. Barras de erro representam ± 1 Erro Padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas (P < 0.05; ANCOVA/ Fisher's LSD teste post hoc; $\alpha = 0.05$).



Apêndice 5. Média da biomassa das guildas “parasitas + parasitóides” e “onívoros” em escala local e escala regional nos períodos A) pós-chuva, B) seco e C) chuvoso. Barras de erro representam ± 1 Erro Padrão. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas ($P < 0.05$; ANCOVA/ Fisher’s LSD teste post hoc; $\alpha = 0,05$).

Apêndice 6. Número de indivíduos das 433 morfoespécies de artrópodes amostradas em *Croton floribundus* nos períodos pós-chuva, seco e chuvoso.

Ordem	Família	Morfoespécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional			Amostras naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	
Araneae	Anyphaenidae	<i>Aisha gr. brevimana</i>	Predador	29	36	15	4	3	3	25
Araneae	Anyphaenidae	<i>Aysha gr. borgmeyer</i>	Predador	9	6	18	3	0	7	0
Araneae	Anyphaenidae	<i>Patrera longipes</i>	Predador	43	20	13	18	22	5	1
Araneae	Anyphaenidae	<i>Patrera</i> sp.1	Predador	19	47	53	16	21	129	1
Araneae	Araneidae	<i>Alpaida scriba</i>	Predador	9	7	14	11	5	51	0
Araneae	Araneidae	<i>Araneus</i> sp.1	Predador	0	1	2	4	0	1	0
Araneae	Araneidae	<i>Araneus</i> sp.2	Predador	0	0	2	0	0	4	0
Araneae	Araneidae	<i>Araneus</i> sp.3	Predador	0	0	1	0	0	1	0
Araneae	Araneidae	<i>Eustala gr. fuscovittata</i>	Predador	0	0	0	0	2	0	0
Araneae	Araneidae	<i>Eustala</i> sp.1	Predador	3	3	1	10	5	4	1
Araneae	Araneidae	<i>Eustala</i> sp.2	Predador	0	1	2	3	1	5	0
Araneae	Araneidae	<i>Mangora</i> sp.1	Predador	0	0	1	0	0	3	0
Araneae	Araneidae	<i>Microthema nigrichelis</i>	Predador	0	0	0	0	0	7	0
Araneae	Corinnidae	<i>Castianeira</i> sp.1	Predador	0	1	2	2	0	2	0
Araneae	Corinnidae	<i>Trachelas</i> sp.1	Predador	6	0	0	1	1	1	1
Araneae	Corinnidae	<i>Corinnidae</i> sp.1	Predador	0	1	0	0	0	0	0
Araneae	Liniiphidae	<i>Meioneta</i> sp.1	Predador	0	0	3	9	0	1	1
Araneae	Liniiphidae	<i>Sphecozone</i> sp.1	Predador	13	9	8	25	19	16	1
Araneae	Liniiphidae	<i>Sphecozone</i> sp.2	Predador	1	2	0	1	0	0	0
Araneae	Mimetidae	<i>Gelano</i> sp.1	Predador	2	2	0	0	4	1	0
Araneae	Mimetidae	<i>Mimetidae</i> sp.1	Predador	0	0	0	0	1	1	0
Araneae	Miturgidae	<i>Miturgidae</i> sp.1	Predador	0	0	10	0	2	1	0
Araneae	Miturgidae	<i>Radulphius</i> sp.1	Predador	4	0	10	2	4	1	0
Araneae	Oxyopidae	<i>Oxyopidae</i> sp.1	Predador	0	0	1	1	1	1	0
Araneae	Pholcidae	<i>Pholcidae</i> sp.1	Predador	0	0	0	0	0	1	0
Araneae	Pisauridae	<i>Pisauridae</i> sp.1	Predador	1	16	7	10	42	0	0
Araneae	Salticidae	<i>Cotinus</i> sp.1	Predador	15	38	13	27	26	5	3
Araneae	Salticidae	<i>Frigga</i> sp.1	Predador	5	23	13	3	7	8	0

Ordem	Família	Morfoespécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional			Amostras Naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	
Araneae	Salticidae	Salticidae sp.1	Predador	11	2	17	13	6	6	1
Araneae	Salticidae	Salticidae sp.2	Predador	2	0	2	0	0	3	0
Araneae	Scytodidae	Scytodes sp.1	Predador	1	1	3	0	1	0	0
Araneae	Segestriidae	Segestriidae sp.1	Predador	0	1	0	0	0	0	0
Araneae	Sparassidae	Olios sp.1	Predador	2	1	7	2	25	9	1
Araneae	Sparassidae	Olios sp.2	Predador	3	15	4	5	3	4	0
Araneae	Tetragnathidae	<i>Chrysometa boraceia</i>	Predador	0	0	1	0	0	1	0
Araneae	Tetragnathidae	<i>Chrysometa guttata</i>	Predador	1	0	0	6	1	0	0
Araneae	Tetragnathidae	<i>Chrysometa lidibunda</i>	Predador	0	0	0	0	0	8	0
Araneae	Tetragnathidae	<i>Chrysometa</i> sp.1	Predador	1	0	0	0	0	0	0
Araneae	Tetragnathidae	<i>Cyrtognatha</i> sp.1	Predador	0	0	0	0	0	2	0
Araneae	Theridiidae	<i>Chryso</i> sp.1	Predador	0	2	2	6	0	23	1
Araneae	Theridiidae	<i>Chryso</i> sp.2	Predador	0	1	3	23	14	16	0
Araneae	Theridiidae	<i>Episus</i> sp.1	Predador	15	8	1	38	54	17	1
Araneae	Theridiidae	<i>Euryopsis</i> sp.1	Predador	5	0	3	3	2	4	1
Araneae	Theridiidae	<i>Spintharus gracilis</i>	Predador	0	0	0	1	3	0	0
Araneae	Theridiidae	<i>Theridion biezankoi</i>	Predador	0	1	0	0	2	1	0
Araneae	Theridiidae	<i>Theridion</i> sp.1	Predador	11	4	5	38	16	2	0
Araneae	Theridiidae	<i>Theridion</i> sp.2	Predador	1	11	33	1	18	8	0
Araneae	Theridiidae	<i>Theridion</i> sp.3	Predador	2	15	1	4	30	10	0
Araneae	Theridiidae	<i>Theridion</i> sp.4	Predador	0	0	4	12	10	5	1
Araneae	Theridiidae	<i>Thymoites</i> sp.1	Predador	4	0	8	7	1	4	0
Araneae	Theridiidae	<i>Thwaitea affinis</i>	Predador	2	8	6	12	18	27	2
Araneae	Thomisidae	<i>Acentrocelus</i> sp.1	Predador	0	0	0	0	0	1	0
Araneae	Thomisidae	<i>Mesumenops</i> sp.1	Predador	1	4	1	13	8	5	0
Araneae	Thomisidae	<i>Mesumenops</i> sp.2	Predador	0	0	0	0	0	3	0
Araneae	Thomisidae	<i>Tmarus</i> sp.1	Predador	0	0	0	1	3	1	0
Araneae	Thomisidae	<i>Epicadus heterogaster</i>	Predador	0	0	0	1	0	0	0

Ordem	Família	Morfospécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional			Amostras Naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	
Blattaria	Blattidae	Blattidae sp.1	Detritívoro	2	15	31	12	5	2	0
Coleoptera	Aderidae	Aderidae sp.1	Detritívoro	0	4	0	0	4	0	0
Coleoptera	Anthicidae	Anthicidae sp.1	Predador	1	0	0	1	0	0	0
Coleoptera	Anthribidae	Anthribinae sp.1	Herbívoros	0	0	0	0	0	1	0
Coleoptera	Biphylidae	Biphylidae sp.1	Detritívoro	4	0	2	0	1	1	0
Coleoptera	Brentidae	Apioninae sp.1	Herbívoros	0	0	0	0	1	2	0
Coleoptera	Brentidae	Apioninae sp.2	Herbívoros	0	0	0	4	0	2	0
Coleoptera	Buprestidae	Pachyschelinini sp.1	Herbívoros	0	1	0	0	1	1	0
Coleoptera	Cantharidae	Chauliognathinae sp.1	Predador	0	0	0	0	2	0	0
Coleoptera	Cantharidae	Malthininae sp.1	Predador	1	0	0	0	0	0	0
Coleoptera	Cantharidae	Cantharidae sp.1	Predador	2	2	7	1	1	1	0
Coleoptera	Carabidae	Carabidae sp.1	Predador	1	0	0	0	0	0	1
Coleoptera	Chrysomelidae	Alticini sp.1	Herbívoros	0	0	0	1	0	0	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Alticini sp.2	Herbívoros	0	0	1	0	6	3	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Alticini sp.3	Herbívoros	0	2	1	3	0	8	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Alticini sp.4	Herbívoros	0	0	0	0	1	0	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Alticini sp.5	Herbívoros	1	1	0	3	1	1	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Alticini sp.6	Herbívoros	0	0	0	0	0	14	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Alticini sp.7	Herbívoros	0	0	0	2	0	0	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Alticini sp.8	Herbívoros	1	4	1	43	10	71	2
Coleoptera	Chrysomelidae	Chrysomelinae sp.1	Herbívoros	0	0	0	1	2	1	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Chrysomelinae sp.2	Herbívoros	0	0	0	0	1	2	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Eumolpinae sp.1	Herbívoros	0	0	0	0	0	3	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Eumolpinae sp.2	Herbívoros	0	0	0	0	0	33	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Eumolpinae sp.3	Herbívoros	3	3	3	50	5	7	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Galerucini sp.1	Herbívoros	0	0	0	2	0	0	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Galerucini sp.2	Herbívoros	0	0	0	2	0	0	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Galerucini sp.3	Herbívoros	0	0	0	0	0	3	0

Ordem	Família	Morfoespécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional			Amostras naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	
Coleoptera	Chrysomelidae	Galerucini sp.4	Herbívoro	0	0	0	0	0	1	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Galerucini sp.5	Herbívoro	0	0	0	1	0	3	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Galerucini sp.6	Herbívoro	0	0	0	0	0	2	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Hispinae sp.1	Herbívoro	0	1	0	1	1	0	0
Coleoptera	Coccinellidae	Coccinellidae sp.1	Predador	1	0	3	1	1	0	0
Coleoptera	Coccinellidae	Coccinellidae sp.2	Herbívoro	0	0	0	0	1	0	0
Coleoptera	Coccinellidae	Coccinellidae sp.3	Herbívoro	0	1	0	0	2	1	0
Coleoptera	Coccinellidae	Coccinellidae sp.4	Herbívoro	1	0	0	2	0	0	0
Coleoptera	Corylophidae	Corylophidae sp.1	Detritívoro	7	62	11	71	27	46	3
Coleoptera	Corylophidae	Corylophidae sp.2	Detritívoro	0	58	11	0	272	21	0
Coleoptera	Curculionidae	Scolytinae sp.1	Herbívoro	2	0	2	2	0	0	0
Coleoptera	Curculionidae	Scolytinae sp.2	Herbívoro	0	1	2	0	0	1	0
Coleoptera	Curculionidae	Curculionidae sp.1	Herbívoro	0	1	0	0	0	0	0
Coleoptera	Curculionidae	Curculionidae sp.2	Herbívoro	0	0	0	0	8	0	0
Coleoptera	Curculionidae	Curculionidae sp.3	Herbívoro	1	0	0	0	0	0	0
Coleoptera	Curculionidae	Curculionidae sp.4	Herbívoro	0	1	0	0	0	0	0
Coleoptera	Curculionidae	Curculionidae sp.5	Herbívoro	0	0	0	1	4	0	0
Coleoptera	Curculionidae	Curculionidae sp.6	Herbívoro	0	4	0	2	5	1	0
Coleoptera	Curculionidae	Curculionidae sp.7	Herbívoro	1	4	2	0	3	0	0
Coleoptera	Curculionidae	Curculionidae sp.8	Herbívoro	1	0	0	0	0	0	1
Coleoptera	Curculionidae	Curculionidae sp.9	Herbívoro	0	6	0	0	0	0	0
Coleoptera	Curculionidae	Curculionidae sp.10	Herbívoro	0	0	0	0	0	4	0
Coleoptera	Curculionidae	Curculionidae sp.11	Herbívoro	0	0	0	2	3	0	0
Coleoptera	Dytiscidae	Dytiscidae sp.1	Predador	0	0	0	1	0	0	0
Coleoptera	Elatridae	Elatridae sp.1	Herbívoro	0	0	5	0	0	3	0
Coleoptera	Elatridae	Elatridae sp.2	Herbívoro	0	0	1	0	0	0	0
Coleoptera	Elatridae	Elatridae sp.3	Herbívoro	2	0	0	0	0	0	0
Coleoptera	Erotilidae	Erotilidae sp.1	Detritívoro	0	0	0	0	1	0	0

Ordem	Família	Morfoespécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional			Amostras naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	
Coleoptera	Lathridiidae	Lathridiidae sp.1	Detritívoro	0	0	0	1	3	0	0
Coleoptera	Lycidae	Mesopteron sp.1	Detritívoro	0	1	0	0	0	0	0
Coleoptera	Lycidae	Calopterini sp.1	Detritívoro	0	0	0	1	0	1	0
Coleoptera	Lycidae	Calopterini sp.2	Detritívoro	0	0	0	1	0	0	0
Coleoptera	Mordellidae	Mordellinae sp.1	Herbívoros	0	0	0	0	2	0	0
Coleoptera	Mordellidae	Mordellinae sp.2	Herbívoros	0	1	0	0	0	0	0
Coleoptera	Nitidulidae	Nitidulidae sp.1	Herbívoros	0	0	2	0	0	0	0
Coleoptera	Nitidulidae	Nitidulidae sp.2	Herbívoros	1	0	0	0	0	0	0
Coleoptera	Ptilodactylidae	Ptilodactyla sp.1	Detritívoro	0	1	0	0	1	0	0
Coleoptera	Scarabaeidae	Scarabaeidae sp.1	Herbívoros	0	0	0	1	0	2	0
Coleoptera	Silphidae	Silphinae sp.1	Detritívoro	0	0	0	0	1	1	0
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.1	Predador	1	0	1	4	2	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.2	Predador	0	0	1	2	1	1	0
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.3	Predador	0	0	0	0	0	1	0
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.4	Predador	13	67	4	1	22	1	8
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.5	Predador	1	1	0	0	0	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.6	Predador	7	5	0	4	13	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.7	Predador	3	0	0	0	1	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.8	Predador	3	0	0	0	0	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.9	Predador	1	0	0	0	0	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.10	Predador	0	2	0	1	0	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.11	Predador	0	0	1	0	0	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.12	Predador	0	0	0	0	0	1	0
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.13	Predador	0	0	2	4	0	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.14	Predador	0	4	0	0	0	3	0
Coleoptera	Staphylinidae	Staphylinidae sp.15	Predador	0	10	0	0	2	0	2
Coleoptera	Staphylinidae	Pselaphinae sp.1	Predador	1	0	0	4	0	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	Pselaphinae sp.2	Predador	5	0	2	3	0	3	0

Ordem	Família	Morfoespécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional			Amostras naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	
Coleoptera	Tenebrionidae	Alecullinae sp.1	Herbívoro	0	0	1	0	0	0	0
Collembola	Entomobryidae	Entomobryidae sp.1	Detritívoro	152	58	199	76	11	25	7
Collembola	Entomobryidae	Entomobryidae sp.2	Detritívoro	63	0	34	32	2	17	4
Collembola	Hypogastruridae	Hypogastruridae sp.1	Detritívoro	1	1	0	0	0	0	0
Collembola	Isotomidae	Isotomidae sp.1	Detritívoro	148	136	159	25	15	14	43
Collembola	Isotomidae	Isotomidae sp.2	Detritívoro	47	19	20	23	1	5	2
Collembola	Sminthuridae	Sminthuridae sp.1	Detritívoro	1	0	0	0	0	0	0
Collembola	Tomoceridae	Tomoceridae sp.1	Detritívoro	2	0	0	1	0	0	0
Diplopoda		Diplopoda sp.1	Detritívoro	0	0	1	0	0	0	0
Diptera	Anthomyiidae	Anthomyiidae sp.1	Parasita	1	0	9	14	3	5	1
Diptera	Anysopodidae	Anysopodidae sp.1	Herbívoro	0	0	0	0	1	1	0
Diptera	Bibionidae	Bibionidae sp.1	Detritívoro	0	0	0	0	2	0	0
Diptera	Camillidae	Camillidae sp.1	Herbívoro	0	0	0	0	0	9	0
Diptera	Camillidae	Camillidae sp.2	Herbívoro	0	0	0	0	1	0	0
Diptera	Cecydomidae	Cecydomidae sp.1	Parasita	0	0	0	6	0	0	0
Diptera	Cecydomidae	Cecydomidae sp.2	Parasita	0	0	3	2	0	5	0
Diptera	Cecydomidae	Cecydomidae sp.3	Parasita	0	0	0	5	5	9	0
Diptera	Cecydomidae	Cecydomidae sp.4	Parasita	0	1	1	5	6	7	0
Diptera	Cecydomidae	Cecydomidae sp.5	Parasita	0	0	0	0	0	7	0
Diptera	Ceratopogonidae	Ceratopogonidae sp.1	Hematófago	0	1	0	7	0	2	0
Diptera	Chloropidae	Chloropidae sp.1	Detritívoro	0	1	1	3	0	0	0
Diptera	Chloropidae	Chloropidae sp.2	Detritívoro	0	0	0	3	0	4	0
Diptera	Chyronomidae	Chyronomidae sp.1	Detritívoro	0	0	0	4	4	4	0
Diptera	Chyronomidae	Orthocladiinae sp.1	Detritívoro	0	0	0	1	0	0	1
Diptera	Clusiidae	Clusiidae sp.1	Detritívoro	0	0	0	0	1	0	0
Diptera	Dolichopodidae	<i>Condylostylus</i> sp.1	Predador	0	0	0	0	0	2	0
Diptera	Dolichopodidae	<i>Sympycnus</i> sp.1	Predador	0	0	0	0	0	1	0
Diptera	Drosophilidae	Drosophilidae sp.1	Detritívoro	0	0	0	10	0	5	0

Ordem	Família	Morfoespécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional			Amostras naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	
Diptera	Drosophilidae	Drosophilidae sp.2	Detritívoro	0	0	2	1	0	2	0
Diptera	Empididae	Empididae sp.1	Predador	0	0	0	0	1	1	0
Diptera	Empididae	Empididae sp.2	Predador	1	0	0	0	0	2	0
Diptera	Empididae	Empididae sp.3	Predador	10	0	1	3	0	0	0
Diptera	Empididae	Empididae sp.4	Predador	0	0	0	0	1	0	0
Diptera	Keroplastidae	Macrocera sp.1	Detritívoro	0	0	0	1	3	1	0
Diptera	Lauxaniidae	Lauxaniidae sp.1	Detritívoro	0	0	0	0	0	3	0
Diptera	Lauxaniidae	Lauxaniidae sp.2	Detritívoro	0	0	0	2	1	3	0
Diptera	Micropezidae	Micropezidae sp.1	Detritívoro	0	0	0	0	1	0	0
Diptera	Muscidae	Muscidae sp.1	Detritívoro	0	0	0	5	1	2	0
Diptera	Muscidae	Muscidae sp.2	Detritívoro	0	0	0	3	1	2	0
Diptera	Muscidae	Muscidae sp.3	Detritívoro	0	0	0	0	2	0	0
Diptera	Mycethophilidae	Mycomyia sp.1	Detritívoro	0	0	0	0	0	2	0
Diptera	Otitidae	Otitidae sp.1	Detritívoro	0	0	0	0	2	0	0
Diptera	Phoridae	Megaselia sp.1	Parasita	5	0	0	0	0	3	0
Diptera	Phoridae	Megaselia sp.2	Parasita	0	0	0	1	0	0	0
Diptera	Phoridae	Dohniphora sp.1	Parasita	0	0	0	1	0	2	0
Diptera	Phoridae	Ecituncula sp.1	Parasita	0	1	0	0	0	0	0
Diptera	Pipunculidae	Pipunculidae sp.1	Parasita	0	0	0	1	0	0	0
Diptera	Sciaridae	Pseudosciara sp.1	Detritívoro	2	1	0	19	0	0	0
Diptera	Sciaridae	Sciaridae sp.1	Detritívoro	1	2	0	3	3	8	1
Diptera	Sciaridae	Sciaridae sp.2	Detritívoro	0	3	2	5	2	6	0
Diptera	Sciaridae	Sciaridae sp.3	Detritívoro	0	0	0	0	0	4	0
Diptera	Sciaridae	Sciaridae sp.4	Detritívoro	1	0	0	6	0	0	0
Diptera	Sciaridae	Sciaridae sp.5	Detritívoro	0	1	0	3	0	0	0
Diptera	Sciaridae	Sciaridae sp.6	Detritívoro	0	0	0	1	0	1	0
Diptera	Sirphidae	Sirphidae sp.1	Predador	0	0	0	0	0	2	0
Diptera	Sirphidae	Sirphidae sp.2	Predador	0	0	0	0	0	2	0

Ordem	Família	Morfoespécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional			Amostras naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	
Diptera	Stratiomyidae	Stratiomyidae sp.1	Predador	0	5	0	0	2	0	0
Embioptera		Embioptera sp.1	Detritívoro	0	0	0	0	0	1	0
Hemiptera	Achilidae	Achilidae sp.1	Herbívoros	0	0	4	3	8	4	0
Hemiptera	Aleyrodidae	Aleyrodidae sp.1	Herbívoros	12	89	17	70	245	98	0
Hemiptera	Aphididae	Aphididae sp.1	Herbívoros	24	6	5	43	38	20	0
Hemiptera	Aradidae	Aradidae sp.1	Herbívoros	0	0	0	0	0	4	0
Hemiptera	Aradidae	Aradidae sp.2	Herbívoros	0	0	0	0	0	1	0
Hemiptera	Cercopidae	<i>Sphenorhina rubra</i>	Herbívoros	1	0	0	2	0	3	1
Hemiptera	Cicadellidae	<i>Erythrogonia dubia</i>	Herbívoros	4	8	0	12	11	6	0
Hemiptera	Cicadellidae	<i>Graphocephala atropunctata</i>	Herbívoros	0	0	0	0	0	17	0
Hemiptera	Cicadellidae	<i>Gypona sellata</i>	Herbívoros	0	0	0	2	5	1	0
Hemiptera	Cicadellidae	<i>Macugonalia cavifrons</i>	Herbívoros	0	0	0	0	0	2	0
Hemiptera	Cicadellidae	Cicadellini sp.1	Herbívoros	1	7	0	15	25	41	3
Hemiptera	Cicadellidae	Cicadellini sp.2	Herbívoros	3	3	0	15	8	14	2
Hemiptera	Cicadellidae	Cicadellini sp.3	Herbívoros	4	2	1	6	5	17	0
Hemiptera	Cicadellidae	Cicadellini sp.4	Herbívoros	0	2	0	5	0	23	0
Hemiptera	Cicadellidae	Cicadellini sp.5	Herbívoros	1	0	0	6	0	13	0
Hemiptera	Cicadellidae	Cicadellini sp.6	Herbívoros	12	2	4	15	3	35	0
Hemiptera	Cicadellidae	Cicadellini sp.7	Herbívoros	0	0	0	0	2	2	0
Hemiptera	Cicadellidae	Cicadellini sp.8	Herbívoros	1	4	0	4	3	2	0
Hemiptera	Cicadellidae	Cicadellini sp.9	Herbívoros	0	0	0	0	0	3	0
Hemiptera	Cicadellidae	Cicadellini sp.10	Herbívoros	0	0	0	0	0	2	0
Hemiptera	Cicadellidae	Proconini sp.1	Herbívoros	0	0	5	0	0	1	0
Hemiptera	Cicadellidae	Proconini sp.2	Herbívoros	0	4	0	0	5	0	0
Hemiptera	Cicadellidae	Deltoccephalinae sp.1	Herbívoros	13	0	0	3	28	48	0
Hemiptera	Cicadellidae	<i>Gypona acuta</i>	Herbívoros	2	8	6	13	98	1	0
Hemiptera	Cicadellidae	Gyponini sp.1	Herbívoros	3	5	0	3	10	10	0
Hemiptera	Cicadellidae	Gyponini sp.2	Herbívoros	0	0	0	3	8	2	0

Ordem	Família	Morfoespécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional				Amostras naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso		
Hemiptera	Cicadellidae	Gyponini sp.3	Herbívoro	3	2	1	4	8	2	0	
Hemiptera	Cicadellidae	Gyponinae sp.1	Herbívoro	3	27	0	117	125	0	0	
Hemiptera	Cicadellidae	Gyponinae sp.2	Herbívoro	0	0	2	0	0	1	0	
Hemiptera	Cicadellidae	Ledrinae sp.1	Herbívoro	11	0	24	21	1	0	0	
Hemiptera	Cicadellidae	Typhlocybinae sp.1	Herbívoro	19	0	51	2	0	30	0	
Hemiptera	Cicadellidae	<i>Macugonalia leucomelas</i>	Herbívoro	0	0	0	0	0	1	0	
Hemiptera	Cicadellidae	<i>Aulacizes conspersa</i>	Herbívoro	6	6	3	9	6	63	0	
Hemiptera	Cicadellidae	<i>Aulacizes quadripunctata</i>	Herbívoro	0	0	0	0	0	6	0	
Hemiptera	Coccidae	Coccidae sp.1	Herbívoro	0	2	16	3	0	4	2	
Hemiptera	Coccidae	Coccidae sp.2	Herbívoro	0	0	1	0	2	2	0	
Hemiptera	Coccidae	Coccidae sp.3	Herbívoro	0	0	5	2	2	4	0	
Hemiptera	Coccidae	Coccidae sp.4	Herbívoro	4	1	9	0	14	46	0	
Hemiptera	Delphacidae	Delphacidae sp.1	Herbívoro	0	0	0	2	0	0	0	
Hemiptera	Dictyophoridae	<i>Dycynophara</i> sp.1	Herbívoro	0	0	2	0	9	0	0	
Hemiptera	Icidae	<i>Icidae sp1</i> sp.1	Herbívoro	0	2	4	3	4	14	0	
Hemiptera	Isotomidae	Isotomidae sp.1	Detritívoro	148	136	159	25	15	14	0	
Hemiptera	Isotomidae	Isotomidae sp.2	Detritívoro	46	19	20	23	1	5	0	
Hemiptera	Lygaeidae	<i>Oncopeltus</i> sp.1	Herbívoro	0	0	0	0	0	2	0	
Hemiptera	Lygaeidae	Lygaeidae sp.1	Herbívoro	3	1	0	6	4	0	0	
Hemiptera	Membracidae	<i>Acutales</i> sp.1	Herbívoro	5	0	0	6	3	1	0	
Hemiptera	Membracidae	<i>Bolbonota</i> sp.1	Herbívoro	0	1	0	0	7	2	0	
Hemiptera	Membracidae	<i>Cyphonia</i> sp.1	Herbívoro	0	1	2	0	0	1	0	
Hemiptera	Membracidae	<i>Enchenopa monocera</i>	Herbívoro	0	0	0	0	2	1	0	
Hemiptera	Membracidae	Membracidae sp.1	Herbívoro	0	4	2	9	12	25	2	
Hemiptera	Membracidae	Membracidae sp.2	Herbívoro	0	0	0	3	1	8	4	
Hemiptera	Miridae	Miridae sp.1	Herbívoro	40	1291	37	146	2498	145	119	
Hemiptera	Miridae	Miridae sp.2	Herbívoro	8	32	0	22	175	3	7	
Hemiptera	Miridae	Miridae sp.3	Herbívoro	4	21	0	48	166	0	2	

Ordem	Família	Morfoespécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional			Amostras naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	
Hemiptera	Miridae	Miridae sp.4	Herbívoro	0	0	0	5	0	0	0
Hemiptera	Miridae	Miridae sp.5	Herbívoro	1	10	1	3	14	6	1
Hemiptera	Miridae	Miridae sp.6	Herbívoro	0	1	0	1	2	0	0
Hemiptera	Phymatidae	Phymatidae sp.1	Predador	0	0	2	0	0	0	0
Hemiptera	Reduviidae	<i>Cosmoclopius</i> sp.1	Herbívoro	0	0	0	1	2	3	0
Hemiptera	Reduviidae	Reduviidae sp.1	Herbívoro	0	1	0	0	1	1	0
Hemiptera	Reduviidae	Reduviidae sp.2	Herbívoro	0	0	0	0	7	0	0
Hemiptera	Reduviidae	Reduviidae sp.3	Herbívoro	1	1	0	2	0	3	0
Hemiptera	Reduviidae	Reduviidae sp.4	Herbívoro	0	0	0	1	0	4	0
Hemiptera	Scutelleridae	Scutelleridae sp.1	Herbívoro	0	3	1	0	1	4	0
Hemiptera	Tingidae	Tingidae sp.1	Herbívoro	0	0	0	1	1	3	0
Hemiptera	Tingidae	Tingidae sp.2	Herbívoro	0	0	0	1	2	1	0
Hemiptera	Tingidae	Tingidae sp.3	Herbívoro	1	0	1	0	1	3	0
Hymenoptera	Agonidae	Otitellinae sp.1	Parasitóide	0	0	0	0	0	1	0
Hymenoptera	Apidae	Meliponini <i>Trigona</i> sp.1	Polinizador	0	0	0	0	0	1	0
Hymenoptera	Bethylidae	Bethylinae <i>Goniozus</i> sp.1	Parasitóide	0	0	0	0	2	1	0
Hymenoptera	Braconidae	Braconinae <i>Bracon</i>	Parasitóide	0	0	0	2	1	3	0
Hymenoptera	Braconidae	Doryctinae <i>Heterospilus</i>	Parasitóide	0	0	0	0	0	1	0
Hymenoptera	Braconidae	Rogadinae <i>Stirospius</i>	Parasitóide	0	0	0	0	0	1	0
Hymenoptera	Ceraphronidae	Ceraphronidae sp.1	Parasitóide	0	0	0	2	0	12	0
Hymenoptera	Crabronidae	Pemphredonini sp.1	Predador	2	0	0	0	0	0	0
Hymenoptera	Diapriidae	Diapriidae sp.1	Parasitóide	12	6	1	29	22	13	0
Hymenoptera	Diapriidae	Diapriidae Ambositrinae sp.1	Parasitóide	0	0	1	0	0	1	0
Hymenoptera	Dryinidae	Dryinidae sp.1	Parasitóide	0	0	0	0	1	0	0
Hymenoptera	Encyrtidae	Encyrtidae sp.1	Parasitóide	1	0	0	0	0	0	0
Hymenoptera	Encyrtidae	Encyrtidae sp.2	Parasitóide	1	0	0	0	0	0	1
Hymenoptera	Eulophidae	Entedoninae sp.1	Parasitóide	3	1	0	3	14	3	0
Hymenoptera	Eulophidae	Tetrastichinae sp.1	Parasitóide	0	1	0	8	4	0	0

Ordem	Família	Morfoespécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional			Amostras naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	
Hymenoptera	Eulophidae	Eulophinae sp.1	Parasitóide	0	0	0	0	2	0	1
Hymenoptera	Eulophidae	<i>Galeopsomyia</i> sp.1	Parasitóide	0	1	0	10	8	12	0
Hymenoptera	Eulophidae	<i>Horismenus</i> sp.1	Parasitóide	1	0	0	4	0	1	1
Hymenoptera	Eurytomidae	<i>Prodecatoma</i> sp.1	Parasitóide	0	0	0	3	6	0	0
Hymenoptera	Figitidae	<i>Eucoilinae</i> sp.1	Parasitóide	2	0	3	4	0	1	0
Hymenoptera	Figitidae	<i>Figitinae</i> sp.1	Parasitóide	0	0	0	0	1	2	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Acromyrmex</i> sp.1	Detritívoro	0	0	0	0	1	9	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Brachymyrmex</i> sp.1	Onívoro	0	0	0	5	0	2	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Brachymyrmex</i> sp.2	Onívoro	0	0	0	0	1	0	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Camponotus</i> sp.1	Onívoro	0	12	11	0	2	1	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Camponotus</i> sp.2	Onívoro	0	0	12	0	0	13	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Camponotus</i> sp.3	Onívoro	0	0	1	0	0	0	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Camponotus</i> sp.4	Onívoro	0	0	0	1	12	0	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Cephalotes minutus</i>	Onívoro	0	5	0	3	7	5	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Crenatogaster</i> sp.1	Onívoro	0	1	4	16	0	35	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Crenatogaster</i> sp.2	Onívoro	2	16	51	4	12	5	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Crenatogaster</i> sp.3	Onívoro	5	0	3	21	1	48	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Hypoponera</i> sp.1	Predador	0	0	2	0	0	3	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Leptothorax</i> sp.1	Onívoro	1	1	2	1	1	0	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Linepithema</i> sp.1	Onívoro	0	0	2	1	3	6	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Linepithema</i> sp.2	Onívoro	0	0	0	50	1	2	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Myrmelachista</i> sp.1	Onívoro	0	0	8	0	0	0	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Myrmelachista</i> sp.2	Onívoro	0	1	9	33	1	5	7
Hymenoptera	Formicidae	<i>Myrmelachista</i> sp.3	Onívoro	1	50	8	19	46	30	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Pachycondyla</i> sp.1	Predador	0	0	1	0	0	7	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Pachycondyla</i> sp.2	Predador	0	0	1	0	0	1	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Ponerinae</i> sp.2	Predador	1	0	1	4	0	7	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Procryptocerus</i> sp.1	Onívoro	10	6	5	1	7	14	0

Ordem	Família	Morfoespécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional			Amostras naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	
Hymenoptera	Formicidae	<i>Pseudomyrmex sp1</i>	Predador	1	2	3	1	0	5	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Pseudomyrmex sp2</i>	Predador	0	0	0	0	1	0	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Solenopsis sp.1</i>	Onívoro	0	0	8	0	0	0	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Solenopsis sp.2</i>	Onívoro	50	0	0	6	0	5	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Solenopsis sp.3</i>	Onívoro	1	0	0	15	5	3	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Solenopsis sp.4</i>	Onívoro	0	6	0	0	8	12	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Solenopsis sp.5</i>	Onívoro	0	0	1	0	0	0	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Strumigenys sp.1</i>	Predador	0	0	1	0	0	1	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Strumigenys sp.2</i>	Predador	0	0	0	2	0	0	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Tapinona sp.1</i>	Onívoros	6	4	3	3	6	2	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Tapinona sp.2</i>	Onívoros	2	115	15	16	11	5	0
Hymenoptera	Formicidae	<i>Wasmannia sp.1</i>	Onívoros	0	108	0	0	0	0	0
Hymenoptera	Ichneumonidae	Orthocentrinae	Parasitóide	0	0	0	2	0	2	0
Hymenoptera	Monomachidae	<i>Monomachus sp.1</i>	Parasitóide	0	0	0	1	0	0	0
Hymenoptera	Mutillidae	Mutillidae sp.1	Parasitóide	1	0	0	0	0	0	0
Hymenoptera	Mymaridae	Mymaridae sp.1	Parasitóide	0	0	0	1	0	0	0
Hymenoptera	Platygastridae	Platygastridae sp.1	Parasitóide	2	2	2	11	24	35	2
Hymenoptera	Scelionidae	Scelionidae sp.1	Parasitóide	0	2	0	1	1	5	0
Hymenoptera	Tenthredinidae	<i>Brasinus sp.1</i>	Herbívoros	0	0	0	1	1	0	0
Hymenoptera	Tetragnathidae	<i>Leucage sp.1</i>	Predador	1	0	0	3	1	0	0
Hymenoptera	Vespidae	<i>Agelaia vicina</i>	Predador	0	0	0	0	0	1	0
Hymenoptera	Vespidae	<i>Polybia fastidiosuscula</i>	Predador	0	0	0	0	0	1	0
Isopoda	Trachelipodidae	Trachelipodidae sp.1	Detritívoro	0	0	2	0	0	0	0
Lepidoptera		Lepidoptera sp.1	Herbívoros	0	3	4	0	0	0	0
Lepidoptera		Lepidoptera sp.2	Herbívoros	0	2	17	4	7	26	0
Lepidoptera		Lepidoptera sp.3	Herbívoros	0	2	0	0	1	0	0
Lepidoptera		Lepidoptera sp.4	Herbívoros	0	0	3	1	1	0	0
Lepidoptera		Lepidoptera sp.5	Herbívoros	0	1	0	0	0	0	0

Ordem	Família	Morfoespécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional			Amostras naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	
Lepidoptera		Lepidoptera sp.6	Herbívoro	0	1	0	0	0	0	0
Lepidoptera		Lepidoptera sp.7	Herbívoro	2	0	0	2	0	0	0
Lepidoptera		Lepidoptera sp.8	Herbívoro	3	2	0	8	7	0	0
Lepidoptera		Lepidoptera sp.9	Herbívoro	0	0	9	1	1	7	0
Lepidoptera		Lepidoptera sp.10	Herbívoro	1	0	4	8	0	2	0
Lepidoptera		Lepidoptera sp.11	Herbívoro	0	0	0	1	1	0	17
Lepidoptera		Lepidoptera sp.12	Herbívoro	0	0	0	2	0	0	0
Lepidoptera		Lepidoptera sp.13	Herbívoro	3	0	2	2	0	0	0
Lepidoptera		Lepidoptera sp.14	Herbívoro	0	0	0	0	0	2	0
Lepidoptera		Lepidoptera sp.15	Herbívoro	2	0	0	0	1	0	0
Lepidoptera		Lepidoptera sp.16	Herbívoro	0	1	0	1	3	5	0
Lepidoptera		Lepidoptera sp.17	Herbívoro	15	14	6	28	5	11	25
Lepidoptera		Lepidoptera sp.18	Herbívoro	1	66	0	25	33	0	3
Lepidoptera	Arctiidae	Arctiidae sp.1	Herbívoro	0	5	1	0	2	5	0
Lepidoptera	Arctiidae	Arctiidae sp.2	Herbívoro	0	0	0	0	0	8	10
Lepidoptera	Arctiidae	Arctiidae sp.3	Herbívoro	0	0	0	6	0	0	0
Lepidoptera	Arctiidae	Arctiidae sp.4	Herbívoro	0	1	0	0	1	0	1
Lepidoptera	Arctiidae	Arctiidae sp.5	Herbívoro	0	1	0	0	2	0	0
Lepidoptera	Arctiidae	Arctiidae sp.6	Herbívoro	1	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera	Arctiidae	Arctiidae sp.7	Herbívoro	0	0	0	0	1	0	0
Lepidoptera	Arctiidae	Arctiidae sp.8	Herbívoro	0	0	0	0	1	0	0
Lepidoptera	Arctiidae	Arctiidae sp.9	Herbívoro	0	0	0	1	0	0	0
Lepidoptera	Arctiidae	Arctiidae sp.10	Herbívoro	0	0	0	1	0	0	0
Lepidoptera	Arctiidae	Arctiidae sp.11	Herbívoro	2	1	0	3	2	0	0
Lepidoptera	Gelechiidae	Gelechiidae sp.1	Herbívoro	1	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.1	Herbívoro	2	0	0	6	4	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.2	Herbívoro	0	0	0	1	1	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.3	Herbívoro	0	0	0	1	1	0	3

Ordem	Família	Morfoespécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional			Amostras naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.4	Herbívoro	1	0	0	1	0	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.5	Herbívoro	0	0	0	0	1	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.6	Herbívoro	0	0	0	0	2	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.7	Herbívoro	0	0	0	0	1	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.8	Herbívoro	0	0	0	0	1	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.9	Herbívoro	0	0	0	4	0	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.10	Herbívoro	1	0	0	0	0	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.11	Herbívoro	0	0	0	2	0	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.12	Herbívoro	0	4	0	4	10	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.13	Herbívoro	0	0	0	4	3	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.14	Herbívoro	0	0	0	7	1	3	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.15	Herbívoro	0	0	0	2	0	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.16	Herbívoro	0	0	0	1	0	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.17	Herbívoro	0	0	0	0	6	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.18	Herbívoro	0	0	0	0	1	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.19	Herbívoro	0	0	0	8	2	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.20	Herbívoro	0	0	0	2	1	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.21	Herbívoro	0	1	0	5	0	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.22	Herbívoro	5	0	0	2	3	0	0
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp.23	Herbívoro	3	0	0	6	4	0	0
Lepidoptera	Hesperiidae	Hesperiidae sp.1	Herbívoro	1	1	18	11	5	8	0
Lepidoptera	Hesperiidae	Hesperiidae sp.2	Herbívoro	0	0	0	0	0	1	0
Lepidoptera	Hesperiidae	Hesperiidae sp.3	Herbívoro	0	0	0	0	0	2	0
Lepidoptera	Limacodidae	Limacodidae sp.1	Herbívoro	0	0	0	0	0	1	0
Lepidoptera	Megalopigidae	Megalopigidae sp.1	Herbívoro	0	0	0	2	0	1	0
Lepidoptera	Megalopodidae	Megalopodinae sp.1	Herbívoro	0	0	0	0	0	1	0
Lepidoptera	Nymphalidae	Anaea (Memphis) sp.1	Herbívoro	7	1	6	10	11	11	1
Lepidoptera	Nymphalidae	Anaea (Memphis) sp.2	Herbívoro	7	0	11	22	1	14	4

Ordem	Família	Morfoespécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional			Amostras naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	
Lepidoptera	Nymphalidae	<i>Anaea (Memphis) sp.3</i>	Herbívoro	0	0	1	2	0	2	0
Lepidoptera	Noctuidae	Noctuidae sp.1	Herbívoro	0	0	0	0	1	0	0
Lepidoptera	Noctuidae	Noctuidae sp.2	Herbívoro	0	0	0	1	1	0	8
Lepidoptera	Noctuidae	Noctuidae sp.3	Herbívoro	0	0	0	0	1	0	0
Lepidoptera	Noctuidae	Noctuidae sp.4	Herbívoro	2	1	0	0	0	0	0
Lepidoptera	Noctuidae	Noctuidae sp.5	Herbívoro	3	1	0	1	0	0	0
Lepidoptera	Noctuidae	Noctuidae sp.6	Herbívoro	2	0	0	2	3	2	0
Lepidoptera	Noctuidae	Noctuidae sp.7	Herbívoro	0	0	0	0	0	1	0
Lepidoptera	Psychiidae	Psychiidae sp.1	Herbívoro	0	0	0	0	0	2	0
Lepidoptera	Psyliidae	Psyliidae sp.1	Herbívoro	0	0	0	3	0	0	0
Lepidoptera	Psyliidae	Psyliidae sp.2	Herbívoro	0	4	1	6	4	2	0
Lepidoptera	Psyliidae	Psyliidae sp.3	Herbívoro	0	0	0	0	0	1	0
Lepidoptera	Riodinidae	Riodinidae sp.1	Herbívoro	0	0	0	0	0	1	0
Lepidoptera	Saturniidae	Saturniidae sp.1	Herbívoro	0	0	0	1	0	0	0
Lepidoptera	Saturniidae	Saturniidae sp.2	Herbívoro	0	0	0	0	0	195	0
Lepidoptera	Saturniidae	Saturniidae sp.3	Herbívoro	0	0	1	0	0	7	0
Lepidoptera	Saturniidae	Saturniidae sp.4	Herbívoro	0	0	0	0	1	0	0
Lepidoptera	Saturniidae	Saturniidae sp.5	Herbívoro	0	0	0	0	1	3	0
Lepidoptera	Saturniidae	Saturniidae sp.6	Herbívoro	0	0	0	0	0	7	0
Lepidoptera	Saturniidae	Saturniidae sp.7	Herbívoro	0	0	0	0	0	1	0
Lepidoptera	Saturniidae	Saturniidae sp.8	Herbívoro	0	0	0	0	8	0	0
Opiliones	Gonyleptidae	<i>Mischonys squallidus</i>	Predador	0	0	1	0	0	0	0
Orthoptera	Acrididae	Acrididae sp.1	Onívoro	0	1	1	1	0	0	0
Orthoptera	Acrididae	Acrididae sp.2	Onívoro	0	0	2	0	0	3	0
Orthoptera	Grilliidae	<i>Neometrypus sp.1</i>	Onívoro	0	0	0	0	0	3	0
Orthoptera	Gryllidae	<i>Tafalisca sp.1</i>	Onívoro	3	0	4	2	1	0	0
Orthoptera	Gryllidae	Gryllidae sp.1	Onívoro	2	4	0	4	1	0	3
Orthoptera	Phalangopsidae	Phalangopsidae sp.1	Onívoro	0	2	7	0	0	4	0

Ordem	Família	Morfoespécie	Guildas	Efeito local			Efeito regional			Amostras naturais
				Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	Período Pós-Chuva	Período Seco	Período Chuvoso	
Orthoptera	Phalangopsidae	Phalangopsidae sp.2	Onívoro	0	1	1	0	0	1	0
Orthoptera	Phasmidae	Phasmidae sp.1	Herbívoro	0	0	0	0	1	0	0
Orthoptera	Tettigonidae	Cenocephalinae sp.1	Onívoro	0	0	3	0	0	2	0
Orthoptera	Tettigonidae	Tettigonidae sp.1	Onívoro	2	1	11	0	0	6	0
Orthoptera	Tettigonidae	Tettigonidae sp.2	Onívoro	0	0	2	0	0	1	0
Pseudoscorpiones		Pseudoscorpiones sp.1	Predador	0	0	3	0	0	0	0
Psocoptera	Polypsocidae	Polypsocidae sp.1	Detritívoro	1	1	0	20	2	4	1
Psocoptera	Pseudocaeiliidae	Pseudocaeiliidae sp.1	Detritívoro	202	68	3	507	142	44	16
Psocoptera	Pseudocaeiliidae	Pseudocaeiliidae sp.2	Detritívoro	6	1	2	25	5	22	3
Psocoptera	Psocidae	<i>Psocus</i> sp.1	Detritívoro	0	0	3	5	1	21	0
Thysanoptera	Phloeothripidae	Phloeothripidae sp.1	Herbívoro	13	365	19	114	878	19	15
Thysanoptera	Thripidae	Thripidae sp.1	Herbívoro	21	9	20	28	29	13	0
Thysanoptera	Thripidae	Thripidae sp.2	Herbívoro	0	2	13	2	33	5	10