

CAMILA RABELO OLIVEIRA LEAL

Estrutura da vegetação determinando a diversidade de insetos herbívoros associados ao dossel
de Florestas Tropicais Secas

Montes Claros – Minas Gerais

Fevereiro de 2013

CAMILA RABELO OLIVEIRA LEAL

Estrutura da vegetação determinando a diversidade de insetos herbívoros associados ao dossel
de Florestas Tropicais Secas

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Montes
Claros, como requisito necessário para a obtenção de título
de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Frederico de Siqueira Neves

Montes Claros – Minas Gerais

Fevereiro de 2013

Camila Rabelo Oliveira Leal

Estrutura da vegetação determinando a diversidade de insetos herbívoros associados ao dossel
de Florestas Tropicais Secas

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Montes Claros, como requisito necessário para a conclusão do curso de Mestrado em Ciências Biológicas, avaliada e aprovada pela banca examinadora:

Orientador: _____
Dr. Frederico de Siqueira Neves

Examinadores: _____
Dr. Mário Marcos do Espírito Santo

Dr. Sérgio Pontes Ribeiro

Data de aprovação: ____/____/2013

Montes Claros – Minas Gerais

Fevereiro 2013

Aos meus pais, Vicente e Ione,
carinhosamente dedico

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, que me faz forte e persistente em busca dos meus sonhos. À Virgem Maria, por me amparar e proteger em todos os momentos.

Aos meus pais, Vicente e Ione, pelo amor dedicado a mim e pelo apoio em todas as fases da minha vida. Por compreenderem minha ausência em diversos momentos e pelos conselhos e tranquilidade passados a mim. Às minhas irmãs Lorena e Fernanda, pelo amor e cumplicidade.

Ao meu orientador Frederico S. Neves, pela amizade e confiança durante a graduação e a pós-graduação. Pelo ativismo profissional com o qual me ensinou a importância da participação em eventos científicos e me incentivou a buscar novos caminhos na pesquisa.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Montes Claros.

Aos professores Marcílio Fagundes, Ronaldo Reis Jr. e Mário M. Espírito Santo e seus estagiários, por me agregarem, respectivamente, aos laboratórios de Biologia da Conservação, Ecologia Comportamental e Computacional e Ecologia Evolutiva durante o mestrado.

Aos bons amigos Jhonathan Silva, Luiz Falcão, Fernanda Costa, Antônio Queiroz, Raissa Gonçalves e Luiz Eduardo, pelas valiosas sugestões para este trabalho.

À Graziella Monteiro e Luciana Figueiredo, pela amizade e por todos os artigos semanalmente discutidos.

À minha grande amiga Aline Carvalho, sempre disposta a ouvir e ajudar, pelas palavras amigas e pelo direcionamento, pela habilidade de não ser bióloga e, mesmo assim, encarar a leitura deste trabalho e me ajudar na organização das ideias. Obrigada pela amizade, paciência e carinho!

À Maria Betânia, Pollyana Queiroz e Katia Santos, amigas especiais de longa data que compartilharam as dificuldades e alegrias durante o mestrado. Pela cumplicidade e pelos

excelentes momentos compartilhados, pelos inesquecíveis encontros desse quarteto que renderam boas prosas, muitas risadas e grandes confissões (rs..).

À Professora e amiga Patrícia Abreu, pelo exemplo de bióloga dedicada e persistente e pelos ótimos momentos nas “reuniões das garotas”.

À Gláucia Tolentino e Maria Luiza, amigas de longa data e companheiras nos melhores passeios à Viçosa-MG.

Aos amigos Carol, Nanda Monção, Claudinha, Fatinha, Diellen, Michele, Alex Chavier, Lucas Cordeiro, Ronald e Carlos Magno pelo companheirismo durante o mestrado.

À Mariana Dupin e Larissa Fernandes pelas divertidas tardes de sábado no açaí e pela amizade conquistada.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia de Insetos (LEI-UFMG), que me receberam durante a estadia em Belo Horizonte. Em especial agradeço à Alessandra Alvarenga.

A Raphael Neiva e Lucas Evangelista, pelo trabalho dividido durante as coletas no Parque Estadual da Mata Seca-MG.

Ao Professor Dr. Leandro S. Souto e à Priscilla Figueiredo, pela disponibilidade e grande colaboração com os dados de Aracajú-SE.

Ao Professor Dr. Geraldo W. Fernandes e ao André V. Quintino, pela disponibilidade e grande colaboração com os dados da Serra do Cipó-MG.

A todos os professores da pós-graduação, em especial a Maurício Faria (Interação Animal-Planta), Anderson Santos (Introdução às Análises Multivariadas), Geraldo Aclécio (Metabolismo Secundário de Plantas) e Ronaldo Reis Jr. (Estatística Aplicada) pelos valiosos ensinamentos durante o mestrado.

Ao projeto SISBIOTA, pelos recursos fornecidos para a coleta de dados no Parque Estadual da Mata Seca e na Serra do Cipó.

À CAPES, pela concessão da bolsa durante o mestrado.

RESUMO – Estrutura da vegetação determinando a diversidade de insetos herbívoros associados ao dossel de Florestas Tropicais Secas

LEAL, Camila Rabelo Oliveira. Ms. Ciências Biológicas. Universidade Estadual de Montes Claros. Fevereiro, 2013. Orientador: Dr. Frederico de Siqueira Neves.

Este estudo teve como objetivo testar as seguintes hipóteses em florestas tropicais secas (FTSs) presentes em três domínios vegetacionais (Cerrado, transição Cerrado-Caatinga e Caatinga): i. a comunidade de insetos herbívoros difere entre as FTSs avaliadas; ii. a riqueza e abundância de insetos herbívoros são positivamente relacionadas com a altura, riqueza e densidade de árvores em FTSs; iii. a diversidade local (α) e a diversidade de diferenciação entre FTSs (β_3) são os componentes hierárquicos que mais contribuem para a diversidade regional de insetos herbívoros; iv. a riqueza de árvores exerce um efeito positivo na diversidade de diferenciação de insetos herbívoros entre árvores (β_1). Foram avaliadas a riqueza e abundância de insetos herbívoros (mastigadores e sugadores) e a altura, riqueza e densidade de plantas em cada FTS. A amostragem dos herbívoros associados às copas das árvores ocorreu no final da estação chuvosa. A comunidade de insetos herbívoros diferiu entre as FTSs, provavelmente refletindo as modificações florística e estruturais causadas pela influência de diferentes domínios em cada FTS. Um efeito positivo da altura e riqueza de árvores foi observado na riqueza e abundância de herbívoros mastigadores e sugadores, entretanto, o efeito positivo da densidade de árvores foi observado somente para os herbívoros sugadores. O aumento da complexidade estrutural com o incremento da altura e riqueza de árvores em florestas favorece a co-existência de um maior número de espécies de insetos herbívoros. Entretanto, a menor especialização alimentar dos mastigadores em relação aos sugadores possivelmente determinou a ausência de efeito da densidade de árvores na riqueza e abundância desses insetos. A partição aditiva da diversidade de insetos herbívoros demonstrou uma importante contribuição da diversidade de diferenciação entre FTSs (β_3) para a diversidade regional de herbívoros. A diversidade de diferenciação de insetos herbívoros entre árvores foi afetada positivamente pela riqueza de árvores, corroborando a importância da riqueza de árvores na diversidade de insetos herbívoros associada a uma floresta. As implicações deste estudo variam desde a necessidade de conservar as FTSs em distintos domínios vegetacionais até a necessidade de se empregar abordagens como a utilizada neste

estudo para outros grupos biológicos, a fim de determinar padrões gerais de diversidade e tornar eficaz futuros esforços para a manutenção da diversidade nas FTSs.

ABSTRACT – Vegetation structure determines the diversity of insect herbivores associated to the canopy of Tropical Dry Forests

LEAL, Camila Rabelo Oliveira. Ms. Ciências Biológicas. Universidade Estadual de Montes Claros. Fevereiro, 2013. Orientador: Dr. Frederico de Siqueira Neves.

This study aimed to test the following hypotheses in tropical dry forests (TDFs) inserted in three vegetation domains (Brazilian savanna, Brazilian savanna-Caatinga transition and Caatinga): i. the insect herbivores community differs among the TDFs evaluated; ii. the abundance and species richness of insect herbivores are positively related with height, richness and density of trees in TDFs; iii. the local diversity (α) and the differentiation diversity between TDFs (β_3) are the hierarchical components which most contribute to the regional diversity of insect herbivores (γ); iv. the tree richness has a positive effect on the differentiation diversity of insect herbivores between trees (β_1). The richness and abundance of insect herbivores (chewing and sap-sucking) as well as height, richness and density of plants was estimated in each TDF. Sampling of insect herbivores associated to the canopy of trees was carried in the end of wet season. Insect herbivores community differed among TDFs, probably reflecting the floristic and structural modifications caused by the influence of different domains in each TDF. A positive effect of height and richness of tree was observed on the richness and abundance of chewing and sap-sucking herbivores, however the positive effect of density of trees was observed only for sap-sucking herbivores. The increase of structural complexity with the increment of height and richness of trees in forests promotes the coexistence of a greater number of insect herbivores species. However, the lower feeding specialization of chewing herbivores in relate to the sap-sucking possibly determined the lack of tree density effect on richness and abundance of those insects. Additive diversity partitioning of insect herbivores showed an important contribution of differentiation diversity between TDFs (β_3) for regional diversity of herbivores. The differentiation diversity of insect herbivores between trees (β_1) was positively affected by tree richness, corroborating the importance of plant richness on insect herbivores diversity associated in a forest. The implications of this study vary from the need to conserve TDFs in distinct vegetation domains until the need to employ approaches as such as those used in this study to other biological groups, in order to determine general patterns of diversity and to become effective future efforts to maintain the diversity in TDFs.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	11
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	15
2.1 Áreas de Estudo.....	15
2.2 Amostragem de Insetos Herbívoros.....	17
2.3 Variáveis Explicativas: altura, riqueza e densidade de espécies arbóreas.....	19
2.4 Análises Estatísticas.....	19
3. RESULTADOS.....	22
4. DISCUSSÃO.....	35
5. CONCLUSÃO.....	41
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	42

1. INTRODUÇÃO

Os insetos representam o grupo mais numeroso e diversificado dentre os organismos que compõe a biodiversidade global (Erwin 1989, Greenwood 1987, May 2010, Basset et al. 2012a). Diversos hábitos alimentares são descritos para o grupo, incluindo representantes coprófagos, hematófagos, herbívoros, necrófagos, predadores, saprófagos, entre outros. Acredita-se que a íntima relação dos insetos com as plantas desencadeou a grande diversificação do grupo como um todo (Bernays & Graham 1988, Price 2002) e, dentre as guildas citadas, a composta pelos insetos herbívoros compreende o maior número de espécies (Bernays & Graham 1988, Bernays 1998, Basset et al. 2012a).

Nos ecossistemas terrestres, a maior diversidade de insetos herbívoros é encontrada nas florestas tropicais úmidas e, diversas hipóteses foram testadas para explicar esse padrão (Novotny et al. 2006, Lewinsohn & Roslin 2008, Ricklefs & Marquis 2012). Alternativamente, estudos que visam elucidar padrões de distribuição de insetos herbívoros em florestas tropicais secas (FTSs) são escassos (mas veja Cuevas-Reyes et al. 2004, Neves et al. 2010, 2013a, Silva et al. 2012), uma vez que os esforços direcionados para o conhecimento científico e a conservação dessas florestas são recentes (ver Sanchez-Azofeifa et al. 2005, Espírito-Santo et al. 2009, Quesada et al. 2009).

Uma das hipóteses propostas para justificar a elevada diversidade de insetos herbívoros nas florestas tropicais prediz que essa diversidade decorre da alta riqueza de árvores que essas florestas abrigam (Cuevas-Reyes et al. 2004, Wilf et al. 2005, Novotny et al. 2006, Lewinsohn & Roslin 2008, Sobek et al. 2009, Neves et al. 2013b). De acordo com esses autores, o aumento na riqueza de árvores determina um aumento da riqueza de insetos herbívoros e, mudanças nesse atributo entre florestas provocariam alterações na comunidade

desses insetos (Lewinsohn & Roslin 2008, Whitfeld et al. 2012). De maneira geral, estudos sugerem que os insetos herbívoros associados às florestas tropicais apresentam um baixo grau de especificidade por seus hospedeiros (Basset & Novotny 1999, Novotny et al. 2002, Weiblen et al. 2006, mas veja Dyer et al. 2007) e, dessa forma, o incremento na diversidade de árvores pode causar um aumento no espaço de nicho disponível em uma floresta (ver Ricklefs & Marquis 2012), fornecendo recursos tanto para a expansão do nicho de espécies já presentes (diminuindo a competição intra e interespecífica) como para o estabelecimento de novas espécies de insetos herbívoros (Lewinsohn & Roslin 2008, Novotny et al. 2012).

Alguns estudos utilizaram a densidade de árvores (Cuevas-Reyes et al. 2004) e as características intrínsecas às plantas hospedeiras, como fenologia (Greenwood 1987, Aide 1992, Filip et al. 1995, Novotny et al. 2003, Sloan et al. 2006, Espírito-Santo et al. 2012), qualidade nutricional (Boege 2005), defesas anti-herbívoro (Coley 1988, Becerra 1997, 2007, Fagundes et al. 2005, Carmona et al. 2011, Silva et al. 2012, Oliveira et al. 2012, Queiroz et al. 2012) e complexidade estrutural (Strong et al. 1984, Espírito-Santo et al. 2007, Neves et al. 2013b), para inferir a respeito da diversidade de insetos herbívoros e/ou herbivoria em habitats ou plantas hospedeiras. Entretanto, abordagens que visam compreender padrões de distribuição de insetos herbívoros em distintas escalas espaciais são escassas e diminuem o sucesso de ações que visam à conservação da biodiversidade.

A partição aditiva da diversidade permite a análise de padrões de diversidade em várias escalas hierárquicas, identificando qual escala representa a principal fonte de diversidade (Lande 1996, Veech et al. 2002, Ribeiro et al. 2008). A partição aditiva, em contraste com a multiplicativa, permite a comensuração das diversidades α (diversidade local) e β (diferenciação da diversidade entre locais) e, devido os valores apresentarem a mesma unidade (número médio de espécies), essas diversidades podem ser diretamente comparadas

(Veech et al. 2002, Crist et al. 2003, mas veja Veech & Crist 2010a, 2010b, Chao et al. 2012). Proposta primeiramente por Lande (1996), essa abordagem propõe a análise da contribuição das diversidades α e β na diversidade regional (γ) em distintas escalas amostrais temporais e/ou espaciais (Crist et al. 2003). Uma vez que os padrões de diversidade de espécies podem variar de acordo com a escala, a partição aditiva permite decompor a diversidade em diversos níveis hierárquicos: $\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2 + \beta_3 \dots + \beta_n$, onde n representa o número de escalas do estudo (Veech et al. 2002). Apesar de essa análise ser criticada por não mostrar os mecanismos responsáveis pelos padrões observados, a perda dos habitats naturais ocorre de maneira rápida e desenfreada e, dessa forma, o entendimento da distribuição de espécies em diferentes escalas espaciais se torna uma ferramenta bastante eficiente para gerar medidas efetivas de conservação (Ribeiro et al. 2008).

No Brasil, grandes áreas disjuntas de FTSs são encontradas em complexos de vegetação, do nordeste do País até o estado de Minas Gerais (Pennington et al. 2000, Werneck et al. 2011), inseridos em diferentes domínios vegetacionais, como a Caatinga e o Cerrado (Prado & Gibbs 1993, Särkinen et al. 2011, Werneck et al. 2011, Coelho et al. 2012). Essas florestas ocorrem em áreas com solos férteis (Pennington et al. 2000), baixa precipitação anual, média de 600-2000 mm/ano (Murphy & Lugo 1986, Pennington et al. 2000, Sanchez-Azofeifa et al. 2005), e temperatura média anual de aproximadamente 25° C (Sanchez-Azofeifa et al. 2005). Segundo Sanchez-Azofeifa e colaboradores (2005) pelo menos três meses são secos, com precipitação inferior a 100 mm/mês. As FTSs são dominadas por árvores decíduas (Sanchez-Azofeifa et al. 2005) e, um aumento na perda de folhas é observado com a redução das chuvas (Pennington et al. 2000).

Variações nas características edáficas e climáticas entre os diferentes domínios vegetacionais podem acarretar mudanças na estrutura e composição florística entre as FTSs

(Murphy & Lugo 1986, Särkinen et al. 2011, Werneck et al. 2011) e, conseqüentemente, afetar a comunidade de insetos herbívoros associada (Price 2002, Crist et al. 2006, Lewinsohn & Roslin 2008). As FTSs com estrutura e padrões na composição florística semelhantes (que compartilham gêneros e famílias de plantas) devem apresentar comunidades de insetos herbívoros similares, ou seja, com baixa diferenciação da diversidade entre elas (Novotny et al. 2002). Alternativamente, FTSs que sustentam uma alta riqueza de árvores podem apresentar grande diferenciação da diversidade de herbívoros entre plantas hospedeiras e, também, entre locais dentro da floresta, uma vez que a distribuição das espécies de plantas não é agregada (Janzen 1970) e alguns herbívoros podem exibir preferência alimentar por um número restrito de gêneros e/ou espécies de plantas (Novotny et al. 2002).

O objetivo do presente estudo foi descrever a estrutura da comunidade de insetos herbívoros em FTSs presentes em três domínios vegetacionais: Cerrado, transição Cerrado-Caatinga e Caatinga. Além disso, os efeitos da estrutura florestal na riqueza e abundância de insetos herbívoros e a distribuição espacial da diversidade desses insetos foram avaliados. Dessa forma, as seguintes hipóteses foram propostas: i. a comunidade de insetos herbívoros difere entre as FTSs avaliadas; ii. a riqueza e abundância de insetos herbívoros são positivamente relacionadas com a altura, riqueza e densidade de árvores em FTSs; iii. a diversidade local (α) e a diversidade de diferenciação entre FTSs (β_3) são os componentes hierárquicos que mais contribuem para a diversidade total de insetos herbívoros; iv. a riqueza de árvores exerce um efeito positivo na diversidade de diferenciação de insetos herbívoros entre árvores (β_1).

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Áreas de estudo

Neste estudo foram selecionadas áreas de florestas tropicais secas (FTSs) inseridas em três domínios vegetacionais: o Cerrado, a região de transição entre os biomas Cerrado-Caatinga e a Caatinga (Fig. 1).

A FTS inserida no Cerrado esta localizada na Serra do Cipó, no centro do Estado de Minas Gerais. A Serra do Cipó encontra-se na região sul da Cadeia do Espinhaço e possui como principais formações vegetais o Cerrado sentido restrito e os Campos Rupestres de altitude (Coelho et al. 2012). A Serra do Cipó apresenta fragmentos de FTSs em diferentes estágios de sucessão, como intermediário (43°36'09.3" W e 19°20'24"S; sob proteção há pelo menos 15 anos) e tardio (43°36'23"W e 19°19'44.6"S; sob proteção há pelo menos 30 anos). Dentre as famílias de plantas presentes nessa FTS, Fabaceae, Malvaceae e Apocynaceae são as mais representativas em riqueza de espécies (Coelho et al. 2012). O clima na Serra do Cipó é mesotérmico (Peel et al. 2007), com verões chuvosos e invernos secos, a precipitação média anual é de 1500 mm e a temperatura média anual entre 17.4-19.9°C (Giulietti et al. 1987).

A FTS inserida na região de transição entre os domínios da Caatinga e do Cerrado esta localizada no Parque Estadual da Mata Seca (44°04'12" W e 14°48'36" S), norte do Estado de Minas Gerais. O Parque da Mata Seca foi criado no ano de 2000 e localiza-se no município de Manga (Vale do Médio São Francisco), com área total de 15.466,44 ha. FTSs em diferentes estágios de regeneração (inicial, intermediário e tardio) cobrem a maior parte do PEMS, mas pequenas porções de Cerrado também são encontradas. Segundo Madeira et al.

(2009), Fabaceae, Bignoniaceae e Euphorbiaceae são as famílias de plantas com maior riqueza de espécies nessa área de estudo. O clima predominante na região é do tipo Aw, com verões chuvosos e invernos secos (Peel et al. 2007). A precipitação média anual é de 871 mm e a temperatura média anual é de 24.4° C (Antunes 1994). Para maiores informações a respeito dessa área de estudo veja Madeira e colaboradores (2009).

Por fim, a FTS inserida nos domínios da Caatinga está localizada no Monumento Natural Grota do Angico e na Fazenda São Pedro, ambas no Estado de Sergipe. O Monumento Grota do Angico é uma unidade de conservação de proteção integral criada em 2007 com uma área de aproximadamente dois mil hectares, situada no Alto Sertão Sergipano, entre os municípios de Poço Redondo e Canindé de São Francisco (37°47'22" W e 09°39'36" S). Nessa área são encontrados remanescentes de FTSs no estágio intermediário do processo de regeneração natural, sem registro de intervenções humanas há mais de cinco anos. A Fazenda São Pedro (10°02'S 37°24'W) possui uma FTS bem preservada em estágio tardio de sucessão, com aproximadamente 30 anos sem registro de intervenções humanas e área total de aproximadamente 115 ha. As famílias de plantas mais representativas em riqueza de espécies na FTS desse domínio são Euphorbiaceae, Anacardiaceae, Fabaceae e Malvaceae (Figueiredo 2012). O índice de pluviosidade para essas duas FTSs varia entre 300 e 700 mm/ano e a temperatura média anual é de 26° C. A estação seca compreende aproximadamente oito meses e a estação chuvosa concentra-se entre os meses de abril e agosto. O clima varia de Megatérmico Semiárido ao Megatérmico árido (Ribeiro et al. 2013).

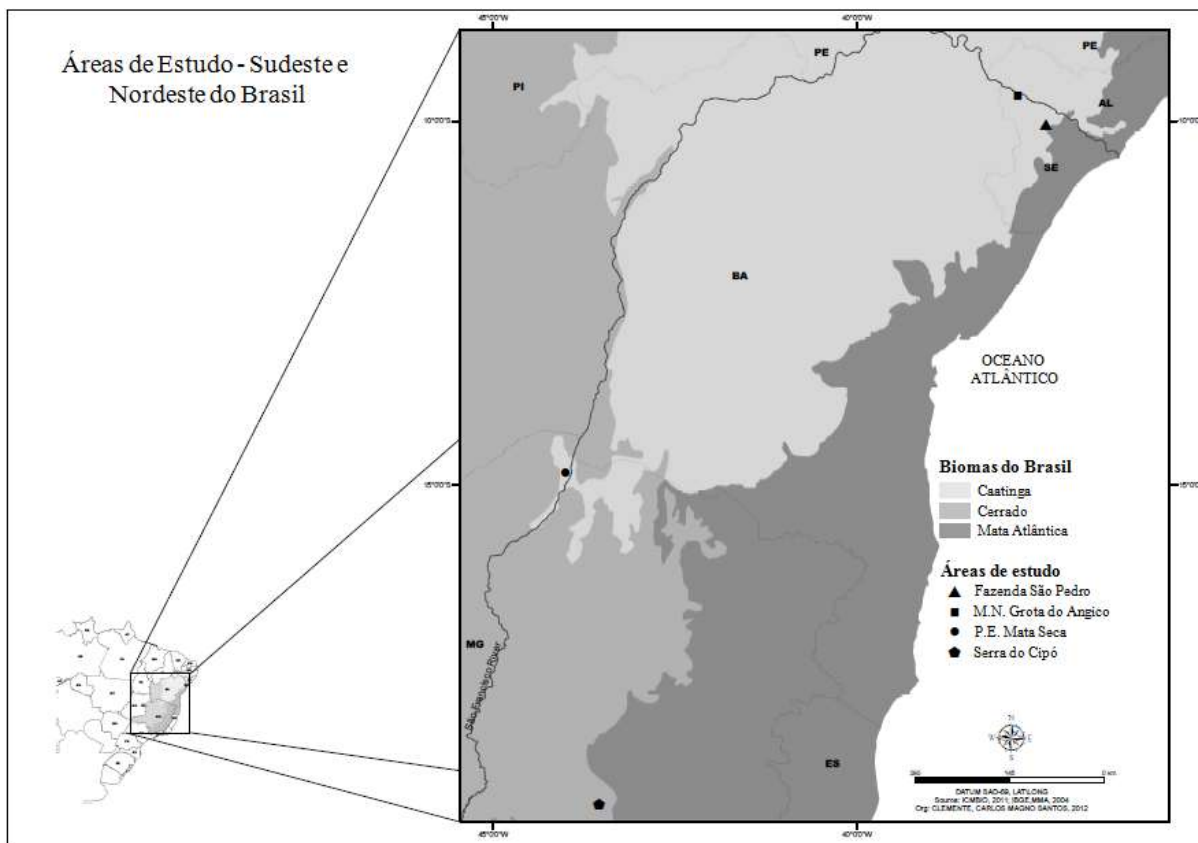


Figura 1. Distribuição das Florestas Tropicais Secas (FTS) amostradas neste estudo em três domínios vegetacionais no sudeste e nordeste do Brasil: Cerrado (Serra do Cipó), transição Cerrado-Caatinga (Parque Estadual da Mata Seca) e Caatinga (Fazenda São Pedro e Monumento Natural Grota do Angico).

2.2 Amostragem de insetos herbívoros

Em cada região foram dispostas parcelas de 20x50 m (cinco no Cerrado, cinco na transição entre biomas e dez na Caatinga) a uma distância de pelo menos 50 m uma da outra. Em cada parcela foram selecionadas entre cinco e quinze árvores para a amostragem de insetos herbívoros. As árvores selecionadas apresentavam uma distância mínima entre si de

dez metros e o diâmetro à altura do peito (DAP) mínimo de cinco centímetros. Um total de 200 árvores foi amostrado (75 no domínio do Cerrado, 75 no domínio da transição entre biomas e 50 nas FTSs inseridas nos domínios da Caatinga).

Os insetos herbívoros associados às copas das árvores foram amostrados no final da estação chuvosa (fevereiro para as regiões do Cerrado e da transição; julho para a região da Caatinga). O acesso às copas das árvores com altura igual ou inferior a sete metros foi realizado com o uso de uma escada regulável. As copas das árvores com altura superior a sete metros foram acessadas através da técnica de escalada livre em corda (ver Neves et al. 2010). A técnica de batimento da folhagem com auxílio do guarda-chuva entomológico (Basset 1999, modificado por Ribeiro et al. 2005) foi empregada para a amostragem dos insetos presentes nas copas das árvores. O método consiste na escolha de três ramos de tamanhos semelhantes e localizados em diferentes regiões da copa, a fim de homogeneizar os efeitos de variações microclimáticas (Neves et al. 2010, 2013ab, Silva et al. 2012). Em seguida, com o auxílio de um bastão de madeira, foram realizadas dez batidas em cada ramo, totalizando 30 batidas por árvore.

O material amostrado foi levado ao laboratório, no qual os insetos foram agrupados em duas guildas alimentares (mastigadores e sugadores) (Neves et al. 2013ab), separados em morfoespécies e identificados até o menor nível taxonômico possível. Como mastigadores foram considerados os indivíduos adultos pertencentes à ordem Coleoptera, os adultos e ninfas pertencentes à ordem Orthoptera e as larvas pertencentes à ordem Lepidoptera (Rafael et al. 2012). Como sugadores foram considerados indivíduos imaturos e adultos das subordens Auchenorrhyncha, Sternorrhyncha e Heteroptera (Rafael et al. 2012). Somente as famílias com hábitos alimentares predominantemente herbívoro foram incluídas nas análises (Borror et al. 2002).

2.3 Variáveis explicativas: altura, riqueza e densidade de espécies arbóreas

A altura das árvores selecionadas para amostragem de insetos herbívoros foi medida pelo uso de uma trena (50 m). O equipamento foi conduzido até a parte superior da copa da árvore para mensurar a distância até o solo.

Um levantamento fitossociológico foi realizado nas parcelas amostrais. As folhas e o material reprodutivo disponível foram coletados de todas as árvores com DAP mínimo de cinco centímetros inseridas nas parcelas. O material botânico coletado foi prensado e, posteriormente, utilizado para identificação dos espécimes até o menor nível taxonômico possível. A riqueza e a densidade das espécies vegetais por parcela foram contabilizadas após a identificação dos indivíduos.

2.4 Análises estatísticas

Uma análise de escala multidimensional não métrica (NMDS) foi realizada para testar a dissimilaridade da comunidade de insetos herbívoros entre as FTSSs. Na NMDS, as parcelas das FTSSs foram comparadas e ordenadas a partir da densidade de indivíduos por família de insetos herbívoros, utilizando o índice de Bray-Curtis. A ordenação das parcelas ocorreu pela dissimilaridade de suas matrizes e, um procedimento de permutação não paramétrico (ANOSIM) foi aplicado para testar a significância dos grupos formados na NMDS (Hammer et al. 2001). O valor de R foi obtido e os padrões de similaridade entre as famílias de herbívoros nas FTSSs estudadas foram determinados. A contribuição por família de insetos herbívoros para a formação dos grupos obtidos na NMDS foi calculada através da

porcentagem de similaridade - SIMPER (Hammer et al. 2001). As análises foram desenvolvidas no software PAST (Hammer et al. 2001).

Para verificar se a riqueza e a abundância de insetos herbívoros são influenciadas pela altura, riqueza e densidade de árvores e pelo domínio vegetacional foram construídos modelos lineares generalizados (GLMs). A riqueza e a abundância de insetos herbívoros mastigadores e sugadores foram utilizadas como variável resposta e a altura da árvore, riqueza e densidade de árvores, o domínio no qual a FTS está inserida e as interações altura da árvore x domínio, riqueza de árvores x domínio e densidade de árvores x domínio como variáveis explicativas. Os modelos construídos foram submetidos a uma análise de resíduos para a adequação da distribuição de erros (Crawley 2007). Posteriormente, a análise de contraste foi empregada nos modelos significativos a fim de unir os níveis de variáveis explicativas que não diferiam significativamente (Crawley 2007). Os modelos finais obtidos foram comparados com um modelo nulo a fim de testar sua significância. As análises foram desenvolvidas no software R (R Development Core Team 2012).

Para testar a contribuição dos componentes hierárquicos nos padrões de diversidade de insetos herbívoros nas FTSs foi realizada a análise de partição aditiva da diversidade. Neste estudo, a diversidade regional (γ) foi particionada em quatro componentes na escala de diversidade espacial: α (diversidade média de insetos herbívoros por árvore); β_1 (diferenciação média de insetos herbívoros entre árvores); β_2 (diferenciação média de insetos herbívoros entre parcelas); e β_3 (diferenciação média de insetos herbívoros entre FTSs). A contribuição observada para esses componentes foi calculada a partir da riqueza de espécies (Crist et al. 2003, Jost et al. 2010) com auxílio do pacote *vegan*. Para testar a significância estatística dos componentes de diversidade observados foi construído um modelo nulo a partir de 1000 aleatorizações baseadas nas espécies (ver Crist et al. 2003) e um valor de p foi obtido

para cada componente. As análises foram desenvolvidas no software R (R Development Core Team 2012).

Para testar o efeito da riqueza de árvores na diferenciação da diversidade de insetos herbívoros entre árvores (β_1) foi realizada uma partição aditiva da diversidade por FTS. Nessa escala, os componentes de diversidade obtidos foram: α (diversidade de insetos herbívoros média por árvore); β_1 (diferenciação média de insetos herbívoros entre árvores); e β_2 (diferenciação média de insetos herbívoros entre parcelas). O valor de β_1 foi obtido por árvore, para atender a um dos pressupostos para a construção de GLM (repetição), da seguinte maneira: $\beta_1 = \alpha_2 - R$, onde α_2 é a diversidade média de insetos herbívoros por parcela e R é a riqueza bruta de insetos herbívoros por árvore. Posteriormente, o valor médio de β_1 foi calculado por parcela. Dessa forma, um GLM foi construído utilizando o valor médio de β_1 por parcela como variável resposta e a riqueza de árvores por parcela, a FTS e a interação riqueza de árvores x domínio como variáveis explicativas. O modelo mínimo adequado foi obtido a partir da exclusão das variáveis explicativas não significativas e, posteriormente, foi submetido às análises de resíduos e de contraste para obtenção do modelo final (Crawley 2007). A significância do modelo final foi testada pela comparação com um modelo nulo. As análises foram desenvolvidas no Software R (R Development Core Team 2012).

3. RESULTADOS

Um total de 472 insetos herbívoros pertencentes a 147 morfo-espécies foram amostrados nas copas das árvores presentes nas florestas tropicais secas (FTSs) (Tabela1). A FTS inserida na região de transição apresentou o maior número de morfo-espécies de insetos herbívoros (70: 46 mastigadores e 24 sugadores), seguida pela FTS inserida no Cerrado (58: 36 mastigadores e 22 sugadores) e, por último, com um menor número de morfo-espécies, a FTS inserida na Caatinga (19: 15 mastigadores e 4 sugadores). Nenhuma morfo-espécie foi encontrada em comum às FTSs estudadas e, somente as FTSs inseridas no Cerrado e na região de transição Cerrado-Caatinga compartilharam morfo-espécies (12 mastigadores e 6 sugadores). A FTS inserida no cerrado apresentou um total de 40 morfo-especies exclusivas; na FTS inserida na região de transição foram observadas 52 morfo-espécies exclusivas; por fim, as 19 morfo-espécies amostradas na FTS inserida na Caatinga foram exclusivas.

A partir dos resultados obtidos na NMDS verificamos que a comunidade de insetos herbívoros difere significativamente entre as FTSs estudadas (Fig. 2). Através da análise de SIMPER, as famílias Curculionidae e Chrysomelidae foram identificadas como principais contribuintes (~36%, Tabela 1) para o padrão de dissimilaridade observado.

Tabela 1. Riqueza e abundância de insetos herbívoros associados ao dossel em Florestas Tropicais Secas presentes em três domínios vegetacionais: Cerrado, região de transição Cerrado-Caatinga e Caatinga. A análise de SIMPER exhibe a contribuição de cada família para a ordenação das parcelas na NMDS (Fig. 2)

<i>Taxa</i>	Cerrado		Transição		Caatinga		Contribuição	Acumulada %
	R	A	R	A	R	A		
Curculionidae	19	129	13	20	2	4	26.82	32.9
Chrysomelidae	4	24	16	38	9	24	9.783	44.9
Ninfas	-	29	-	19	-	2	7.221	53.76
Hemiptera	-	29	-	19	-	2	7.221	53.76
Bruchinae	7	13	11	16	0	0	6.777	62.07
Cicadellidae	10	29	3	4	0	0	6.051	69.5
Larvas	-	18	-	11	0	0	5.135	75.8
Tingidae	1	3	4	15	2	2	4.025	80.73
Ninfa Orthoptera	0	0	-	1	-	15	2.763	84.12
Acanaloniidae	1	1	3	6	0	0	2.407	87.08
Tettigoniidae	2	2	3	4	2	2	1.386	88.78
Achilidae	2	4	1	2	0	0	1.257	90.32
Miridae	0	0	2	3	0	0	0.8528	91.37
Membracidae	2	2	2	2	1	1	0.8212	92.37
Buprestidae	2	2	2	2	0	0	0.7658	93.31
Cercopidae	0	0	2	3	1	1	0.7609	94.25
Cerambycidae	1	1	1	1	0	0	0.7488	95.16
Rhopalidae	2	2	1	1	0	0	0.5952	95.89
Lygaeidae	3	3	0	0	0	0	0.5824	96.61
Thyreocoridae	0	0	1	2	0	0	0.5782	97.32
Cixiidae	0	0	2	2	0	0	0.4311	97.85
Psyllidae	0	0	1	1	0	0	0.4024	98.34
Fulgoridae	0	0	1	1	0	0	0.4024	98.83
Procospidae	0	0	0	0	1	1	0.3562	99.27
Dictyopharidae	0	0	1	1	0	0	0.23	99.55
Phasmida	1	1	0	0	1	1	0.1924	99.79
Coreidae	1	1	0	0	0	0	0.172	100
Total	58	264	70	155	19	53	-	-

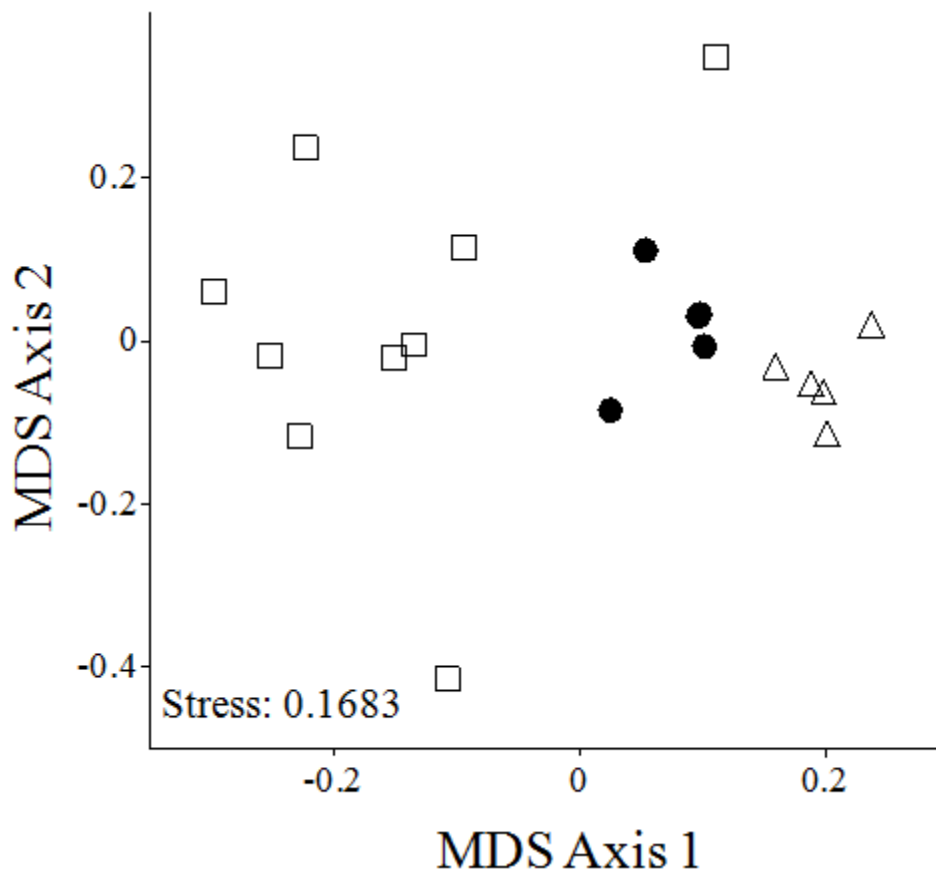


Figura 2. Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) das famílias de insetos herbívoros mastigadores e sugadores associados ao dossel de Florestas Tropicais Secas (FTS) amostrados em árvores presentes em três domínios vegetacionais: Cerrado, região de transição Cerrado-Caatinga e Caatinga. A distância entre os pontos foi calculada a partir do índice de Bray-Curtis. A fauna de insetos herbívoros difere significativamente entre as FTS ($p = 0.0019$; $R^2=0.3835$). Triângulos: Cerrado; Pontos: transição Cerrado-Caatinga; Quadrados: Caatinga.

A riqueza e a abundância de insetos herbívoros diferiram entre as FTSs (Tabela 2, Fig. 3), sendo que a maior riqueza e abundância de insetos herbívoros foram observadas nas árvores da FTS presente no cerrado (Fig. 3). A riqueza de mastigadores diferiu

significativamente entre as FTSs (Fig 3A) e a abundância desses insetos foi maior na FTS presente no Cerrado quando comparado às presentes nos domínios da transição e da Caatinga (Fig. 3C). Tanto a riqueza quanto a abundância de herbívoros sugadores diferiram significativamente entre as FTSs, seguindo o gradiente Cerrado > transição > Caatinga (Fig. 3B e 3D, respectivamente).

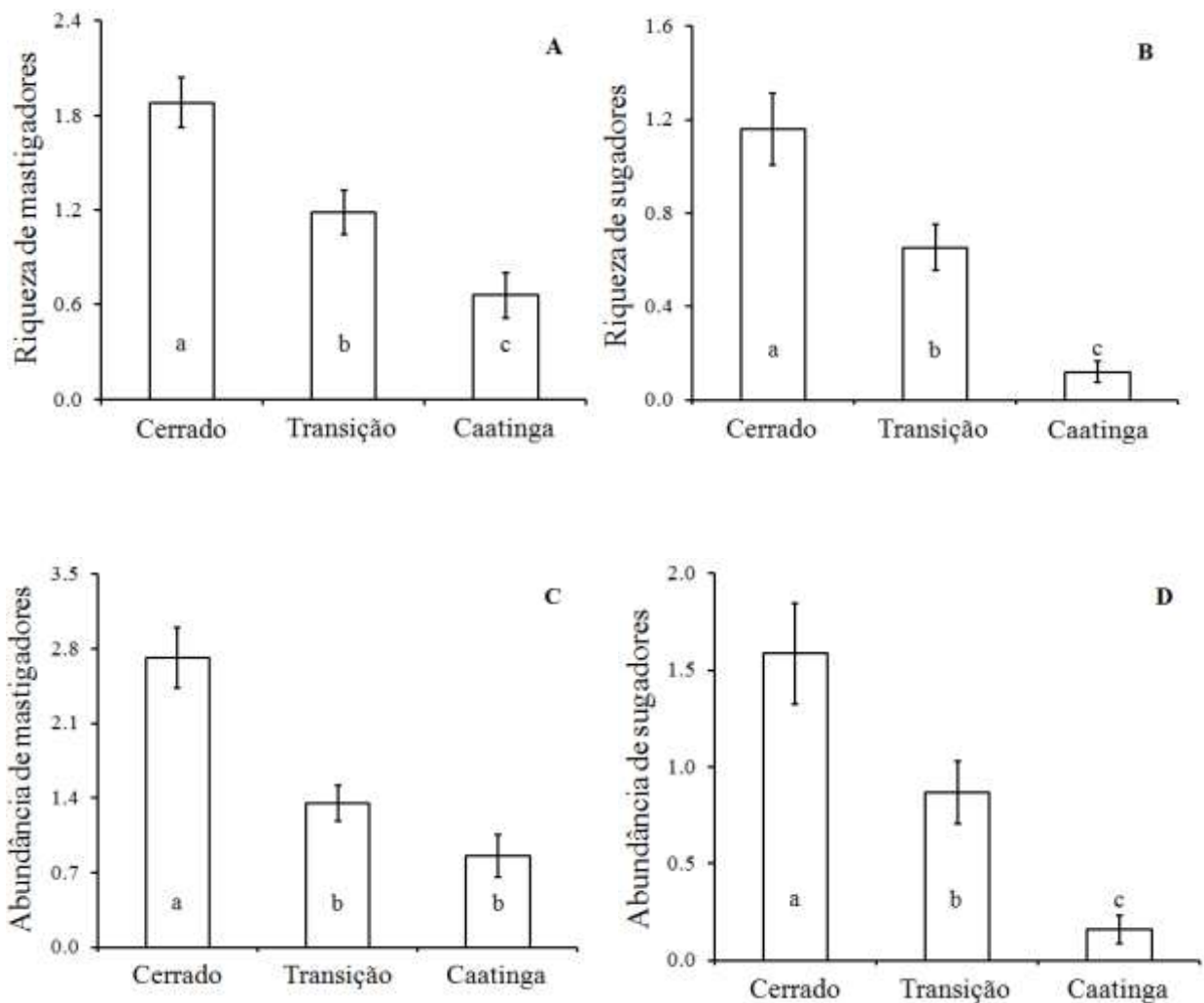


Figura 3. Riqueza e abundância média de insetos herbívoros por árvore (\pm EP) amostrados em Florestas Tropicais Secas presentes em três domínios vegetacionais: Cerrado, região de transição Cerrado-Caatinga e Caatinga. (A e C) insetos herbívoros mastigadores, (B e D)

insetos herbívoros sugadores. Letras diferentes representam grupos significativamente distintos ($p < 0.05$).

Tabela 2. Modelos lineares generalizados (GLMs) construídos para testar a riqueza e abundância de insetos herbívoros e a diversidade de diferenciação de insetos herbívoros entre árvores (β_1) em Florestas Tropicais Secas (FTS) presentes em três domínios vegetacionais: Cerrado, região de transição Cerrado-Caatinga e Caatinga. * $p < 0.05$ ** $p < 0.001$

Escala	Variável Resposta	Distribuição de Erros	Variável Explicativa	df	Deviance	<i>P</i>	Residual Deviance
Árvore	Riqueza de mastigadores	Quasipoisson	Altura das árvores	1	3.102	0.10503	281.64
			Domínio	2	37.021	** 1.56 e-07	244.62
			Altura das árvores*Domínio	2	18.916	* 0.0003	225.701
	Abundância de mastigadores	Quasipoisson	Altura das árvores	1	2.298	0.29902	433.92
			Domínio	2	69.905	** 7.484 e-08	363.687
			Altura das árvores*Domínio	2	19.162	* 0.01113	344.525
	Riqueza de sugadores	Quasipoisson	Altura das árvores	1	5.554	0.06468	271.886
			Domínio	2	55.934	** 9.218 e-12	215.897
			Altura das árvores*Domínio	2	7.035	* 0.04093	208.897
	Abundância de sugadores	Quasipoisson	Altura das árvores	1	6.885	0.07261	425.39
			Domínio	2	84.72	** 2.445 e-09	340.67
			Altura das árvores*Domínio	2	14.496	* 0.03361	326.17
Parcela	Riqueza de mastigadores	Poisson	Riqueza de árvores	1	82.051	** 2.2 e-16	145.665
			Densidade de árvores	1	2.925	0.08742	142.74
	Abundância de mastigadores	Quasipoisson	Riqueza de árvores	1	78.439	** 2.251 e-05	252.24
			Densidade de árvores	1	0.231	0.818	252.01
	Riqueza de sugadores	Poisson	Riqueza de árvores	1	34.951	3.381 e-09	145.255

Continuação tab. 2

Escala	Variável Resposta	Distribuição de Erros	Variável Explicativa	df	Deviance	<i>P</i>	Residual Deviance
	Riqueza de sugadores	Poisson	Densidade de árvores	1	15.598	** 7.834 e-05	129.657
	Abundância de sugadores	Poisson	Riqueza de árvores	1	47.554	** 5.351 e-12	202.256
			Densidade de árvores	1	40.873	** 1.625 e-10	161.384
	β_1	Quasipoisson	Riqueza de árvores	1	52.996	**0.0004	71.953
	β_1		Domínio	2	67.832	** 2.2 e-16	4.121
	β_1		Riqueza de árvores*Domínio	2	0.83	0.5382	7.34

O efeito da altura das árvores só foi observado na riqueza e abundância de herbívoros na interação com o domínio vegetacional (Tabela 2). Na FTS inserida nos domínios do Cerrado, a riqueza de herbívoros mastigadores e a riqueza e a abundância de herbívoros sugadores foram afetados positivamente pela altura das árvores, entretanto, um efeito negativo da altura das árvores foi observado na abundância de herbívoros mastigadores nessa FTS (Tabela 3). Para a FTS inserida nos domínios da transição entre biomas, a riqueza e a abundância de herbívoros mastigadores e sugadores foram afetados positivamente pela altura das árvores (Tabela 3). Por fim, tanto a riqueza quanto a abundância de insetos herbívoros mastigadores e sugadores foram positivamente afetados pela altura das árvores na FTS inserida nos domínios da Caatinga (Tabela 3).

A riqueza de árvores afetou positivamente a riqueza e a abundância de insetos herbívoros mastigadores e sugadores (Tabela 2 e 3), entretanto, o efeito da riqueza de árvores nesses herbívoros foi o mesmo para as FTSs estudadas. O efeito da densidade de árvores não foi observado na riqueza e abundância de insetos herbívoros mastigadores (Tabela 2). Um efeito positivo da densidade de árvores foi observado na riqueza e abundância dos herbívoros sugadores (Tabela 2 e 3).

Tabela 3. Relação entre a riqueza e abundância de insetos herbívoros mastigadores e sugadores e as características estruturais (altura: escala árvore; riqueza e densidade de árvores: escala parcela) em Florestas Tropicais Secas (FTSs) inseridas em três domínios vegetacionais (Cerrado, transição Cerrado-Caatinga e Caatinga). Para todas as análises as características estruturais da vegetação foram utilizadas como fonte e o domínio no qual a FTS está inserida foi utilizada como co-variável. * representa interação significativa com a co-variável.

Variável resposta	Fonte	Covariável		
		Cerrado	Transição Cerrado-Caatinga	Caatinga
Riqueza de Mastigadores	Altura da árvore*	$y = \exp(0.60615 + 0.00265*x)$	$y = \exp(0.02024 + 0.01102*x)$	$y = \exp(-2.86726 + 0.33091*x)$
Abundância de Mastigadores		$y = \exp(1.03299 - 0.00429*x)$	$y = \exp(0.21192 + 0.00902*x)$	$y = \exp(-2.18405 + 0.28034*x)$
Riqueza de Sugadores		$y = \exp(-1.08523 + 0.15419*x)$	$y = \exp(-0.50495 + 0.0058*x)$	$y = \exp(-2.62339 + 0.07657*x)$
Abundância de Sugadores		$y = \exp(-1.11882 + 0.1946*x)$	$y = \exp(-0.33284 + 0.01383*x)$	$y = \exp(-2.76554 + 0.13761*x)$
		Equação geral		
Riqueza de Mastigadores	Riqueza de árvores		$y = \exp(1.543071 + 0.063204*x)$	
Abundância de Mastigadores	Riqueza de árvores		$y = \exp(1.98836 + 0.05425*x)$	
Riqueza de Sugadores	Riqueza de árvores		$y = \exp(1.050405 + 0.056535*x)$	
	Densidade de árvores		$y = \exp(-0.011066 + 0.018167*x)$	
Abundância de Sugadores	Riqueza de árvores		$y = \exp(1.349033 + 0.0567018*x)$	
	Densidade de árvores		$y = \exp(-0.338568 + 0.023604*x)$	

Com base na partição aditiva da diversidade de insetos herbívoros observamos uma contribuição para a diversidade regional acima do esperado ao acaso dos componentes α (diversidade média de insetos herbívoros por árvore) e β_3 (diferenciação média de insetos herbívoros entre FTSs) e menor que o esperado ao acaso dos componentes β_1 (diferenciação média de insetos herbívoros entre árvores) e β_2 (diferenciação média de insetos herbívoros entre parcelas) (Fig. 4). Dentre os componentes de diversidade mensurados neste estudo, o α foi o componente que menos contribuiu para o γ (apesar de sua contribuição acima do esperado) e o componente que mais contribuiu para o γ foi o β_3 (diferenciação entre as FTSs inseridas nos distintos domínios), com uma contribuição total de 62.6% (Fig. 4).

A partir da partição aditiva da diversidade realizada por FTS e da obtenção do valor médio de β_1 (diferenciação média de insetos herbívoros entre árvores) por parcela, verificamos que o componente β_1 diferiu significativamente entre as FTSs (Tabela 2, Fig. 5), com maior diferenciação da diversidade de insetos herbívoros entre as árvores na FTS inserida na região de transição (Fig. 5A). Além disso, um efeito positivo da riqueza de árvores foi observado no componente β_1 (Tabela 2, Fig 5B).

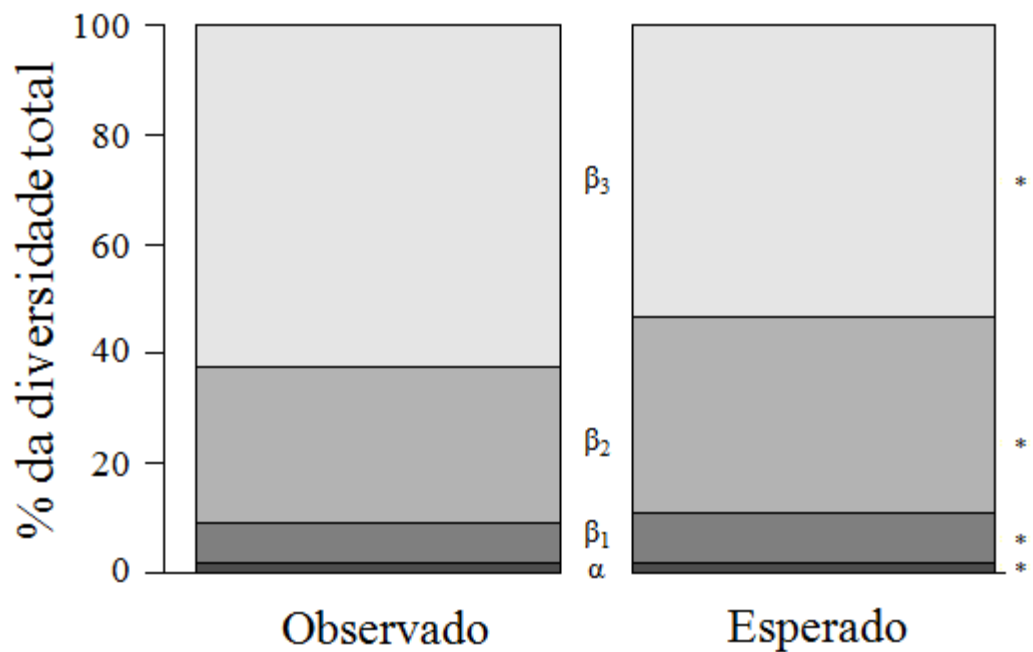


Figura 4. Contribuição percentual dos componentes hierárquicos na diversidade total de insetos herbívoros associados ao dossel de Florestas Tropicais Secas (FTS) inseridas em três domínios vegetacionais: Cerrado, região de transição Cerrado-Caatinga e Caatinga. As diversidades α (diversidade média por árvore), β_1 (diferenciação média da diversidade entre árvores), β_2 (diferenciação média da diversidade entre parcelas) e β_3 (diferenciação média da diversidade entre FTS) observadas foram comparadas com um modelo nulo construído a partir de 1000 aleatorizações baseadas nas espécies. Todos os componentes diferiram significativamente do modelo aleatório (* representa $p < 0.05$).

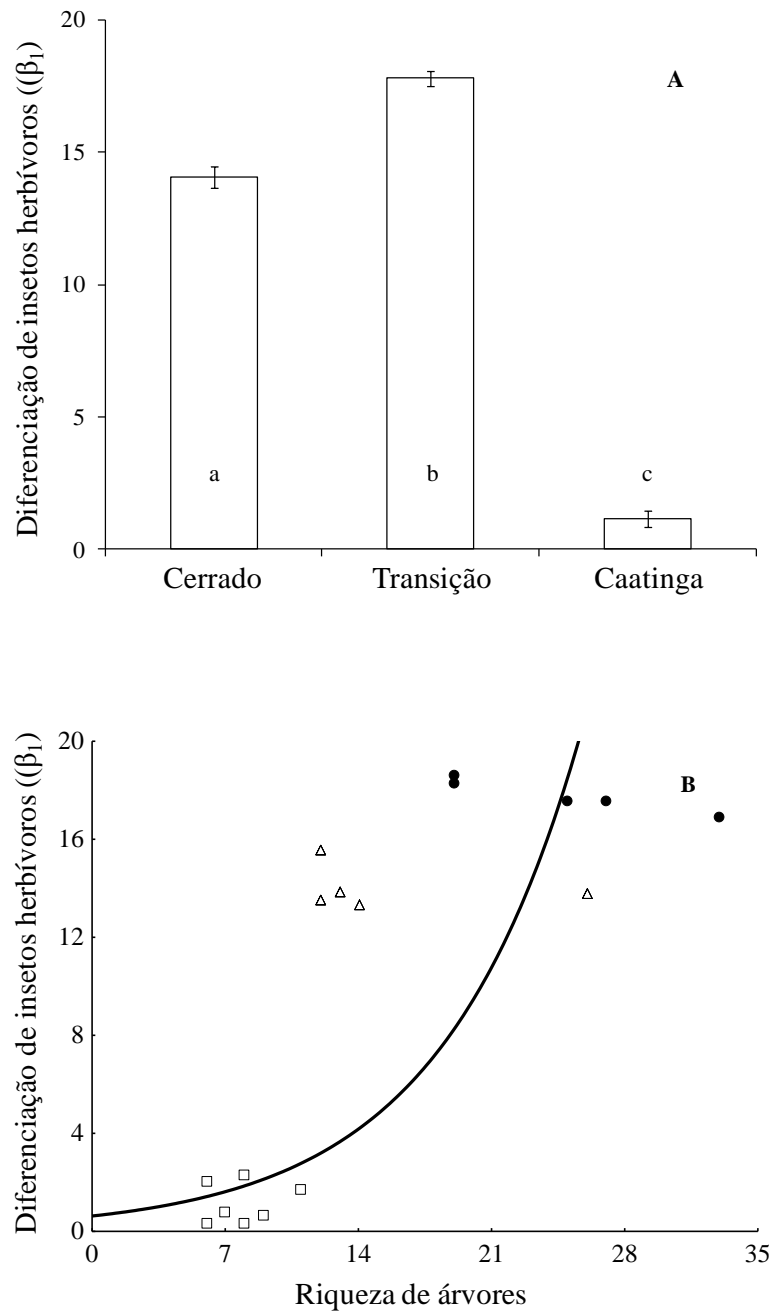


Figura 5. (A) Diferenciação da diversidade de insetos herbívoros entre árvores (β_1) nas copas de árvores de Florestas Tropicais Secas (FTSs) presentes em três domínios vegetacionais: Cerrado, região de transição Cerrado-Caatinga e Caatinga (letras diferentes representam $p < 0.05$). (B) Efeito da riqueza de árvores na diferenciação média da diversidade (β_1) de insetos

herbívoros associados a FTSs em três domínios vegetacionais (Equação da reta: $y = \exp(1.18411 + 0.06363*x)$). Triângulos: Cerrado; Pontos: transição Cerrado-Caatinga; Quadrados: Caatinga.

4. DISCUSSÃO

Diversos estudos demonstram modificações na comunidade de insetos herbívoros devido a mudanças na distribuição espacial de plantas hospedeiras (Leps et al. 2001, Weiblen et al. 2006, Espírito-Santo et al. 2012) e nas características estruturais da floresta (Basset 1996, Basset et al. 2012a, Neves et al. 2013ab). Entretanto, pouco se conhece da fauna de insetos herbívoros presente em florestas tropicais secas (FTSs) (ver Neves et al. 2010, 2013a), que é menos diversa à encontrada por estudos desenvolvidos em florestas tropicais úmidas (Novotny et al. 2002, Novotny et al. 2006, Basset et al. 2012a). Esse padrão se deve, provavelmente, às condições climáticas severas às quais as FTSs estão submetidas e a estrutura ambiental simplificada das florestas secas em contraste com as florestas úmidas, que apresentam um número maior de espécies de árvores e maior complexidade estrutural da vegetação (veja Murphy & Lugo 1986).

Segundo Leps e colaboradores (2001), plantas hospedeiras presentes em um mesmo habitat compartilham mais espécies de insetos herbívoros que hospedeiros em habitats diferentes, apesar da grande capacidade de dispersão registrada para esses insetos (Novotny et al. 2002). Uma vez que os insetos herbívoros podem colonizar plantas não relacionadas com história de vida convergente (veja Becerra 1997), a composição florística entre florestas pode justificar os padrões de similaridade da comunidade de insetos herbívoros (Novotny et al. 2002, Crist et al. 2006, Diniz et al. 2012). No presente estudo, as FTSs diferem em relação às famílias de plantas dominantes (ver Madeira et al. 2009, Coelho et al. 2012, Figueiredo 2012) e, dessa forma, a baixa similaridade florística entre as FTS pode ser um dos fatores que determina a dissimilaridade da fauna de insetos herbívoros entre essas florestas (ver Weiblen

et al. 2006). Em adição, as barreiras geográficas que separam as FTSs e a capacidade de dispersão do grupo em estudo devem ser consideradas ao comparar a fauna associada a cada floresta, uma vez que a maior similaridade da comunidade de herbívoros foi observada entre as FTSs mais próximas geograficamente (FTS inseridas no Cerrado e na transição Cerrado-Caatinga).

As FTSs inseridas na região de transição e no Cerrado apresentaram a maior riqueza e abundância de insetos herbívoros e, é possível que a combinação de diferentes mecanismos influencie a comunidade de herbívoros associada a essas FTSs. Lewinsohn e Roslin (2008) propuseram quatro componentes para explicar a alta diversidade de insetos herbívoros nas florestas tropicais: 1. maior número de espécies de plantas hospedeiras; 2. maior número de artrópodes por espécie de planta; 3. alta especificidade pelo hospedeiro; e, 4. elevada diversidade beta. Para as FTSs inseridas nos domínios da transição e do Cerrado, a maior riqueza de plantas, a maior riqueza e abundância de insetos herbívoros por árvore e a substituição de herbívoros entre as árvores parecem governar a riqueza e abundância de insetos herbívoros. O inverso do observado para as duas FTSs citadas parece determinar a menor riqueza e abundância de insetos herbívoros na FTS presente nos domínios da Caatinga. Além disso, alguns fenômenos regionais, como a severidade da estação seca, a velocidade e a temperatura do ar (veja Basset et al. 2011, Basset et al. 2012b) são mais imprevisíveis nas FTS inseridas na Caatinga, o que pode determinar uma menor riqueza de plantas e também de organismos associados.

O efeito positivo da altura e da riqueza de árvores foi observado na riqueza e abundância de herbívoros mastigadores e sugadores, entretanto, observamos o efeito positivo da densidade de árvores apenas na riqueza e abundância de herbívoros sugadores. A altura, riqueza e densidade de árvores representam a disponibilidade e diversidade de recursos

(alimento, sítio de oviposição, abrigo contra flutuações climáticas e inimigos naturais) para insetos herbívoros (Novotny et al. 2003, Campos et al. 2006, Neves et al. 2013a) e, dessa forma, a co-existência de um maior número de espécies pode ocorrer a partir do incremento de recursos em uma floresta (Novotny et al. 2012, Ricklefs & Marquis 2012). Em adição, os herbívoros sugadores são considerados mais especialistas no recurso utilizado se comparados aos herbívoros mastigadores (Neves et al. 2010, 2013a). Assim, variações na densidade de plantas hospedeiras podem afetar a disponibilidade de recursos para os herbívoros sugadores e, conseqüentemente, determinar a riqueza e abundância desses insetos em uma floresta (Neves et al. 2013a). Por outro lado, os herbívoros mastigadores são considerados mais generalistas (ver Novotny et al. 2002, Neves et al. 2010, 2013a) e, provavelmente, a variedade de recursos (riqueza de árvores) em uma floresta desempenhe um papel mais importante em determinar a riqueza e abundância desses insetos que a densidade na qual as árvores são encontradas (Novotny et al. 2006, Novotny et al. 2007, Ricklefs & Marquis 2012).

Na partição aditiva da diversidade, o distanciamento dos valores observados em relação ao valor esperado pelo modelo nulo é um indicativo de que mecanismos seletivos não aleatórios diferenciam desproporcionalmente a diversidade regional (γ) (Crist et al. 2003, Zvuloni et al. 2010). Na partição realizada, todos os componentes de diversidade diferenciaram dos valores esperados pelo modelo nulo. O valor abaixo do esperado para os componentes β_1 (diferenciação média de insetos herbívoros entre árvores) e β_2 (diferenciação média de insetos herbívoros entre parcelas) representa uma distribuição mais regular dos insetos herbívoros entre plantas hospedeiras e entre regiões dentro da mesma floresta. Em acordo com o estudo de Leps e colaboradores (2001), uma fauna de insetos herbívoros mais semelhante na mesma floresta já era esperada e, o baixo grau de monofagia exibidos pelos herbívoros em florestas tropicais e o uso de plantas com mesmos traços de história de vida

determinam juntos uma baixa diferenciação da diversidade de insetos herbívoros tanto entre plantas hospedeiras (β_1) como entre parcelas (β_2) no mesmo habitat.

Alternativamente, verificamos que os componentes α (diversidade média de insetos herbívoros por árvore) e β_3 (diferenciação média de insetos herbívoros entre FTSSs) apresentaram valores acima do esperado pelo modelo nulo. No geral, as árvores presentes nas FTSSs sustentaram uma baixa riqueza de insetos herbívoros e, isso reflete a baixa contribuição desse componente para a diversidade total de insetos herbívoros. Segundo Crist et al. (2003), uma baixa diversidade na escala local é acompanhada por uma alta diversidade na escala regional e representa uma agregação de espécies em manchas de recursos específicos ou em um habitat. No presente estudo, o β_3 foi o componente que apresentou a maior contribuição para a diversidade total de insetos herbívoros nas FTSSs, refletindo a alta substituição das espécies entre as FTSSs, resultado também observado na NMDS. Dessa forma, é possível que a influência de diferentes tipos vegetacionais promova características intrínsecas a cada FTS e, conseqüentemente, os insetos herbívoros exibam certo grau de especificidade a elas. Esse resultado corrobora o quarto componente proposto por Lewinsohn & Roslin (2008) (elevada diversidade beta entre florestas), entretanto, não tratamos a diversidade beta entre as florestas como “elevada” ou “baixa” (veja Beck et al. 2012), mas a tratamos como a principal fonte responsável pela diversidade total de insetos herbívoros entre as FTSSs estudadas. Por fim, a diversidade β_3 (entre FTSSs) maior que o acaso demonstra a força de fatores históricos-evolutivos, geográficos e clima estruturando a comunidade de herbívoros em escala regional.

O componente de diversidade β_1 demonstra a maneira como as espécies estão distribuídas entre as árvores hospedeiras, sendo uma medida indireta da especificidade dos insetos herbívoros (Novotny & Weiblen 2005, Dyer et al. 2007). Uma diferença nos valores de β_1 foi observada entre as FTSSs, com maior substituição de herbívoros entre as árvores

inseridas na região de transição entre biomas e menor entre as árvores inseridas na Caatinga. Parte das espécies de insetos herbívoros nas florestas tropicais é considerada relativamente rara (Novotny & Basset 2000, Basset et al. 2012a) e, a diferenciação de herbívoros entre as árvores pode ocorrer devido a uma menor chance de essas espécies serem re-amostradas. Entretanto, a baixa especificidade de insetos herbívoros nas florestas tropicais restringe a colonização desses insetos a um baixo número de espécies pertencentes a um ou mais gêneros (veja Novotny et al. 2002, Weiblen et al. 2006) e, dessa forma, é provável que o aumento no número de espécies de plantas acarrete um aumento na substituição de espécies de herbívoros entre elas. A relação positiva observada entre o componente β_1 e a riqueza de plantas corrobora essa afirmação, sugerindo que um aumento no número de espécies de plantas em uma floresta acarreta uma maior substituição de insetos herbívoros entre as plantas hospedeiras e, conseqüentemente, aumente a diversidade de herbívoros presente na floresta.

A biodiversidade não é distribuída de maneira homogênea entre os habitats que compõem o ecossistema e, estudos que demonstram sua distribuição em distintas escalas espaciais são de grande importância para a adoção de medidas efetivas de conservação. Os insetos herbívoros foram escolhidos como ferramenta de estudo para exibir a contribuição de diferentes escalas espaciais na diversidade total de organismos associados e, como esperado, a grande contribuição da diversidade entre as florestas tropicais secas (FTSs) reflete a importância da manutenção de seus vários fragmentos, sob influência de diferentes domínios vegetacionais, como medida que visa à conservação de um número maior de espécies. Sugerimos que a partição aditiva da diversidade deve ser empregada para outros grupos biológicos associados às FTSs, tanto invertebrados como vertebrados, a fim de relacionar os padrões de diversidade entre os grupos e de se obter um padrão mais consistente para manutenção das espécies e suas funções ecológicas.

As FTSs representam ecossistemas expostos a longos períodos de distúrbio intenso para o estabelecimento humano e de áreas de agricultura e, devido a fatores políticos e econômicos, os impactos de origem antrópica aumentam nessas florestas (Murphy & Lugo 1986, Sanchez-Azofeifa et al. 2005, Espírito-Santo et al. 2009). Informações relevantes como às apresentadas no presente estudo são necessárias para o entendimento da dinâmica das FTSs, uma vez que existe uma intensa discussão no Brasil, principalmente no norte do Estado de Minas Gerais, na qual os proprietários de terra visam intensificar o uso dessas florestas e colocar em risco sua flora e fauna. A mudança observada na estrutura da vegetação pode refletir as diferenças climáticas e edáficas às quais as FTSs estão submetidas, bem como diferenças na história de uso da terra e posterior regeneração sob influência de diferentes domínios vegetacionais. Como a diversidade de insetos herbívoros é influenciada pelas mudanças na estrutura da FTS e o domínio vegetacional no qual exerce uma influencia na estrutura da FTS, sugerimos que uma legislação apropriada para as FTSs deve ser elaborada, tendo como base os resultados de pesquisas científicas, a fim de regulamentar o uso dessas florestas.

5. CONCLUSÃO

Este é um dos primeiros estudos que investiga a contribuição de diferentes escalas espaciais na diversidade de insetos herbívoros em florestas tropicais secas (FTSs). Os resultados obtidos neste estudo mostram uma diferença na comunidade de insetos herbívoros entre FTSs inseridas em diferentes domínios vegetacionais e, em acréscimo, a importância dessa substituição de espécies para a manutenção da diversidade total de herbívoros em FTSs, corroborando as previsões de estudos conduzidos em florestas tropicais úmidas. Além disso, reforçamos o importante papel da riqueza de espécies de árvores na diversidade de insetos herbívoros presentes em uma floresta.

A FTS inserida na região de transição abriga uma maior diversidade tanto de árvores quanto de insetos herbívoros, indicando a importância de incluir florestas presentes em regiões de transição entre biomas para manutenção de um maior número de espécies. As implicações deste estudo variam desde a necessidade de conservar as FTSs espalhadas em distintos domínios vegetacionais até a necessidade de se empregar abordagens como a utilizada neste estudo para outros grupos biológicos, a fim de determinar padrões gerais de diversidade e tornar eficaz futuros esforços para a manutenção da diversidade nas FTSs. Uma vez que as condições climáticas entre as estações do ano e entre anos variam drasticamente nas FTSs e provocam alterações na estrutura dessas florestas, sugerimos a inclusão da escala temporal em estudos que visam à obtenção de padrões de diversidade de insetos herbívoros em fina escala.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aide TM (1992) Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24: 532-537.
- Antunes FZ (1994) Caracterização Climática – Caatinga do Estado de Minas Gerais. Informe Agropecuário 17:15-19.
- Basset Y (1996) Local communities of arboreal herbivores in Papua New Guinea: predictors of insect variables. *Ecology* 77: 1906-1919.
- Basset Y, Novotny V (1999) Species richness of insect herbivore communities on *Ficus* in Papua New Guinea. *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 477-499.
- Basset Y, Eastwood R, Sam L, Lohman DJ, Novotny V, Treuer T, Miller SE, Weiblen GD, Pierce NE, Bunyavejchewin S, Sakchoowong W, Kongnoo P, Osorio-Arenas MA (2011) Comparison of rainforest butterfly assemblages across three biogeographical regions using standardized protocols. *Journal of Research on the Lepidoptera* 44: 17-28.
- Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, Didham RK, Guilhaumon F, Missa O, Novotny V, Ødegaard F, Roslin T, Schmidl J, Tishechkin AK, Winchester NN, Roubik DW, Aberlenc HP, Bail J, Barrios H, Bridle JR, Castaño-Meneses G, Corbara B, Curletti G, Rocha WD, Bakker D, Delabie JHC, Dejean A, Fagan LL, Floren A, Kitching RL, Medianero E, Miller SE, Oliveira EG, Orivel J, Pollet M, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Schmidt JB, Sørensen L, Leponce M (2012a) Arthropod diversity in a Tropical Forest. *Science* 338: 1481-1484.
- Basset Y, Eastwood R, Sam L, Lohman DJ, Novotny V, Treuer T, Miller SE, Weiblen GD, Pierce NE, Bunyavejchewin S, Sakchoowong W, Kongnoo P, Osorio-Arenas MA

- (2012b) Cross-continental comparisons of butterfly assemblages in tropical rainforests: implications for biological monitoring. *Insect Conservation and Diversity*, doi: 10.1111/j.1752-4598.2012.00205.x
- Becerra JX (1997) Insects on plants: macroevolutionary chemical trends in host use. *Science* 276: 253-256.
- Becerra JX (2007) The impact of herbivore-plant coevolution on plant community structure. *PNAS* 104: 7483-7488.
- Beck J, Holloway JD, Khen CV, Kitching IJ (2012) Diversity partitioning confirms the importance of beta components in Tropical Rainforest Lepidoptera. *The American Naturalist* 180: 64-74.
- Bernays E, Graham M (1988) On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69: 886-892.
- Bernays EA (1998) Evolution of feeding behavior in insect herbivores. *BioScience* 48: 35-44.
- Boege K (2005) Herbivore attack in *Casearia nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture. *Oecologia* 143: 117-125.
- Borror DJ, Triplern CA, Johnson NF (2002) An introduction to the study of insects. Saunders College Publishing, New York, New York.
- Campos RI, Vasconcelos HL, Ribeiro SP, Neves FS, Soares JP (2006) Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. *Ecography* 29: 442-450.
- Carmona D, Lajeunesse MJ, Johnson MTJ (2011) Plant traits that predicts resistance to herbivores. *Functional Ecology* 25: 358-367.
- Chao A, Chiu CH, Hsieh TC (2012) Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93: 2037-2051.

- Coelho MS, Almada ED, Quintino AV, Fernandes GW, Santos RM, Sanchez-Azofeifa GA, Espírito-Santo MM (2012) Floristic composition and structure of a Tropical Dry Forest at different successional stage in the Espinhaço Mountains, southeastern Brazil. *Interciência* 37: 190-196.
- Coley PD (1988) Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* 74: 531-536.
- Colón SM, Lugo AE, González OMR (2011) Novel Dry Forests in southwestern Puerto Rico. *Forest Ecology and Management* 262: 170-177.
- Crawley MJ (2007) *Statistical computing- an introduction to data analysis using s-plus*. John Wiley & Sons, London, UK.
- Crist TO, Veech JA, Gering JC, Summerville KS (2003) Partitioning species diversity across Landscapes and Regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. *The American Naturalist* 162: 734-743.
- Crist TO, Pradhan-Devare SV, Summerville KS (2006) Spatial variation in insect community and species responses to habitat loss and plant community composition. *Oecologia* 147: 510-521.
- Cuevas-Reyes P, Quesada M, Hanson P, Dirzo R, Oyama K (2004) Diversity of gall-inducing insects in a Mexican Tropical Dry Forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *Journal of Ecology* 92: 707-716.
- Diniz S, Lewinsohn TM, Prado PI (2012) Comparing assemblages of Asteraceae and their insect herbivores under different land-use regimens. *Austral Ecology* 37: 419-428.
- Dyer LA, Singer MS, Lill JT, Stireman JO, Gentry GL, Marquis RJ, Ricklefs RE, Greeney HF, Wagner DL, Morais HC, Diniz IR, Kursar TA, Coley PD (2007) Host specificity of Lepidoptera in Tropical and Temperate forests. *Nature* 448: 696-700.

- Erwin TL (1989) Canopy arthropod biodiversity: a chronology of sampling techniques and results. *Revista Peruana de Entomología* 32: 71-77.
- Espírito-Santo MM, Neves FS, Andrade-Neto FR, Fernandes GW (2007) Plant architecture and meristem dynamics as the mechanisms determining the diversity of gall-inducing insects. *Oecologia* 153: 353-364.
- Espírito-Santo MM, Sevilha AC, Anaya FC, Barbosa R, Fernandes GW, Sanchez-Azofeifa GA, Scariot A, Noronha SE, Sampaio CA (2009) Sustainability of Tropical Dry Forests: two case studies in southeastern and central Brazil. *Forest Ecology and Management* 258: 922-930.
- Espírito-Santo MM, Neves FS, Fernandes GW, Silva JO (2012) Plant phenology and absence of sex-biased gall attack on three species of *Baccharis*. *Plos One* 7: *In press*.
- Fagundes M, Neves FS, Fernandes GW (2005) Direct and indirect interactions involving ants, insect herbivores, parasitoids, and the host plant *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae). *Ecological Entomology* 30: 28-35.
- Figueiredo PMFG (2012) Insetos arborícolas em áreas de Caatinga: efeitos da sucessão ecológica. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Sergipe, Aracajú, Sergipe.
- Filip V, Dirzo R, Maass JM, Sarukhan J (1995) Within- and among- year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican Tropical Deciduous Forest. *Biotropica* 27: 78-86.
- Giulietti AM, Menezes NL, Pirani JR, Meguro M, Wanderley MGL (1987) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Caracterização e lista das espécies. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 9: 1-151.
- Greenwood SR (1987) The role of insects in Tropical Forest food webs. *Ambio* 16: 267-271.

- Hammer O, Harper DAT, Ryan PD (2001) Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4: 1-9.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in Tropical Forests. *The American Naturalist* 104: 501-528.
- Jost L, DeVries P, Walla T, Greeney H, Chao A, Ricotta C (2010) Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity and Distributions* 16: 65-76.
- Lande R (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
- Leps J, Novotny V, Basset Y (2001) Habitat and successional status of plants in relation to the communities of their leaf-chewing herbivores in Papua New Guinea. *Journal of Ecology* 89: 186-199.
- Lewinsohn TM, Roslin T (2008) Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters* 11: 398-416.
- Madeira BG, Espírito-Santo MM, D'Ângelo-Neto S, Nunes YRF, Sanchez-Azofeifa GA, Fernandes GW, Quesada M (2009) Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a Tropical Dry Forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 201: 291-304.
- May RM (2010) Tropical arthropods species, more or less? *Science* 329: 41-42.
- Murphy PG, Lugo AE (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 621-658.
- Neves FS, Araújo LS, Fagundes M, Espírito-Santo MM, Fernandes GW, Sánchez-Azofeifa GA, Quesada M (2010) Canopy herbivory and insect herbivore diversity in a dry forest-savanna transition in Brazil. *Biotropica* 42: 112-118.

- Neves FS, Silva JO, Espírito-Santo MM, Fernandes GW (2013a) Insect Herbivores and Leaf Damage along Successional and vertical Gradients in a Tropical Dry Forest. *Biotropica* *In press*.
- Neves FS, Sperber CF, Campos RI, Soares JP, Ribeiro SP (2013b) Contrasting effects of sampling scale on insect herbivores distribution in response to canopy structure. *Revista de Biologia Tropical* 61: *In press*.
- Novotny V, Basset Y (2000) Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos* 89: 564-572.
- Novotny V, Basset Y, Miller SE, Weiblen GD, Bremer B, Cizek L, Drozd P (2002) Low host specificity of herbivorous insects in a Tropical Forest. *Nature* 416: 841-844.
- Novotny V, Basset Y, Kitching R (2003) Herbivore assemblages and their food resources. *Arthropods of tropical forests – spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy* (ed. by Y Basset, V Novotny, SE Miller and RL Kitching), pp. 40-53. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Novotny V, Weiblen GD (2005) From communities to continents: beta diversity of herbivorous insects. *Annales Zoologici Fennici* 42: 463-475.
- Novotny V, Drozd P, Miller SE, Kulfan M, Janda M, Basset Y, Weiblen GD (2006) Why are there so many species of herbivorous insects in Tropical Rainforests? *Science* 313: 1115-1118.
- Novotny V, Drozd P, Miller SE, Kulfan M, Janda M, Basset Y, Weiblen GD (2007) Response to comment on “Why are there so many species of herbivorous insects in Tropical Rainforests?”. *Science* 315: 1666.

- Novotny V, Miller SE, Hrcek J, Baje L, Basset Y, Lewis OT, Stewart AJA, Weiblen GD (2012) Insects on plants: explaining the paradox of low diversity within specialist herbivore guilds. *The American Naturalist* 179: 351-362.
- Oliveira KN, Espírito-Santo MM, Silva JO, Melo GA (2012) Ontogenetic and temporal variations in herbivory and defense of *Handroanthus spongiosus* (Bignoniaceae) in a Brazilian Tropical Dry Forest. *Environmental Entomology* 41: 541-550.
- Peel MC, Finlayson BL, MacMahon TA (2007) Update world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11: 1633-1644.
- Pennington RT, Prado DE, Pendry CA (2000) Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.
- Prado DE, Gibbs PE (1993) Patterns of species distributions in the Dry Seasonal Forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902-927.
- Price PW (2002) Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research* 17: 241-247.
- Queiroz ACM, Costa FV, Neves FS, Fagundes M (2012) Does leaf ontogeny lead to changes in defensive strategies against insect herbivores? *Arthropod-Plant Interactions* doi: 10.1007/s11829-012-9224-1.
- Quesada M, Sanchez-Azofeifa GA, Alvarez-Añorve M, Stoner KE, Avila-Cabadilla L, Calvo-Alvarado J, Castillo A, Espírito-Santo MM, Fagundes M, Fernandes GW, Gamon J, Lopezaraiza-Mikel M, Lawrence D, Morellato LPC, Powers JS, Neves FS, Rosas-Guerrero V, Sayago R, Sanchez-Montoya G (2009) Succession and management of Tropical Dry Forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258: 1014-1024.
- R Development Core Team (2012). R: a language and environment for statistical computing.

R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>

- Rafael JA, Melo GAR, Carvalho CJB, Casari AS, Constantino R Os Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia. Holos Editora, Ribeirão Preto, 2012. 796 p.
- Ramjohn IA, Murphy PG, Burton TM, Lugo AE (2012) Survival and rebound of Antillean Dry Forests: role of forests fragments. *Forest Ecology and Management* 284: 124-132.
- Ribeiro DB, Prado PI, Brown Jr KS, Freitas AVL (2008) Additive partitioning of butterfly diversity in a fragmented landscape: importance of scale and implications for conservation. *Diversity and Distributions* 14: 961-968.
- Ribeiro SP, Borges PAV, Gaspar C, Melo C, Serrano ARM, Amaral, J, Aguiar C, André G, Quartau JA (2005) Canopy insect herbivores in the Azorean Laurisilva forests: key host plant species in a highly generalist insect community. *Ecography* 28: 315-330.
- Ribeiro VA, Silva RN, Sousa-Souto L, Neves FS (2013) Fluctuating asymmetry and herbivory on *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L. P. Queiroz (Fabaceae) in pasture and secondary dry forest. *Acta Botanica Brasilica In press*.
- Ricklefs RE, Marquis RJ (2012) Species richness and niche space for temperate and tropical folivores. *Oecologia* 168: 213-220.
- Sanchez-Azofeifa GA, Quesada M, Rodríguez JP, Nassar JM, Stoner KE, Castillo A, Garvin T, Zent EL, Calvo-Alvarado JC, Kalacska MER, Fajardo L, Gamon JA, Cuevas-Reyes P (2005) Research priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica* 37: 477-485.
- Särkinen T, Iganci JRV, Linares-Palomino R, Simon MF, Prado DE (2011) Forgotten forests – issues and prospects in biome mapping using Seasonally Dry Tropical Forest as a case study. *BMC Ecology* 11: 11-27.

- Silva JO, Espírito-Santo MM, Melo GA (2012) Herbivory on *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest. *Arthropod-Plant Interactions* 6: 45-57.
- Sloan SA, Zimmerman JK, Sabat AM (2006) Phenology of *Plumeria alba* and its herbivores in a Tropical Dry Forest. *Biotropica* 39: 195-201.
- Sobek S, Steffan-Dewenter I, Scherber C, Tschardt T (2009) Spatiotemporal changes of beetle communities across a tree diversity gradient. *Diversity and Distributions* 15: 660-670.
- Strong DR, Lawton JH, Southwood TRE (1984) *Insects on plants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Veech JA, Summerville KS, Crist TO, Gering JC (2002) The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* 99: 3-9.
- Veech JA, Crist TO (2010a) Diversity partitioning without statistical independence of alpha and beta. *Ecology* 91: 1964-1969.
- Veech JA, Crist TO (2010b) Toward a unified view of diversity partitioning. *Ecology* 91: 1988-1992.
- Zvuloni A, Van-Woesik R, Loya Y (2010) Diversity partitioning of stony coral across multiple spatial scales around Zanzibar Island, Tanzania. *Plos One* 5: 1-8.
- Weiblen GD, Webb CO, Novotny V, Basset Y, Miller SE (2006) Phylogenetic dispersion of host use in a tropical insect herbivore community. *Ecology* 87: 62-75.
- Werneck FP, Costa GC, Colli GR, Prado DE, Sites J, JW (2011) Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20: 272-288.

Whitfield TJS, Novotny V, Miller SE, Hrcek J, Klimes P, Weiblen GD (2012) Predicting tropical insect herbivore abundance from host plant traits and phylogeny. *Ecology* 93: 211-223.

Wilf P, Labandeira CC, Johnson KR, Cúneo NR (2005) Richness of plant-insect associations in Eocene Patagonia: a legacy for South American biodiversity. *PNAS* 102: 8944-8948.