



**JULIANA TULLER MENDES**

**CARACTERIZAÇÃO E EFEITO DE CASCATA  
TRÓFICA EM UMA REDE MULTI-TRÓFICA:  
DE FATORES ABIÓTICOS DO SOLO A INSETOS  
ASSOCIADOS A FRUTOS**

**LAVRAS – MG**

**2013**

**JULIANA TULLER MENDES**

**CARACTERIZAÇÃO E EFEITO DE CASCATA TRÓFICA EM UMA  
REDE MULTI-TRÓFICA: DE FATORES ABIÓTICOS DO SOLO A  
INSETOS ASSOCIADOS A FRUTOS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais em Ecossistemas Fragmentados e Agrossistemas, para obtenção do título de Mestre.

**Orientador**

Dr. Lucas Del Bianco Faria

**LAVRAS – MG**

**2013**

**Ficha Catalográfica Elaborada pela Divisão de Processos Técnicos da  
Biblioteca da UFLA**

Mendes, Juliana Tuller.

Caracterização e efeito de cascata trófica em uma rede multi-  
trófica : de fatores abióticos do solo a insetos associados a frutos /  
Juliana Tuller Mendes. – Lavras : UFLA, 2013.

126 p. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2013.

Orientador: Lucas Del Bianco Faria.

Bibliografia.

1. *Senegalia tenuifolia*. 2. Parasitoides. 3. Matéria orgânica. 4.  
Variação espaço-temporal. 5. Predação de sementes. I. Universidade  
Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 574.5247

**JULIANA TULLER MENDES**

**CARACTERIZAÇÃO E EFEITO DE CASCATA TRÓFICA EM UMA  
REDE MULTI-TRÓFICA: DE FATORES ABIÓTICOS DO SOLO A  
INSETOS ASSOCIADOS A FRUTOS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais em Ecossistemas Fragmentados e Agrossistemas, para obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 08 de fevereiro de 2013

Dr. Julio Neil Cassa Louzada UFLA

Dr. Marcelo Nogueira Rossi UFLA

Dr. Lucas Del Bianco Faria

**Orientador**

**LAVRAS – MG**

**2013**

Aos meus pais, Júlio e Ana  
Meus irmãos, Ricardo e Leandro  
Meu sobrinho, Pedro.  
A Antônio  
e a todos familiares e amigos

DEDICO

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus pelas forças nos momentos de maiores dificuldades. Aos meus pais Ana Lúcia Tuller e Júlio César C. Mendes pela força, palavras de apoio ao telefone e visitas, se fazendo sempre presentes mesmo com a distância. Aos meus irmãos Leandro Tuller e Ricardo Tuller e às cunhadas Pâmela R. Tuller e Raquel Duarte pela força. Ao meu sobrinho Pedro R. Tuller pelos momentos felizes que sempre me proporciona. Às minhas madrinhas, quase mães, Cláudia Tuller e Nilza Tuler pela atenção e dedicação de sempre. À minha avó Terezina M. Costa por todo o amor e dedicação que só as avós sabem oferecer. Aos anjos presentes em meu coração, meus avós Cristóvão C. Mendes e Antônio Paulo Tuller e minha avó Elza C. Tuller pelos exemplos de vida. A todos os meus tios (as), primos (as) das famílias Tuller e Mendes.

Obrigada Antônio César M. de Queiroz por todo amor, amizade, compreensão, companheirismo, força e apoio desses quase quatro anos juntos. Você bem sabe que sem você talvez eu não teria conseguido chegar até aqui. À minha sogra Maria Suzana Medeiros, meu sogro Antônio Queiroz e minhas cunhadas Maria Clara M. Queiroz e Maria Fernanda M. Queiroz por terem me acolhido tão bem à família.

A todos os meus amigos que deixei em Montes Claros, mas que sempre me recebem de braços abertos quando chego a Moc city. Às velhas e sinceras amigadas de Emilliane Nascimento, Karoline Vieira, Laura Nobre, Layssa Martins e Farley Henrique F. da Silva. Aos meus amigos biólogos da Unimontes Sarah Freitas, Graziella F. Monteiro, Paulo Ricardo Siqueira e Jhonathan O. Silva. Aos amigos montesclarenses da UFLA Aílton R. Gonçalves-Jr, Wilson Vicente Pereira, Victor Hugo F. Oliveira e Rodrigo Braga que sempre me fazem recordar a bela terra norte-mineira. Agradeço a Lisiane Zanella e aos rola-

bosteiros Vanesca Korasaki, Ronara Ferreira e Filipe França e ao pessoal do Laboratório de Ecologia de Formigas pelos momentos de descontração.

Meus sinceros agradecimentos a cada palavra de ensinamento dos meus mestres. Agradeço de maneira especial ao meu orientador Prof. Lucas Del Bianco Faria, pois sem seu apoio, ideias e dedicação, eu com certeza não teria conseguido alcançar meus objetivos. À Prof<sup>a</sup> Carla R. Ribas e ao Prof. Júlio N. C. Louzada pelos ensinamentos e bons momentos de descontração.

A todos os colegas do mestrado por compartilharem os conhecimentos, experiências e discussões construtivas. Principalmente, às companheiras e amigas Karla Patrícia G. Leal e Paula Ferracioli.

Aos colegas e amigos do Laboratório de Ecologia Teórica e Interações por todos os momentos juntos, pelo aprendizado e companheirismo. Especialmente à super equipe *Senegalia* formada por Lais F. Maia, Raphael A. Moraes e Elisa L. de Paula, pois sem eles seria impossível.

À Dr.<sup>a</sup> Cibele S. Ribeiro-Costa pela identificação dos bruquíneos e ao Msc. André R. Nascimento pela identificação dos himenópteros. À Universidade Federal de Lavras e ao PPG em Ecologia Aplicada pela logística prestada. À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo financiamento deste trabalho e à Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela minha bolsa de mestrado.

“A natureza é o único livro que oferece um conteúdo valioso em todas as suas folhas.”

Johann Goethe

## RESUMO

Este estudo tem como objetivos: i) descrever a rede de insetos associados à planta *Senegalia tenuifolia* (L.) Britton & Rose (Fabaceae: Mimosoideae) e suas relações tróficas e ii) observar a ocorrência de variações temporais e espaciais nos caracteres de frutos e sementes e na abundância e interações entre seus insetos associados; iii) verificar a ocorrência de efeitos de cascata trófica em uma rede envolvendo a qualidade do solo, caracteres de frutos e sementes e a abundância dos seus insetos associados; iv) mensurar as forças de interações entre os organismos pertencentes aos diferentes níveis tróficos da rede. Para tanto, foram avaliados os insetos associados aos frutos de *S. tenuifolia* de oito subáreas na região de Lavras, MG, Brasil. Em cada subárea, a qualidade do solo foi avaliada, bem como as características morfológicas e quantidade de NPK que constituíam os frutos e sementes. Além disso, foram avaliadas as abundâncias e a intensidade das forças de interações entre as espécies associadas aos frutos. Então, foram encontradas duas espécies de bruquíneos e duas espécies de himenópteros consumidoras de sementes, sete himenópteros parasitoides primários, um parasitoide secundário e dois que apresentam relações desconhecidas com a rede estudada. As subáreas com maior número de sementes apresentaram também maior abundância de insetos. Quanto à variação temporal, as sementes foram maiores ao final da estação reprodutiva, assim como a abundância de insetos. Quanto aos caracteres de frutos e sementes foi observado maior sucesso dos consumidores de sementes em frutos e sementes maiores e com maior porcentagem de NPK em sua constituição. De maneira geral, um efeito de cascata trófica *bottom-up* positivo, mediado pela matéria orgânica do solo, foi observado influenciando a abundância de insetos associados aos frutos de *S. tenuifolia*.

**Palavras-chave:** Matéria orgânica. *Senegalia tenuifolia*. Predação de sementes. Parasitoides. Efeito de cascata trófica.

## ABSTRACT

This study has the following objectives: i) to describe the network of insects associated to the plant *Senegalia tenuifolia* (L.) Britton & Rose (Fabaceae: Mimosoideae) and their trophic relations and ii) to observe the occurrence of temporal and spatial variations on fruit and seed traits and in the abundance and interactions between their associated insect; iii) to verify the occurrence of trophic cascade effects over a network involving soil quality, fruit and seed traits and the abundance of their associated insects ; iv) to measure strength of the interaction intensity between organisms from different trophic levels of the network. Thereby, insects associated to *S. tenuifolia* fruits from eight subareas at the region of Lavras, MG, Brazil were evaluated. In each subarea, soil quality, fruit and seed morphological traits and their NPK constitution were evaluated. In addition, the abundance and intensity of the strength of the interaction between the species associated to the fruit were estimated. Thus, two Bruchinae and two Himenoptera seed-feeder species, seven Hymenoptera primary parasitoids, one secondary parasitoid and two presenting unknown relations with the studied network were observed. The subareas with a higher number of seeds also presented higher insect abundance. In regard to the temporal variation, the seeds were larger at the end of the reproductive season, as well as the abundance of insects. Regarding fruit and seed traits, a higher fruit and seed-feeders' success on larger fruits and seeds and with higher NPK quantity in their constitution was observed. In general, a positive bottom-up trophic cascade effect, mediated by soil organic matter, was observed influencing the abundance of insects associated to *S. tenuifolia* fruit.

**Keywords:** Organic matter. *Senegalia tenuifolia*. Seed predation. Parasitoids. Trophic cascade effect.

## LISTA DE FIGURAS

### ARTIGO 1

- Figura 1 A) Mapa do Brasil com ênfase no Estado de Minas Gerais; B) mapa de Minas Gerais com foco nos municípios de Lavras e Luminárias; C) localização das subáreas de coleta de frutos de *Senegalia tenuifolia* nos municípios..... 66
- Figura 2 Variação espacial da biomassa dos frutos de *Senegalia tenuifolia* ..... 67
- Figura 3 Variação espacial do número de sementes produzidas por fruto de *Senegalia tenuifolia*..... 67
- Figura 4 Biomassa de sementes sadias e atacadas de frutos de *Senegalia tenuifolia* coletados A) em oito subáreas da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil; B) em três momentos da fase reprodutiva da planta..... 68
- Figura 5 Proporção de nitrogênio das categorias de frutos e sementes de *Senegalia tenuifolia*..... 69
- Figura 6 Proporção de fósforo das categorias de frutos e sementes de *Senegalia tenuifolia*..... 69
- Figura 7 Proporção de potássio das categorias de frutos e sementes de *Senegalia tenuifolia*..... 70
- Figura 8 Abundância relativa e abundância absoluta das espécies de A) consumidores de sementes e B) parasitoides associados aos frutos de *Senegalia tenuifolia*..... 71
- Figura 9 Quadro esquemático da rede de insetos associados aos frutos de *Senegalia tenuifolia* e suas interações tróficas observadas e potenciais..... 72

Figura 10	Variação espacial da A) taxa de consumo de sementes de <i>Senegalia tenuifolia</i> por insetos B) abundância de ovos de bruquíneos consumidores de sementes postos em vagens de <i>S. tenuifolia</i> ; C) abundância do consumidor de sementes <i>Merobruchus terani</i> ; D) abundância do consumidor de sementes <i>Stator maculatopygus</i> ; E) abundância do consumidor de sementes <i>Allorhogas</i> sp. 1; F) abundância do parasitoide de <i>M. terani</i> , <i>Horismenus</i> sp. 1; G) abundância do parasitoide de <i>Allorhogas</i> sp. 1, <i>Eurytoma</i> sp. 1; H) abundância do parasitoide de <i>Eurytoma</i> sp. 1, <i>Brasema</i> sp. 1. ....	73
Figura 11	Variação temporal da A) taxa de consumo de sementes de <i>Senegalia tenuifolia</i> por insetos; B) abundância de ovos de bruquíneos consumidores de sementes postos em vagens de <i>S. tenuifolia</i> ; C) abundância do consumidor de sementes <i>Merobruchus terani</i> ; D) abundância do consumidor de sementes <i>Stator maculatopygus</i> ; E) abundância do consumidor de sementes <i>Allorhogas</i> sp. 1; F) abundância do parasitoide de <i>M. terani</i> , <i>Horismenus</i> sp. 1; G) abundância do parasitoide de <i>Allorhogas</i> sp. 1, <i>Eurytoma</i> sp. 1; H) abundância do parasitoide de <i>Eurytoma</i> sp. 1, <i>Brasema</i> sp. 1. ....	74

## ARTIGO 2

Figura 1	Relação entre a matéria orgânica do solo e o número de sementes produzidas por fruto de <i>Senegalia tenuifolia</i> ...	110
Figura 2	Relação entre a taxa de consumo de sementes e a biomassa das sementes de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	110
Figura 3	Relação entre a abundância de ovos de bruquíneos consumidores de sementes e a biomassa dos frutos de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	111
Figura 4	Relação entre a abundância de ovos de bruquíneos consumidores de sementes e o número de sementes produzidas por fruto de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	111
Figura 5	Relação entre a abundância de ovos de bruquíneos consumidores de sementes e a biomassa das sementes de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	112

Figura 6	Relação entre a abundância do consumidor de sementes <i>Merobruchus terani</i> e a biomassa dos frutos de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	112
Figura 7	Relação entre a abundância do consumidor de sementes <i>Merobruchus terani</i> e o número de sementes produzidas por fruto de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	113
Figura 8	Relação entre a abundância do consumidor de sementes <i>Merobruchus terani</i> e a biomassa das sementes de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	113
Figura 9	Relação entre a abundância do consumidor de sementes <i>Stator maculatomygus</i> e a biomassa dos frutos de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	114
Figura 10	Relação entre a abundância do consumidor de sementes <i>Stator maculatomygus</i> e o número de sementes produzidas por fruto de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	114
Figura 11	Relação entre a abundância do consumidor de sementes <i>Stator maculatomygus</i> e a biomassa das sementes de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	115
Figura 12	Relação entre a abundância média do parasitoide primário <i>Horismenus</i> sp. e a abundância do seu hospedeiro <i>Merobruchus terani</i> .....	115
Figura 13	Relação entre a abundância do parasitoide primário <i>Eurytoma</i> sp. e a abundância do seu hospedeiro <i>Allorhogas</i> sp.....	116
Figura 14	Relação entre a abundância dos consumidores de sementes e a biomassa dos frutos de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	116
Figura 15	Relação entre a abundância dos consumidores de sementes e o número de sementes produzidas por fruto de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	117
Figura 16	Relação entre a abundância dos consumidores de sementes e a biomassa das sementes de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	117
Figura 17	Relação entre a abundância de parasitoides e a abundância dos consumidores de sementes.....	118

Figura 18	Relação entre a abundância total de insetos associados aos frutos de <i>Senegalia tenuifolia</i> e a biomassa dos frutos.....	118
Figura 19	Relação entre a abundância total de insetos associados aos frutos de <i>Senegalia tenuifolia</i> e o número de sementes produzidas por fruto.....	119
Figura 20	Relação entre a abundância total de insetos associados aos frutos de <i>Senegalia tenuifolia</i> e a biomassa das sementes.....	119
Figura 21	Esquema do caminho percorrido pelos efeitos diretos e indiretos que propiciaram a observação do efeito de cascata trófica <i>bottom-up</i> da matéria orgânica do solo sobre a abundância de ovos de bruquíneos consumidores de sementes de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	120
Figura 22	Esquema do caminho percorrido pelos efeitos diretos e indiretos que propiciaram a observação do efeito de cascata trófica <i>bottom-up</i> da matéria orgânica do solo sobre a sub-rede de insetos envolvendo o bruquíneo <i>Merobruchus terani</i> , consumidor das sementes de <i>Senegalia tenuifolia</i> e o seu parasitoide <i>Horismenus</i> sp...	120
Figura 23	Esquema do caminho percorrido pelos efeitos diretos e indiretos que propiciaram a observação do efeito de cascata trófica <i>bottom-up</i> da matéria orgânica do solo sobre a abundância do bruquíneo <i>Stator maculatopygus</i> , consumidor de sementes de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	121
Figura 24	Esquema do caminho percorrido pelos efeitos diretos e indiretos que propiciaram a observação do efeito de cascata trófica <i>bottom-up</i> da matéria orgânica do solo sobre a abundância da guilda de insetos consumidores de sementes e de parasitoides associados aos frutos de <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	121
Figura 25	Esquema do caminho percorrido pelos efeitos diretos e indiretos que propiciaram a observação do efeito de cascata trófica <i>bottom-up</i> da matéria orgânica do solo sobre a abundância total de insetos associados aos frutos da planta <i>Senegalia tenuifolia</i> .....	122

## LISTA DE TABELAS

### ARTIGO 1

- Tabela 1 Hábito alimentar das espécies de insetos associadas aos frutos de *Senegalia tenuifolia*..... 75
- Tabela 2 Abundância de insetos consumidores de sementes e parasitoides associados aos frutos de *Senegalia tenuifolia* em cada uma das coletas e subáreas avaliadas..... 76
- Tabela 3 Valores de forças de interação entre a planta (sementes) e seus consumidores de sementes e entre espécies de parasitoides e seus hospedeiros consumidores das sementes de *S. tenuifolia* das oito subáreas avaliadas..... 78

### ARTIGO 2

- Tabela 1 Análise de solo das oito subáreas para macronutrientes, micronutrientes e matéria orgânica e os valores ideais para solos do Cerrado..... 123
- Tabela 2 Valores de  $p$  e  $F$  dos modelos lineares generalizados (GLM) construídos para avaliar o efeito dos nutrientes do solo sobre os caracteres de frutos e sementes de *Senegalia tenuifolia*..... 125
- Tabela 3 Valores de  $p$  e  $F$  dos modelos lineares generalizados (GLM) construídos para avaliar o efeito de P e K do solo sobre a porcentagem de P e K que constituíam os frutos e sementes de *Senegalia tenuifolia*..... 125

## SUMÁRIO

<b>PRIMEIRA PARTE</b>	
1	<b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b> 18
	<b>REFERÊNCIAS.....</b> 22
<b>SEGUNDA PARTE – ARTIGOS.....</b> 25	
<b>ARTIGO 1 INSETOS CONSUMIDORES DE SEMENTES E PARASITOIDES EM RESPOSTA A VARIAÇÕES ESPAÇO-TEMPORAIS DOS CARACTERES DE FRUTOS E SEMENTES DE <i>SENEGALIA TENUIFOLIA</i> BRITTON &amp; ROSE (L.) (FABACEAE: MIMOSOIDEAE).....</b> 26	
1	<b>INTRODUÇÃO.....</b> 29
2	<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b> 32
2.1	<b>Planta hospedeira.....</b> 32
2.2	<b>Área de estudo.....</b> 32
2.3	<b>Coleta e processamento do material.....</b> 33
2.4	<b>Análise de dados.....</b> 35
2.5	<b>Mensuração de forças de interação.....</b> 36
3	<b>RESULTADOS.....</b> 38
3.1	<b>Padrões gerais e variação espaço-temporal dos caracteres de frutos e sementes de <i>Senegalia tenuifolia</i>.....</b> 38
3.2	<b>Insetos associados aos frutos e suas interações.....</b> 40
3.3	<b>Variação espacial e temporal de insetos consumidores de sementes e parasitoides associados aos frutos.....</b> 41
4	<b>DISCUSSÃO.....</b> 45
4.1	<b>Padrões gerais e variação espaço-temporal dos caracteres de frutos e sementes de <i>Senegalia tenuifolia</i>.....</b> 45
4.2	<b>Insetos associados aos frutos e suas interações.....</b> 48
4.3	<b>Variação espaço-temporal de insetos consumidores de sementes e parasitoides associados aos frutos.....</b> 52
	<b>REFERÊNCIAS.....</b> 57
	<b>ANEXOS.....</b> 65
<b>ARTIGO 2 EFEITOS DE CASCATA TRÓFICA: DE FATORES ABIÓTICOS DO SOLO A INSETOS ASSOCIADOS A FRUTOS.....</b> 79	
1	<b>INTRODUÇÃO.....</b> 82
2	<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b> 85
2.1	<b>Sistema estudado.....</b> 85
2.2	<b>Área de estudo.....</b> 85
2.3	<b>Desenho amostral.....</b> 86
2.4	<b>Coleta e processamento do material.....</b> 86

2.5	Análise de dados.....	88
2.6	Mensuração de forças de interação.....	90
3	RESULTADOS.....	93
3.1	Qualidade do solo.....	93
3.2	Interações solo-planta hospedeira.....	94
3.3	Interações planta hospedeira-consumidores de sementes.....	95
3.4	Interações hospedeiros-parasitoides.....	96
3.5	Efeitos de cascata trófica <i>bottom-up</i> na comunidade de insetos associados a frutos.....	97
4	DISCUSSÃO.....	99
	REFERÊNCIAS.....	104
	ANEXOS.....	109
	CONCLUSÕES GERAIS.....	126

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

A ideia de que comunidades ecológicas podem ser vistas como sistemas de interação entre espécies ligadas por relações tróficas tem sido um meio efetivo de organização de pensamentos e pesquisas teórico-empíricas em ecologia. Este tipo de organização é baseado em modelos de redes tróficas que focam em interações antagonísticas (predação/parasitismo), as quais são fundamentais para a regulação da estrutura e dinâmica das comunidades (BERLOW et al., 2004).

Os produtores primários, aqui representados por plantas, representam uma ampla disponibilidade de recurso para organismos capazes de explorá-las. De qualquer forma, existem algumas razões pelas quais as plantas não são super exploradas. Como exemplo, a ação de inimigos naturais dos herbívoros e a utilização de defesas químicas e físicas pelas plantas contra os mesmos, reduzindo seu consumo (CORNELL; HAWKINS, 2003). Além das defesas químicas e físicas, a quantidade/qualidade do alimento utilizado está diretamente relacionada à fisiologia, ecologia e comportamento dos insetos, tornando-se fundamentais nas relações tróficas entre insetos e plantas (AWMACK; LEATHER, 2002).

Muitas vezes, a reprodução das plantas pode ser intensamente afetada, positiva ou negativamente, pelo consumo de sementes por animais (FOX et al., 2012; SOUTHGATE, 1979; TOMAZ et al., 2007). Entre os principais consumidores de sementes encontram-se os insetos, especialmente aqueles pertencentes às diversas famílias das ordens Coleoptera, Diptera, Lepidoptera, Hemiptera e Hymenoptera (JANZEN, 1971). Dentre os coleópteros destacam-se aqueles pertencentes à subfamília Bruchinae, pois são frequentemente citados como importantes consumidores de sementes (FOX et al., 2012; SCHMALE et al., 2002; SOUTHGATE, 1979). Os estágios imaturos de todas as espécies de

bruquíneos se alimentam de sementes de cerca de 35 famílias de plantas, especialmente Fabaceae (JOHNSON, 1989; JOHNSON et al., 2003). Já os adultos se alimentam de pólen, néctar, ou não se alimentam, tendo apenas uma função reprodutiva (SOUTHGATE, 1979). Uma característica importante dos besouros da subfamília Bruchinae é a grande especificidade com relação à(s) planta(s) hospedeira(s) (CENTER; JOHNSON, 1974), característica esta de suma importância para o entendimento do impacto dos consumidores de sementes na determinação da riqueza e distribuição das espécies de plantas (JANZEN, 1980). Interações entre bruquíneos e sua(s) planta(s) hospedeira(s) podem ser determinadas pela fenologia da planta, além da morfologia e química dos frutos e sementes (JANZEN, 1969; SOUTHGATE, 1979).

Comumente, estudos ignoram o terceiro nível trófico quando composto por parasitoides, pois estes apresentam dificuldades metodológicas e taxonômicas para a documentação de suas interações (HUXHAM et al., 1995), ou até mesmo devido à baixa abundância das espécies desta guilda alimentar. Desta forma, o estudo destes organismos é comum apenas em sistemas bem conhecidos, os quais geralmente apresentem importância econômica (BERTI-FILHO et al., 2003; BUKOVINSZKY et al., 2008; SCHMALE et al., 2002). Em consequência disso, grande parte das espécies associadas a plantas que não apresentam importância econômica são desconhecidas pela ciência.

Além da descrição de quais espécies estão interagindo na comunidade, a mensuração das forças de interações entre os níveis tróficos ou de interações espécie-específicas é comumente utilizada em estudos ecológicos (BERLOW et al., 1999; FARIA; COSTA, 2009; FARIA et al., 2008). A partir dos valores de intensidade das forças de interação, estes estudos buscam compreender seus papéis na estrutura e manutenção das redes tróficas, bem como os efeitos sobre as dinâmicas. Todavia, poucos estudos buscam observar estas forças de interação ao longo do tempo e espaço (CHASE, 2003). Padrões na estrutura das redes

tróficas vêm sendo examinados considerando somente redes tróficas estáticas e poucos estudos investigaram os padrões estruturais das redes tróficas em situações de não equilíbrio (RAFFAELLI; HALL, 1996).

Os efeitos de cascata trófica (ECT) são caracterizados por efeitos indiretos dos indivíduos de uma espécie sobre organismos de outra(s) espécie(s) pertencente(s) a um nível trófico não adjacente ao seu (PAINE, 1980). Os ECT do tipo *bottom-up* (base-topo) ocorrem quando um nível trófico inferior controla os níveis tróficos superiores; enquanto *top-down* (topo-base) ocorre a partir de níveis tróficos superiores controlando os níveis tróficos inferiores (PACE et al., 1999). A observação desses ECT e o delineamento de suas dinâmicas por estudos empíricos e teóricos representam um dos maiores sucessos da ecologia de redes tróficas (FRETWELL, 1987; POLIS et al., 2000). Apesar de Paine (1980) ter sido o primeiro autor a fazer referência ao termo “cascata trófica”, o conceito já vinha sendo empregado por Hairston et al. (1960) – Hipótese do Mundo Verde – e por Oksanen et al. (1981) – Hipótese de Exploração de Ecossistemas. Fundamentadas no pressuposto de alta complexidade em redes tróficas naturais, ambas as hipóteses sugerem que, para um estudo de padrões gerais em sistemas naturais, as diferentes espécies deveriam ser agregadas em níveis tróficos discretos – i.e., produtores primários, herbívoros, predadores primários e predadores de topo (POLIS et al., 2000).

Os ECT *bottom-up* e *top-down* possuem forte relação com outro tema dentro da ecologia o qual busca quantificar a importância dos fatores abióticos na determinação e limitação das interações e abundância das espécies (HAIRSTON et al., 1960; OVADIA; SCHMITZ, 2004). Estes fatores abióticos randômicos frequentemente reduzem o determinismo das interações bióticas (HUNTER; PRICE, 1998), influenciando a capacidade de desenvolver uma teoria preditiva mais abrangente de interações tróficas do que se fossem considerados somente os fatores bióticos, ou seja, taxa de crescimento, taxa de

consumo, mortalidade, entre outros. Além disso, tem sido sugerido que nutrientes possuem propriedades limitantes na composição e manutenção das comunidades (WIMP et al., 2010), e não somente o fluxo de energia, como vem sendo considerado (VANNI et al., 1997; VANNI; LAYNE, 1997).

Então, utilizando como sistema de estudo a planta *Senegalia tenuifolia* (L.) Britton & Rose (Fabaceae: Mimosoideae) e a rede de insetos associados aos seus frutos, o presente estudo teve como objetivos: i) inventariar os insetos associados aos frutos de *S. tenuifolia*; ii) estimar como as suas abundâncias e forças de interações variaram temporalmente e espacialmente; e iii) avaliar a ocorrência de efeitos de cascata trófica *bottom-up* (mediados pela qualidade do solo) e/ou *top-down* (mediados pelos parasitoides) no sistema.

## REFERÊNCIAS

- AWMACK, C. S.; LEATHER, S. R. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 47, p. 817-814, 2002.
- BERLOW, E. L. et al. Interactions strengths in food webs: issues and opportunities. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 73, p. 585-598, 2004.
- \_\_\_\_\_. Quantifying variation in the strengths of species interactions. **Ecology**, Washington, v. 80, n. 7, p. 2206-2224, 1999.
- BERTI-FILHO, E. et al. Ocorrência de *Psyllaephagus bliteus* Riek (Hymenoptera: Encyrtidae) no Brasil. **Revista de Agricultura**, Piracicaba, v. 78, n. 3, p. 304-305, 2003.
- BUKOVINSZKY, T. et al. Direct and indirect effects of resource quality on food web structure. **Science**, New York, v. 319, p. 804-807, Feb. 2008.
- CENTER, T. D.; JOHNSON, C. D. Coevolution of some seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) and their hosts. **Ecology**, Washington, v. 55, p. 1096-1103, 1974.
- CHASE, J. M. Experimental evidence for alternative stable equilibria in a benthic pond food web. **Ecology Letters**, Somerset, v. 6, n. 8, p. 733-741, 2003.
- CORNELL, H. V.; HAWKINS, B. A. Herbivore responses to plant secondary compounds: a test of Phytochemical Coevolution Theory. **The American Naturalist**, Chicago, v. 161, n. 4, p. 507-522, Aug. 2003.
- FARIA, L. D. B.; COSTA, M. I. S. The interplay between predator's prey preference and environmental heterogeneity in food web long-term stability. **Journal of Theoretical Biology**, London, v. 258, n. 3, p. 339-343, June 2009.
- FARIA, L. D. B. et al. The long-term and transient implications of multiple predators in biocontrol. **Theoretical Ecology**, London, v. 1, n. 1, p. 54-53, Mar. 2008.
- FOX, C. W. et al. Effects of seed beetles on the performance of desert legumes depend on host species, plant stage, and beetle density. **Journal of Arid Environments**, Trelew, v. 80, p. 10-16, May 2012.

FRETWELL, S. D. Food chain dynamics: the central theory of ecology? **Oikos**, Copenhagen, v. 50, p. 291-301, 1987.

HAIRSTON, N. G. et al. Community structure, population control, and competition. **The American Naturalist**, Chicago, v. 44, p. 421-425, 1960.

HUNTER, M. D.; PRICE, P. W. Cycles in insect populations: delayed density dependence or exogenous driving variables? **Ecological Entomology**, London, v. 23, n. 2, p. 216-222, May 1998.

HUXHAM, M. et al. Parasites and food web patterns. **Journal of Animal Ecology**, London, v. 64, n. 2, p. 168-176, Mar. 1995.

JANZEN, D. H. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. **Evolution**, London, v. 23, n. 1, p. 1-27, 1969.

\_\_\_\_\_. Seed predation by animals. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 2, p. 465-492, 1971.

\_\_\_\_\_. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. **Journal of Ecology**, London, v. 68, p. 929-952, 1980.

JOHNSON, C. D. Adaptive radiation of *Acanthoscelides* in seeds: examples of legume-bruchid interactions. **Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden**, Jefferson City, v. 29, p. 747-779, 1989.

JOHNSON, C. D. et al. A revision of the Caryedontini (Coleoptera: Bruchidae: Pachymerinae) of Africa and Middle East. **Memoirs of the American Entomological Society**, Washington, v. 44, p. 1-120, 2003.

OKSANEN, L. et al. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. **The American Naturalist**, Chicago, v. 118, p. 240-261, 1981.

OVADIA, O.; SCHMITZ, O. J. Weather variation and trophic interaction strength: sorting the signal from the noise. **Oecologia**, Berlin, v. 140, n. 3, p. 398-406, Aug. 2004.

PACE, M. L. et al. Trophic cascade revealed in diverse ecosystems. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 14, n. 12, p. 483-488, 1999.

PAINE, R. T. Linkage, interaction strength and community infrastructure. **Journal of Animal Ecology**, London, v. 49, n. 3, p. 666-685, 1980.

POLIS, G. A. et al. When is a trophic cascade a trophic cascade? **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 15, n. 11, p. 473-475, Nov. 2000.

RAFFAELLI, D. G.; HALL, S. J. Assessing the relative importance of trophic links in food webs. In: POLIS, G. A.; WINEMILLER, K. O. (Ed.). **Food web: integration of patterns & dynamics**. New York: Chapman & Hall, 1996. p. 185-191.

SCHMALE, I. et al. Field infestation of *Phaseolus vulgaris* by *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Bruchidae), parasitoid abundance, and consequences for storage pest control. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 31, n. 5, p. 859-863, 2002.

SOUTHGATE, B. J. Biology of the Bruchidae. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 24, p. 449-473, 1979.

TOMAZ, C. A. et al. Effects of the seed predator *Acanthoscelides schrankiae* on viability of its host plant *Mimosa bimucronata*. **Biological Research**, Santiago, v. 40, n. 3, p. 281-290, 2007.

VANNI, M. J. et al. Nutrient cycling and herbivory as mechanisms in the “top-down” effect of fish on algae in lakes. **Ecology**, Washington, v. 78, n. 1, p. 21-40, Jan. 1997.

VANNI, M. J.; LAYNE, C. D. “Top-down” trophic interactions in lakes’ effects of fish on nutrient dynamics. **Ecology**, Washington, v. 78, n. 1, p. 1-20, Jan. 1997.

WIMP, G. M. et al. Increased primary production shifts the structure and composition of a terrestrial arthropod community. **Ecology**, Washington, v. 91, n. 11, p. 3303-3311, Nov. 2010.

**SEGUNDA PARTE**

**ARTIGOS**

**ARTIGO 1**

**INSETOS CONSUMIDORES DE SEMENTES E PARASITOIDES EM  
RESPOSTA A VARIAÇÕES ESPAÇO-TEMPORAIS DOS CARACTERES  
DE FRUTOS E SEMENTES DE *SENEGALIA TENUIFOLIA* BRITTON &  
ROSE (L.) (FABACEAE: MIMOSOIDEAE)**

## RESUMO

Este estudo tem como objetivos: i) descrever a rede de insetos associados a *Senegalia tenuifolia* e suas relações tróficas e ii) observar a ocorrência de variações temporais e espaciais nos caracteres de frutos e sementes e na abundância e interações entre insetos associados aos frutos e sementes de *S. tenuifolia*. Desta forma, foram avaliados os insetos associados a frutos de *S. tenuifolia* coletados em oito locais na região de Lavras, MG, Brasil. Foram encontradas duas espécies de bruquíneos e 12 espécies de himenópteros de diversas famílias, e ainda duas formigas foram obtidas dos frutos. De acordo com observações em laboratório e dados da literatura, as duas espécies de Bruchinae e duas espécies de Hymenoptera são consumidoras de sementes, sete Hymenoptera são parasitoides primários, um é parasitoide secundário e dois tiveram relações desconhecidas com as espécies da rede, portanto a rede trófica aqui estudada apresenta até quatro níveis tróficos. A planta apresentou variação espacial quanto ao número de sementes e as subáreas com maior número das mesmas apresentaram também maior abundância de insetos. Quanto à variação temporal, as sementes foram maiores ao final da estação reprodutiva, assim como a abundância de consumidores de sementes e parasitoides. Em geral, as interações variam espacialmente e temporalmente devido ao estado fenológico das plantas e à variação na presença/ausência e abundância das espécies. Quanto aos caracteres de frutos e sementes foi observado maior sucesso dos consumidores de sementes em frutos e sementes maiores e com maior porcentagem de NPK em sua constituição, o que indica possíveis efeitos destes caracteres sobre o *fitness* dos insetos. Além disso, variações nos caracteres de frutos e sementes e na abundância de insetos sugerem a ocorrência de efeitos de cascata trófica.

**Palavras-chave:** *Acacia tenuifolia*. Bruchinae. Parasitoides. Predação de sementes. Rede trófica. Cascata trófica.

## ABSTRACT

This study has the following objectives: i) to describe the network of insects associated to *Senegalia tenuifolia* and their trophic interactions and ii) to observe the occurrence of temporal and spatial variations in fruit and seed traits and in the abundance and interactions between insects associated to *S. tenuifolia* fruits and seeds. Thereby, we evaluated the insects associated to *S. tenuifolia* fruits, collected from eight locations in the region of Lavras, MG, Brazil. Two species of Bruchinae and 12 species of Hymenoptera from several families, also in addition to two ants were obtained from within the fruits. According to laboratory observations and literature data, the two Bruchinae and two Hymenoptera species are seed-feeders, seven Hymenoptera are primary parasitoids, one is a secondary parasitoid and two had unknown relations with the species of the studied network, therefore the studied network presents up to four trophic levels. The plant presented spatial variation in the number of seeds and the subareas with higher seed number also presented higher insect abundance. In regard to the temporal variation, the seeds were larger at the end of the reproductive season, as happened with the number of seed-feeding and parasitoid insects. In general, interactions vary spatially and temporally due to the phenological state of the plant and to the variation in presence/absence and abundance of species. Regarding fruit and seed traits, we observed higher seed-feeder success on larger fruits and seeds and with higher NPK quantity in their constitution, which indicates the possible effects of these traits on the insect fitness. Furthermore, variations on fruit and seed traits and on insect abundance suggest the occurrence of trophic cascade effects.

**Keywords:** *Acacia tenuifolia*. Bruchinae. Parasitoids. Seed predation.trophic network. Trophic cascade.

## 1 INTRODUÇÃO

As interações de maior importância são aquelas que alteram a densidade das populações e, conseqüentemente, afetam a estrutura das comunidades e funcionamento dos ecossistemas (Paine 1966, 1992). Desta forma, a predação e a competição se caracterizam como os principais processos que atuam na regulação da estrutura e dinâmica das comunidades (Berlow et al. 2004). Assim, modelos de redes tróficas, os quais focam principalmente em interações de consumo, atuam como ferramentas básicas para a caracterização das comunidades. No entanto, apesar da grande importância de estudos sobre a estrutura das comunidades, também é necessário o conhecimento de como variam as forças de interações para o entendimento da dinâmica das comunidades e predição das conseqüências da perda de espécies específicas nos sistemas (Navarrete e Castilla 2003, Berlow et al. 2004).

Um problema no estudo das redes tróficas é que, em função da grande complexidade das redes na natureza, a maioria dos estudos da literatura inclui relativamente poucas espécies de um sistema e descrevem apenas uma subparcela das interações que ocorrem entre elas (Huxham et al. 1995). Comumente, estudos ignoram espécies de parasitas/parasitoides em decorrência de dificuldades metodológicas e taxonômicas para a documentação de suas interações (Huxham et al. 1995), ou até mesmo devido à baixa abundância dessas espécies. Desta forma, o estudo destes organismos é comum apenas em sistemas bem conhecidos, os quais geralmente apresentam importância econômica (Schmale et al. 2002, Bukovinszky et al. 2008). Em conseqüência disso, grande parte das espécies associadas a plantas que não apresentam importância econômica são desconhecidas pela ciência.

Estudos com foco em comunidades de insetos associadas a apenas uma espécie de planta facilitam o preenchimento de lacunas no conhecimento do

grupo dos parasitoides. Isso ocorre a partir da concentração dos esforços na identificação de um menor número de espécies, o que resulta em um conhecimento mais aprofundado da biologia desses organismos. Estudos que abordam uma rede de interações com base em um único recurso fonte e os organismos associados a ele são conhecidos como *source web* (Pimm et al. 1991). Desta forma, o nosso estudo foi focado na planta *Senegalia tenuifolia* (L.) Britton & Rose (Fabaceae: Mimosoideae) e as espécies de insetos que interagem com esta, bem como as forças de interações entre as espécies participantes da rede.

A avaliação das diferentes escalas apresenta grande importância devido às espécies raramente apresentarem as mesmas associações ao longo da sua distribuição geográfica, sendo as interações locais apenas uma fração do conjunto regional (Prado e Lewinsohn 2000). Devido a isso, os padrões ecológicos das espécies podem variar entre os locais. Um desses padrões é conhecido como efeito de cascata trófica (ECT), ou seja, o efeito indireto que uma espécie exerce sobre outras de níveis tróficos não adjacentes ao seu, capaz de alterar a abundância, riqueza e composição de espécies ou a interação entre elas (Paine 1980). ECT do tipo topo-base (*top-down*) ocorrem quando espécies de níveis tróficos superiores controlam as de níveis tróficos inferiores, e base-topo (*bottom-up*) quando níveis tróficos inferiores controlam os níveis tróficos superiores (Pace et al. 1999, Terborgh et al. 2010). Estes efeitos estão sempre ocorrendo nas comunidades devido ao seu dinamismo e os dois atuam juntos na regulação dos sistemas (Price et al. 1980, Denno et al. 2002, 2005), mas algumas vezes podem não ser detectados quando o sistema se encontra em equilíbrio (Terborgh et al. 2010).

Assim, os objetivos deste trabalho foram: i) caracterizar a rede de insetos associados aos frutos de *S. tenuifolia* e descrever as interações entre esses organismos e suas relações com a planta hospedeira; e ii) observar a

ocorrência de variações temporais e espaciais nos caracteres de frutos e sementes, taxa de consumo de sementes, abundância dos insetos associados aos frutos e sementes de *S. tenuifolia* e nas forças de interação entre essas espécies. Para isso, as seguintes hipóteses foram testadas: i) variações espaciais nos caracteres de frutos e sementes promovem relações positivas da qualidade/quantidade dos recursos vegetais sobre a taxa de consumo de sementes e a abundância de insetos, bem como a intensidade das forças de interações; ii) a taxa de consumo de sementes e a abundância de insetos associados aos frutos será maior ao final da estação reprodutiva da planta hospedeira devido a um efeito *bottom-up* promovido pela maior biomassa de frutos e sementes.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Planta hospedeira

A planta *S. tenuifolia* é conhecida popularmente como unha-de-gato e se distribui amplamente na América do Sul (Queiroz 2009). Anteriormente à retipificação do gênero *Acacia*, *S. tenuifolia* era conhecida como *Acacia tenuifolia* (L.) Willd, e atualmente o nome tornou-se um dos três sinônimos, juntamente com *Mimosa tenuifolia* L. e *Acacia paniculata* Duss. (tropicicos.org 2011). Essa espécie de planta já foi descrita com o hábito de liana (Brandes e Barros 2008) e também como arbustiva (Lima et al. 2012). No entanto, a caracterização mais adequada é arbusto escandente, ou seja, uma planta arbustiva capaz de adquirir o hábito de liana para atingir uma maior altura (Silva et al. 2007).

A floração de *S. tenuifolia* ocorre entre os meses de novembro e janeiro, quando pequenos frutos verdes começam a aparecer. O tempo de maturação dos frutos ocorre de janeiro a agosto. Os frutos imaturos são de cor verde e quando maduros se tornam marrons-arroxeados. Nesta fase, os frutos se abrem e suas sementes começam a cair no chão.

### 2.2 Área de estudo

O estudo foi realizado em áreas pertencentes aos municípios de Lavras e Luminárias, Minas Gerais, Brasil (Figuras 1A e 1B). Para a coleta de dados em campo foram selecionadas três áreas na região sul de Minas Gerais que continham indivíduos de *S. tenuifolia*: Ae, a qual se localiza próxima ao aeroporto de Lavras; La, localizada entre os municípios de Lavras e Luminárias; Lu, localizada entre os municípios de Luminárias e Carrancas. Dentro destas

áreas foram demarcados oito pontos, ou subáreas, distantes pelo menos 400 m entre si para as coletas de frutos de *S. tenuifolia*, os quais foram denominados como: Ae-1 (S 21°14'4.57" O 44°57'6.38"), Ae-2 (S 21°14'5.71" O 44°57'8.66"), Ae-3 (S 21°14'787" O 44°58'006"), La-1 (S 21°18'3.46" O 44°58'0.53"), La-2 (S 21°19'4.85" O 44°57'8.66"), Lu-1 (S 21°31'1.36" O 44°53'1.78"), Lu-2 (S 21°31'5.13" O 44°52'6.32") e Lu-3 (S 21°31'5.31" O 44°52'3.84") (Figura 1C).

Essas oito subáreas possuem altitude média de 900m. O clima predominante da região é o tropical de altitude, caracterizado por verões brandos e invernos secos, a temperatura média anual é de 19,4° C e a pluviosidade média anual é 1530 mm (Sparovek et al. 2007). A vegetação original da região é caracterizada como floresta estacional do domínio Floresta Atlântica (Velooso et al. 1991) em transição com o bioma Cerrado, porém apresenta-se bastante fragmentada por impactos antrópicos diversos, tal como plantações de café e outras culturas, bem como o estabelecimento de pastagens.

### **2.3 Coleta e processamento do material**

Entre os meses de junho e agosto de 2011 foram realizadas três coletas de frutos de *S. tenuifolia* nas oito subáreas. Em cada subárea foram coletados 25 frutos por coleta, totalizando 75 frutos por subárea e 600 frutos ao final do estudo. Em seguida, os frutos foram armazenados em pacotes de papel identificados por subárea e data de coleta e foram levados ao laboratório para a sua posterior manipulação.

No laboratório cada fruto foi armazenado individualmente em tubos de PVC devidamente etiquetados e vedados com organza presas por borrachas, o que possibilita a circulação de ar no recipiente. Este tipo de armazenamento permite o desenvolvimento completo dos insetos contidos nos frutos e sua posterior emergência.

Após três meses de armazenamento foi feita a triagem dos frutos. Primeiramente, foi contabilizada a abundância de ovos de bruquíneos localizados na superfície das vagens de *S. tenuifolia* coletadas. Não foi possível a identificação dos ovos dos bruquíneos por espécie, portanto foram contabilizados os ovos das duas espécies juntas. Em seguida, as sementes foram categorizadas como abortadas, atacadas e aparentemente sadias e contabilizadas. Então, foram obtidos valores médios de biomassa para os frutos, e de área e biomassa de sementes atacadas e sementes sadias, separadamente, além do cálculo da proporção de sementes atacadas (taxa de consumo de sementes). Para obtenção da biomassa de frutos e sementes, o material vegetal foi seco em estufa a 40°C por 48 h e posteriormente pesado em balança de precisão. A biomassa de sementes atacadas foi estimada a partir de uma equação criada a partir da relação entre a área e biomassa das sementes sadias, já que a biomassa original destas não pode ser calculada diretamente após o consumo de parte delas por insetos.

Os frutos e sementes foram moídos e posteriormente enviados ao Laboratório de Análise Foliar da Universidade Federal de Lavras para análise de elementos químicos (nitrogênio, fósforo e potássio). Para cada uma das oito subáreas, uma análise de elementos químicos foi feita separadamente de acordo com cinco categorias: fruto infestado (FI), fruto sadio (FS), sementes sadias e atacadas de fruto infestado (SSFI e SAFI, respectivamente) e sementes sadias de fruto sadio (SSFS). Não foi possível a análise das categorias de frutos e sementes para cada coleta separadamente devido à reduzida biomassa das sementes de *S. tenuifolia*, principalmente na primeira coleta. Então, uma análise de elementos químicos foi realizada para cada subárea avaliada.

Os insetos encontrados nos frutos e sementes de *S. tenuifolia* foram armazenados em microtubos de plástico de 1,5 mL devidamente etiquetados contendo álcool 70%. Posteriormente, eles foram morfotipados e enviados a especialistas para a sua identificação, quando possível até espécie. As relações

hospedeiro-parasitoide espécie-específicas entre bruquíneos e parasitoides foram determinadas a partir da comparação do aparelho bucal remanescente de larvas de ambas as espécies de bruquíneos encontrados em sementes que continham bruquíneos adultos ou parasitoides não emergidos.

#### **2.4 Análise de dados**

Modelos lineares generalizados de efeitos mistos (GLMM) foram construídos para a comparação dos caracteres de frutos e sementes (biomassa de frutos e de sementes atacadas e sadias e número de sementes produzidas por fruto), entre subáreas e coletas. Através de GLMM foram comparadas também a taxa de consumo de sementes e a abundância de cada espécie de inseto associado a *S. tenuifolia* entre diferentes coletas e subáreas. GLMM foram utilizados como forma de análise devido à dependência temporal entre as três coletas de frutos e a ele permitir a utilização da distribuição de erros mais adequada para cada modelo (Zuur et al. 2009). Em cada um dos GLMM construídos, as subáreas ou coletas foram tomadas como variáveis de efeito fixo e subárea, coleta e frutos como de efeito aleatório.

Por fim, três modelos lineares generalizados (GLM) foram construídos para comparar a porcentagem elementos químicos entre categorias de frutos e sementes (FS, FI, SSFS, SSFI, SAFI). Todos os GLMM e GLM foram seguidos por análise de contraste para comparação entre níveis (subáreas ou coletas). A determinação da distribuição de erros para cada GLMM e GLM foi feita a partir da utilização da distribuição mais adequada de acordo com o tipo de dados e uma posterior verificação de ocorrência de sobre ou subdispersões (McCullagh e Nelder 1989). Nas análises em que a variável resposta era do tipo contínua (biomassa de frutos e sementes) foi utilizada a distribuição de erros *Gaussian*. Já quando a variável resposta era do tipo porcentagem (taxa de consumo de

sementes), foi utilizada a distribuição *Binomial* ou *Quasibinomial*. Enquanto as variáveis- resposta do tipo contagem (abundância de insetos e número de sementes) foram avaliadas com as distribuições de erros *Poisson* ou *Quasipoisson*. Os GLMM foram feitos com a utilização da função *lmer* do pacote *lme4* do software R (Bates et al. 2008). Todas as análises foram realizadas com a utilização do software R 2.14 (R Development Core Team 2011).

## 2.5 Mensuração de forças de interação

Para mensurar os valores das forças de interação entre espécies de diferentes níveis tróficos em cada subárea, meta-análises foram utilizadas, já que o objetivo da mesma é tipicamente descrever o tamanho dos efeitos que uma espécie e/ou nível trófico possui sobre outro através da estimativa da média e variância da distribuição (Hedges et al. 1999). A intensidade da força de interação foi obtida como o log do razão da resposta ( $\ln RR$ ) entre os grupos tratamento e controle de acordo com a fórmula (Goldberg et al 1999):

$$\ln RR = \ln (X_{\text{tratamento}} / X_{\text{controle}})$$

Para a realização das meta-análises, apenas a segunda e terceira coletas foram utilizadas devido à inexistência de muitas espécies e interações observadas na rede trófica. Assim, o valor de força de interação foi obtido para avaliar o impacto dos organismos ou guildas tróficas sobre um organismo ou guilda do nível trófico adjacente (e.g. consumidores de sementes sobre a planta hospedeira, parasitoides sobre seus hospedeiros) em cada subárea.

Quanto à interação entre a planta e os consumidores de sementes, apenas uma análise por subárea foi realizada para avaliar o impacto total dos consumidores de sementes sobre a planta. Para mensurar a intensidade da força

de interação entre a planta e os consumidores de sementes em cada subárea, o número total de sementes foi considerado como grupo controle e o número de sementes sadias como tratamento. Por outro lado, as forças de interações entre hospedeiros e parasitoides foi medida em cada subárea tanto a partir da avaliação das interações espécie-específicas como o impacto total da guilda dos parasitoides sobre os consumidores de sementes.

As estimativas de interação nas relações hospedeiro-parasitoide foram mensuradas separadamente para cada par de espécies que interagiu entre si. Em cada avaliação realizada, o grupo controle foi determinado pela soma da abundância do hospedeiro adulto (hospedeiros que não foram parasitados) e do seu parasitoide (hospedeiros que foram parasitados) e o grupo tratamento pela abundância do hospedeiro adulto (hospedeiros que não foram parasitados). Estas análises espécie-específicas não foram feitas para os parasitoides primários *Eupelmus* sp. e *Lycus* sp. e para o parasitoide secundário *Brasema* sp. e seus respectivos hospedeiros devido à baixa abundância destes himenópteros.

Por fim, outra meta-análise foi realizada para avaliar a intensidade da força de interação entre as guildas de hospedeiros e parasitoides em cada subárea. O grupo controle foi determinado como abundância total de insetos (consumidores de sementes + parasitoides) e o tratamento pela abundância total de consumidores de sementes. Dentre os métodos já utilizados para mensurar forças de interações, este tem sido o mais eficiente, pois apresenta simetria entre medidas de efeitos positivos e negativos e detecta efeitos mesmo em experimentos com poucas repetições (Berlow et al. 1999).

### 3 RESULTADOS

De maneira geral, a planta *S. tenuifolia* apresentou variações espaciais e temporais quanto aos caracteres de seus frutos e sementes, assim como os insetos associados aos seus frutos. A variação espacial foi observada quanto ao número de sementes e as subáreas com maior número das mesmas apresentaram também maior abundância de insetos. Quanto à variação temporal, as sementes foram maiores ao final da estação reprodutiva, assim como a abundância de consumidores de sementes e parasitoides. Além disso, o ataque dos insetos variou tanto de acordo com as características físicas quanto químicas de sementes e frutos.

#### 3.1 Padrões gerais e variação espaço-temporal dos caracteres de frutos e sementes de *Senegalia tenuifolia*

Neste estudo foi avaliado um total de 598 frutos e 4352 sementes da planta *S. tenuifolia*. A biomassa dos frutos foi de 0,11 a 3,44 g ( $1,77 \pm 0,50$  DP) e variou espacialmente com maior média em Ae-2 e menor em Lu-1 ( $p = 0,009$ ,  $X^2 = 18,828$ , Figura 2). Por outro lado, a biomassa dos frutos não variou temporalmente, ou seja, entre coletas ( $p = 0,991$ ,  $X^2 = 0,020$ ).

Os frutos apresentaram um número máximo de 14 *loci* ( $8,13 \pm 2,30$ ) e 14 sementes ( $7,29 \pm 2,64$ ). O número médio de sementes produzidas por fruto diferiu entre subáreas e Ae-1 apresentou o menor número e Ae-2 o maior ( $p < 0,001$ ,  $X^2 = 26,882$ , Figura 3). Já a biomassa das sementes variou entre 10,00 e 200,00 mg ( $54,33 \pm 32,39$ ) e não diferiu entre subáreas ( $p = 0,999$ ,  $X^2 = 0,352$ ).

Dentre todas as sementes avaliadas, 23,67% foram atacadas, 7,83% abortadas e 68,50% apresentaram-se aparentemente sadias. Portanto, 25,68% das sementes que completaram seu desenvolvimento - sementes não abortadas -

foram atacadas. A biomassa de sementes sadias variou entre 10,00 e 200 mg ( $39,85 \pm 1,53$ ), enquanto a biomassa de sementes atacadas variou entre 10,00 e 130,00 mg ( $56,82 \pm 1,36$ ). Quanto à biomassa das sementes é interessante notar também que as sementes atacadas foram maiores do que as sementes sadias ( $p < 0,001$ ,  $X^2 = 15,069$ ) e ambas foram maiores no final da estação reprodutiva de *S. tenuifolia* ( $p < 0,001$ ,  $X^2 = 42,207$ , Figura 4B). Este padrão de diferença na biomassa de sementes atacadas e sadias não foi observado apenas na subárea Lu-1 e na última coleta (ver Figuras 4A e 4B).

A análise química realizada nas diferentes categorias de frutos e sementes assumidas mostrou que a porcentagem de nitrogênio nos frutos variou entre 1,05 e 2,11% ( $1,34 \pm 0,26$ ), o fósforo entre 0,06 e 0,15% ( $0,10 \pm 0,03$ ) e o potássio entre 0,61 e 1,46% ( $1,12 \pm 0,25$ ). Enquanto as sementes apresentaram valores de porcentagem de NPK entre 2,46 e 3,84% ( $3,13 \pm 0,33$ ), 0,20 e 0,33% ( $0,25 \pm 0,03$ ) e 0,55 e 1,65% ( $1,18 \pm 0,29$ ), respectivamente. Entre categorias de frutos (FI e FS) não houve diferença quanto à porcentagem de nitrogênio ( $p = 0,599$ ,  $F = 1,015$ ), fósforo ( $p = 0,927$ ,  $F = 0,009$ ) e potássio ( $p = 0,2581$ ,  $F = 1,390$ ) que constituía o material vegetal. Da mesma forma, as categorias de sementes (SAFI, SSFI e SSFS) não apresentaram diferenças na quantidade de nitrogênio ( $p = 0,688$ ,  $F = 38,13$ ), fósforo ( $p = 0,424$ ,  $F = 0,894$ ) e potássio ( $p = 0,206$ ,  $F = 0,706$ ). No entanto, a quantidade de nitrogênio e fósforo foi maior em sementes do que em frutos ( $p < 0,001$ ,  $F = 78,447$ , Figura 5 e  $p < 0,001$ ,  $F = 70,913$ , Figura 6, respectivamente). Por outro lado, a porcentagem de potássio diferiu significativamente apenas entre os frutos sadios (FS) e as sementes atacadas de frutos infestados (SAFI) ( $p = 0,050$ ,  $F = 4,107$ , Figura 7). Já entre categorias de frutos e categorias de sementes, nenhuma diferença foi observada em relação à quantidade de nitrogênio. Porém, foi observada uma tendência às SAFI apresentarem maior porcentagem de fósforo, assim como ocorreu para o potássio (ver Figura 6). A quantidade de potássio também apresentou tendências

na porcentagem deste nutriente em frutos e sementes e apresentou a seguinte ordem: FS = SSFS < FI < SSFI < SAFI (ver Figura 7).

### 3.2 Insetos associados aos frutos e suas interações

Dentre os 598 frutos de *S. tenuifolia* foram encontrados 937 insetos associados, os quais pertencem a 15 espécies. Dentre elas, duas espécies de coleópteros (708 indivíduo), 11 espécies de himenópteros (186 indivíduos) e ainda duas espécies de formigas (43 indivíduos). As espécies da ordem Coleoptera encontradas foram *Merobruchus terani* (Kingsolver, 1980) e *Stator maculatopygus* (Pic, 1930) (Chrysomelidae: Bruchinae). As espécies da ordem Hymenoptera encontradas foram: *Allorhogas* sp. 1 e *Chelonus* sp. 1 (Braconidae); *Aprostocetus* sp. 1 e *Horismenus* sp. 1 (Eulophidae); *Brasema* sp. 1 e *Eupelmus* sp. 1 (Eupelmidae); *Eurytoma* sp. 1 e *Prodecatoma* sp. 1 (Eurytomidae); *Eiphosoma* sp. 1 (Ichneumonidae); *Lycus* sp. 1 e um Pteromalinae sp. 1 (Pteromalidae) não identificado. As formigas encontradas foram *Myrmelachista ruzkii* (Forel, 1903) e *Crematogaster* sp. 1, as quais ocorreram em nove frutos e tiveram abundâncias de 34 e sete indivíduos, respectivamente.

Para compreender qual o “peso” de cada espécie nesta comunidade de insetos associados a *S. tenuifolia*, as abundâncias relativa e absoluta destas espécies, exceto as formigas, estão representadas na Figura 8. É interessante observar que apenas três, das quatro espécies consumidoras de sementes representam mais de 99% da abundância de insetos consumidores de sementes e, dentre os parasitoides, apenas duas espécies de Hymenoptera correspondem a 85% da abundância total desta guilda. Além disso, é possível notar que os parasitoides, ao contrário dos consumidores de sementes, na grande maioria das vezes foram raros no sistema com baixa abundância absoluta e relativa.

Um resumo dos hábitos alimentares das espécies está descrito na Tabela 1. De acordo com os hábitos alimentares da Tabela 1 foi montado um diagrama com as prováveis interações entre as espécies associadas aos frutos (Figura 9). A abundância das espécies apresentadas no diagrama da Figura 9, em cada subárea e nas três coletas separadamente, pode ser observada na Tabela 2. As espécies com relações incertas não foram incluídas na Figura 9 ou na Tabela 2. Na Tabela 2 é possível observar que em nenhuma das subáreas ocorreu todas as espécies de insetos que foram encontrados associados aos frutos de *S. tenuifolia* avaliados. Além disso, o parasitoide *Lyracus* sp. 1 foi encontrado apenas nas subáreas da região Ae e *Eupelmus* sp. 1 apenas em Lu. Portanto, com exceção destas duas espécies raras de parasitoides, os insetos da rede ocorreram em todas as três regiões avaliadas (Ae, La e Lu). Por fim, outro ponto importante a ser observado é que a abundância total de insetos variou bastante entre subáreas e todas as espécies de inseto, com exceção de *Lyracus* sp. 1, foram mais abundantes na última coleta.

### **3.3 Variação espacial e temporal de insetos consumidores de sementes e parasitoides associados aos frutos**

A intensidade da interação entre frutos de *S. tenuifolia* e os seus consumidores de sementes variou bastante, com taxas de consumo de sementes entre zero e 100% ( $25,35 \pm 29,42\%$ ). Além disso, a taxa de consumo de sementes variou entre subáreas ( $p < 0,001$ ,  $X^2 = 20,96$ , Figura 10A), e houve maior taxa de consumo de sementes em Ae-3, e menores em La-1 e Lu-2. Estes resultados também foram observados com a mensuração das forças de interação entre as sementes e os seus consumidores nas subáreas avaliadas (Tabela 3), dentre as quais os valores de força de interação apresentaram heterogeneidade e diferiram entre si ( $Q_{\text{total}} = 26,913$ ,  $P_X^2 = 0,029$ ). Da mesma forma, o efeito

temporal (coletas) influenciou o consumo de sementes, quando houve um aumento do consumo de sementes ao longo da estação reprodutiva de *S. tenuifolia* ( $p < 0,001$ ,  $X^2 = 37,445$ , Figura 11A).

Dentre todas as sementes atacadas foi estimado que 79,59% delas sejam consumidas por *M. terani*, 11,61% por *Allorhogas* sp. 1 e 8,80% por *S. maculatopygus*. Assim, *M. terani* exerce o impacto de consumo sobre 23,46% do total de sementes produzidas por *S. tenuifolia*, enquanto *Allorhogas* sp. 1 e *S. maculatopygus* atacam 3,42% e 2,59%, respectivamente.

Os bruquíneos consumidores de sementes colocam seus ovos na superfície das vagens de *S. tenuifolia*. Dentre os frutos avaliados foram contabilizados 2192 ovos de bruquíneos e uma média de  $3,84 \pm 3,79$  ovos por fruto. Do total de ovos, 32,30% desenvolveram-se até a fase adulta e apenas 22,13% conseguiram desenvolver-se por completo e emergiram dos frutos. A abundância de ovos variou espacialmente ( $p = 0,008$ ,  $X^2 = 18,963$ , Figura 10B) e apresentou maior abundância em Ae-3 e menor em Lu-2. Enquanto, temporalmente, a abundância de ovos foi gradativamente maior até o final da estação reprodutiva de *S. tenuifolia* ( $p < 0,001$ ,  $X^2 = 49,038$ , Figura 11B).

Dentre os coleópteros consumidores de sementes adultos, a abundância do bruquíneo *M. terani* variou entre subáreas ( $p < 0,001$ ,  $X^2 = 179,43$ , Figura 10C), com a maior abundância observada em Ae-3 e a menor em Lu-2. Temporalmente, a abundância de *M. terani* aumentou gradativamente ao longo da estação reprodutiva de *S. tenuifolia* ( $p < 0,001$ ,  $X^2 = 45,037$ , Figura 11C). Da mesma forma, a abundância da outra espécie de bruquíneo, *S. maculatopygus*, variou espacialmente ( $p < 0,001$ ,  $X^2 = 24,772$ , Figura 10DA) e apresentou um padrão semelhante a *M. terani*, com maior abundância em Ae-2 e Ae-3 e menor em Lu-1. Temporalmente, a abundância de *S. maculatopygus* aumentou gradativamente até o final da estação reprodutiva de *S. tenuifolia* ( $p < 0,001$ ,  $X^2 = 24,739$ , Figura 11D).

Entretanto, apesar da abundância do único himenóptero consumidor de sementes, *Allorhogas* sp. 1., ter variado espacialmente também ( $p = 0,004$ ,  $X^2 = 8,192$ , Figura 10E), o padrão apresentado foi inverso aos bruquíneos, pois foram ausentes em Ae-3, a subárea de maior abundância dos mesmos. Entre coletas, a abundância de *Allorhogas* sp. 1 foi maior na terceira coleta ( $p = 0,001$ ,  $X^2 = 10,435$ ) e não diferiu entre a segunda e terceira coletas (Figura 11E).

Com relação às espécies de parasitoides primários, a abundância de *Horismenus* sp. 1 variou entre subáreas ( $p = 0,005$ ,  $X^2 = 20,333$ ) e apresentou-se maior em Ae-3, a subárea que também teve maior abundância de ovos de bruquíneos e do seu hospedeiro *M. terani*. No entanto, não ocorreu *Horismenus* sp. 1 na Ae-1, onde houve abundância intermediária do seu hospedeiro (Figura 10F). Dentre as coletas, houve menor abundância de *Horismenus* sp. 1 na primeira coleta ( $p = 0,005$ ,  $X^2 = 10,603$ ) e foi semelhante entre a segunda e terceira coletas (Figura 11F). A taxa de parasitismo de *Horismenus* sp. 1 sobre o seu hospedeiro *M. terani* nas subáreas foi de Ae-1 = 0,00%, Ae-2 = 1,65%, Ae-3 = 11,11%, La-1 = 5,00%, La-2 = 1,43%, Lu-1 = 26,09%, Lu-2 = 33,33%, Lu-3 = 18,67%. Da mesma forma, os valores mensurados de forças de interações apresentaram maiores intensidades nas mesmas subáreas onde foram observadas as maiores taxas de parasitismo de *M. terani* por *Horismenus* sp. (Tabela 3). Porém os dados não foram heterogêneos e não diferiram estatisticamente entre subáreas ( $Q_{total} = 2,511$ ,  $P_X^2 = 0,999$ ).

Por outro lado, o parasitoide de *Allorhogas* sp. 1, *Eurytoma* sp. 1, apresentou pouca variação entre subáreas e não diferiu estatisticamente ( $p = 0,283$ ,  $X^2 = 206,450$ , Figura 10G). Apesar disso, os *Eurytoma* sp. 1 foram ausentes nas subáreas Ae-1 e Ae-2. A abundância deste parasitoide variou temporalmente ( $p < 0,001$ ,  $X^2 = 9,126$ ) com menores valores nas duas primeiras coletas e maior na terceira (Figura 11G). A taxa de parasitismo de *Eurytoma* sp. 1 sobre o seu hospedeiro *Allorhogas* sp. 1 nas subáreas foi de Ae-1 = 0,00%, Ae-

2 = 0,00%, Ae-3 = 100,00%, La-1 = 54,54%, La-2 = 26,53%, Lu-1 = 28,57%, Lu-2 = 66,67%, Lu-3 = 38,46%. A baixa abundância de ambas as espécies permitiu o cálculo das forças de interações apenas para as subáreas La-2 e Lu-1, dentre as quais a última teve maior intensidade, e não foi observada heterogeneidade ou diferenças significativas entre as subáreas ( $Q_{\text{total}} = 0,171$ ,  $P_X^2 = 0,982$ , Tabela 3).

Os outros parasitoides primários *Lycrus* sp. 1 (parasitoide de *Allorhogas* sp. 1) e *Eupelmus* sp. 1 (parasitoide de *S. maculatopygus*) não foram avaliados quanto às coletas e subáreas devido a terem apresentado abundâncias de dois e um, respectivamente. O primeiro apresentou um indivíduo na primeira coleta das subáreas Ae-1 e Ae-2 e o segundo apresentou um indivíduo na terceira coleta da subárea Lu-3 (Tabela 2).

Por fim, a única espécie de parasitoide secundário aqui considerada, *Brasema* sp. 1, apresentou pouca variação espacial e não apresentou diferença significativa entre subáreas ( $p = 0,168$ ,  $X^2 = 10,386$ , Figura 10H). Apesar disso, os *Brasema* sp. 1 foram ausentes nas subáreas Ae-2, Ae-3, Lu-1 e Lu-2. A abundância deste parasitoide não variou também temporalmente e apresentou número de indivíduos semelhante entre as três coletas de frutos ( $p < 0,159$ ,  $X^2 = 1,983$ , Figura 11H). A taxa de parasitismo de *Brasema* sp. 1 sobre o seu hospedeiro *Eurytoma* sp. 1 nas subáreas foi de Ae-1 = 100,00%, Ae-2 não ocorreram *Eurytoma* sp. 1 ou *Brasema* sp. 1, Ae-3 = 0,00%, La-1 = 40,00%, La-2 = 23,08%, Lu-1 = 0,00%, Lu-2 = 0,00%, Lu-3 = 40,00%.

## 4 DISCUSSÃO

Na rede trófica estudada foram observados insetos consumidores de sementes e parasitoides primários e secundários, apresentando, portanto, até quatro níveis tróficos. Em geral, as interações variaram espacialmente e temporalmente devido ao estado fenológico das plantas e à variação na presença/ausência e abundância das espécies. Quanto ao ataque pelos insetos consumidores de sementes, a abundância dos mesmos respondeu tanto a diferenças nas características físicas quanto químicas de sementes e frutos, o que permite inferir sobre possíveis efeitos destes caracteres sobre o *fitness* dos insetos. Além disso, variações nos caracteres de frutos e sementes e na abundância de insetos sugerem a ocorrência de efeitos de cascata trófica (ECT), os quais são discutidos com maior ênfase no Artigo II.

### 4.1 Padrões gerais e variação espaço-temporal dos caracteres de frutos e sementes de *Senegalia tenuifolia*

Temporalmente, a biomassa dos frutos não foi influenciada, mas a biomassa de sementes atacadas e sadias aumentou ao longo da estação reprodutiva de *S. tenuifolia*. Portanto, a época na qual foram coletados os frutos, provavelmente, estes já haviam terminado sua fase de crescimento, enquanto as sementes se encontravam ainda nesta fase. Em um estudo com outra espécie de Fabaceae, *Senna multijuga*, Sari e Ribeiro-Costa (2005) também observaram que o amadurecimento das sementes ocorrerem apenas ao final da estação reprodutiva da planta. Este fato pode ser considerado como uma estratégia de defesa para reduzir o tempo de exposição das sementes maduras ao ataque de consumidores de sementes (Janzen 1969).

Dentre as sementes que se desenvolveram por completo 25,68% das sementes foram atacadas pelos insetos. Este valor é relativamente baixo já que geralmente são encontradas espécies com taxas de consumo de sementes entre 10 e 90% (Janzen 1971). Apesar disso, o efeito negativo do consumo de sementes tende a ser impactante independente da sua taxa devido a ele afetar diretamente a reprodução da planta hospedeira. Isto ocorre devido ao consumidor de sementes, na maioria das vezes, matar o embrião e/ou por retirar grande parte do seu endosperma, o que impossibilita a germinação da semente (Southgate 1979, Tomaz et al. 2007, Fox et al. 2012). Além disso, as sementes com maior biomassa foram mais atacadas, o que intensifica o efeito negativo dos insetos sobre *S. tenuifolia*, já que as sementes maiores, as quais foram atacadas, poderiam produzir plântulas maiores (Fox et al. 2012), diminuindo portanto a possibilidade de sucesso caso as sementes menores consigam germinar.

A análise química realizada nas diferentes categorias de frutos e sementes apresentou um padrão geral de maior porcentagem de nitrogênio, fósforo e potássio nas sementes do que nos frutos de *S. tenuifolia*. A quantidade de nutrientes é um fator limitante para o consumo de um determinado recurso. Um dos elementos fundamentais para os seres vivos é o nitrogênio, o qual participa na composição das proteínas, o que pode ser um indicativo da quantidade das mesmas em um tecido (Janzen 1969, Mattson-Jr 1980). As proteínas se apresentam em baixa quantidade em vegetais em relação aos animais, sendo, portanto, um fator limitante para o consumo de um vegetal por herbívoros (Mattson-Jr 1980, Huberty e Denno 2006). Limitações na quantidade de nitrogênio podem causar um efeito negativo sobre a sobrevivência e tamanho corporal e aumentar o tempo de desenvolvimento de insetos herbívoros (Awmack e Leather 2002, Huberty e Denno 2006). Assim, muitos herbívoros se especializam em consumir tecidos de órgãos de plantas que apresentam maior quantidade de proteínas (Mattson-Jr 1980), tal como flores, frutos ou sementes

(Woodwell et al. 1975). As sementes necessitam de grande quantidade de proteínas, pois são os órgãos primários da formação de um novo indivíduo vegetal, e apresentam, portanto, ainda mais proteínas do que a polpa de frutos (Osman 2004). Os bruquíneos representam uma subfamília especialista em consumir sementes (Southgate 1979) e, no estudo aqui apresentado, foi observada uma tendência de as sementes atacadas por estes insetos apresentarem maiores quantidades de nitrogênio. O padrão de sementes atacadas com maiores quantidades de nitrogênio já foi observado em sistemas envolvendo outras espécies de consumidores de sementes (Ramírez e Traveset 2010). Assim, a maior porcentagem de proteínas nas sementes em detrimento dos frutos exalta tanto a importância das sementes para as plantas como o maior sucesso dos insetos especialistas no consumo de sementes.

O fósforo também foi mais abundante nas sementes do que nos frutos e tendeu a ser maior nas sementes atacadas em detrimento das sadias. Este elemento químico é bastante abundante em sementes devido a ele participar da constituição de fosfolipídeos, ATP (Adenosina 5'-Trifosfato) e dos ácidos nucleicos (DNA e RNA) (Bertram et al. 2006). Os fosfolipídeos constituem a membrana das células dos seres vivos, enquanto os ATPs são essenciais como forma de energia. Já os ácidos nucleicos representam o material genético herdado pela semente da planta-mãe que deve ser passado para os próximos descendentes da espécie. Da mesma forma, os consumidores de sementes também necessitam do fósforo na formação destes compostos, o que pode determinar o seu maior sucesso em sementes com maiores concentrações deste elemento químico. Além disso, já foram observadas alterações no *fitness* de insetos herbívoros em resposta às quantidades inadequadas, tanto abaixo quanto acima do ideal, na concentração de fósforo do seu recurso (Bertram et al. 2006, Zehnder e Hunter 2009).

Da mesma forma, o potássio foi mais abundante em sementes do que em frutos. Além disso, o potássio também apresentou tendências na sua porcentagem dentro das categorias de frutos e de sementes, com maiores quantidades nos frutos infestados e sementes atacadas. Este elemento químico é importante para o metabolismo normal de proteínas e para a ativação de diversas enzimas (Amtmann et al. 2008). Desta forma, apresenta-se como um elemento essencial tanto para as sementes durante o processo de germinação, como para os insetos, os quais se alimentam de uma única semente durante toda a sua fase larval. Além disso, plantas com deficiência na quantidade de potássio podem induzir genes com a função de produzir compostos defensivos (Troufflard et al. 2010).

#### **4.2 Insetos associados aos frutos e suas interações**

Dentre todas as espécies, os bruquíneos consumidores de sementes foram as duas mais abundantes e, dentre eles, *Merobruchus terani* apresentou oito vezes mais indivíduos do que *Stator maculatopygus* (Figura 2A). Espécies de Bruchinae consumidoras de sementes, como as encontradas no estudo, passam toda a sua fase larval se alimentando dentro de sementes (Southgate 1979). Estes insetos são bastantes comuns em plantas da família Fabaceae (Janzen 1969, Southgate 1979, Derbel et al. 2007, Östergård et al. 2007, Tuda et al. 2009, Rossi et al. 2011), família a qual pertence *S. tenuifolia*. Os bruquíneos *M. terani* e *S. maculatopygus* atacam as sementes durante toda a estação reprodutiva, porém devido ao efeito acumulativo do tempo de exposição dos frutos, ao fim da estação reprodutiva de *S. tenuifolia* possui uma maior abundância de ovos de bruquíneos (veja Figura 11B). O ataque por eles pode ser percebido mesmo após sua emergência, já que realizam um furo circular bastante característico nas sementes. Os *M. terani* atacam os frutos enquanto

estes ainda estão ligados à planta mãe e apenas um bruquíneo se desenvolve em cada semente (Johnson e Siemens 1997), o que em algumas espécies pode indicar a ocorrência de canibalismo (Ribeiro-Costa 1998). Caracterizados como uma espécie especialista em plantas do gênero *Acacia*, além de *A. tenuifolia* (sinônimo de *S. tenuifolia*), *M. terani* tem como hospedeiras as plantas *A. augustissima*, *A. berlandieri*, *A. gaumeri* e *A. picachensis* (Johnson e Siemens 1997). Já *Stator maculatopygus* havia sido encontrado consumindo apenas as sementes da planta *A. bonariensis* e descrito com o hábito de ovipositar diretamente em sementes de frutos pós-dispersos (Morse e Farrel 2005). Apesar disso, encontramos *S. maculatopygus* em frutos pré-dispersos coletados de *S. tenuifolia*.

Além dos bruquíneos, o braconídeo *Allorhogas* sp. 1 foi encontrado como consumidor das sementes de *S. tenuifolia*. De acordo com a literatura, este gênero é exclusivamente de consumidores de sementes e/ou galhadores (Marsh et al. 2000, Pentead-Dias e Carvalho 2008, Chavarría et al. 2009). Em *S. tenuifolia*, os *Allorhogas* sp. 1 se alimentam a partir das extremidades causando deformidades nas sementes ainda em desenvolvimento. Cada semente pode conter um ou vários indivíduos, semelhante ao *Allorhogas* spp. observado por Macêdo e Monteiro (1989). Segundo os mesmos autores, estes insetos induzem expansões irregulares das sementes, tal como galhadores, isolando-se, o que permite a exploração do recurso por mais de um indivíduo da espécie. Também da família Braconidae, foi encontrado um indivíduo do gênero *Prodecatoma*, gênero que tem sido encontrado em frutos e sementes de plantas de diversas famílias, dentre elas Fabaceae, e também podem ser fitófagos (Perioto e Lara 2004).

Dentre os parasitóideparasitoides, a morfoespécie mais abundante foi *Horismenus* sp. 1 (Eulophidae), a qual foi encontrada como parasita do bruquíneo *M. terani*, o qual é pertencente a uma subfamília comumente

encontrada como hospedeiros para espécies deste gênero de parasitoides (Bonet 2008). De acordo com a literatura, os *Eupelmus* são ectoparasitoides de larvas e pupas de coleópteras (Askew e Nieves-Aldrey 2000, Fusu 2009) e podem ser encontrados como parasitas de bruquíneos (Sari e Ribeiro-Costa 2005). Neste trabalho foi encontrada uma espécie de *Eupelmus* que provavelmente parasita o bruquíneo *S. maculatopygus*. Outra possível espécie de parasita para os bruquíneos é o braconídeo *Lyracus* sp. 1, também um gênero de parasitoides de coleópteros (Hanson e Gauld 1995). Apesar disso, Marsh e colaboradores (2000) citam uma espécie do gênero *Lyracus* como um possível parasitoide de *Allorhogas* spp. Uma espécie de Pteromalinae que ocorreu apenas uma vez nos frutos coletados e não foi identificada, também pode ser um ecto ou endoparasitoide das larvas de bruquíneos ou ainda hiperparasitoides de alguma espécie de himenóptero parasitoide (Hanson e Gauld 1995) encontrado em *S. tenuifolia*.

Já o braconídeo consumidor de sementes apresentou a morfoespécie *Eurytoma* sp. 1 como seu parasitoide. Estes euritomídeos foram encontrados dispostos nas extremidades das sementes de forma semelhante aos *Allorhogas* sp. 1, o que indica o parasitismo dele sobre estes himenópteros consumidores de sementes. Alguns autores encontraram espécies de *Eurytoma* que atuam como ectoparasitas de larvas de *Allorhogas* (Macêdo e Monteiro 1989, Marsh et al. 2000, Penteado-Dias e Carvalho 2008). Também foi encontrado um *Aprostocetus* (Eulophidae: Tetrastichinae), gênero que compreende espécies de parasitoides e hiperparasitoides de ovos de hospedeiros de diversas ordens de insetos, inclusive Hymenoptera do gênero *Eurytoma* (Graham 1987). Por outro lado, uma espécie não identificada estudada por Badenes-Perez e Johnson (2007), também pertencente à subfamília Tetrastichinae, foi observada como parasita de um *Allorhogas*.

Uma peça interessante da rede é o himenóptero *Brasema* sp. 1. Insetos pertencentes a este gênero podem ser parasitas de espécies de euritomídeos do gênero *Eurytoma* (Askew e Nieves-Aldrey 2004, 2006). Portanto, caso a espécie de *Brasema* encontrada em *S. tenuifolia* seja parasitoide de *Eurytoma* sp. 1, estará atuando como um parasitoide secundário e irá elevar a rede trófica associada a esta planta ao quarto nível trófico.

Devido à baixa abundância não foi possível afirmar qual a possível relação de alguns insetos com a rede trófica estudada, e estes foram então classificados como oportunistas para o sistema *S. tenuifolia*. Encontramos o gênero *Chelonus*, o qual geralmente parasita lepidópteros (Wharton et al. 1997), bem como os *Eiphosoma* (Triana e Ravelo 2007), o que explica a ocorrência de apenas dois e um indivíduo desses gêneros, respectivamente. Por fim, os *Phylloxeroxenus*, gênero pouco estudado, apresentam a maioria dos seus hospedeiros ainda não registrados e foi observado apenas como parasita de galhadores do gênero *Phylloxera* (Phylloxeridae) (Lotfalizadeh et al. 2007).

Encontradas aqui associadas aos frutos de *S. tenuifolia*, as formigas *Myrmelachista ruskii* (Longino 2006) e *Crematogaster* sp. (Longino 2003) pertencem a gêneros exclusivamente arborícolas. Muitas vezes, espécies de *Crematogaster* sp. são observadas formando pequenas colônias satélites em plantas para se manter mais próximas de fontes de alimento efêmeras, tal como o néctar fornecido por nectários extraflorais (Lanan et al. 2011), órgão presente na espécie vegetal estudada. Alguns trabalhos têm detectado um efeito positivo para a planta com a presença de formigas, muitas vezes apenas pelo seu forrageamento exercendo a função de defesa indireta afugentando organismos que poderiam se alimentar das sementes da planta hospedeira (Inouye e Taylor-Jr 1979, Perry et al. 2004). Portanto, *M. ruskii* e *Crematogaster* sp. podem estar utilizando os frutos de *S. tenuifolia* como abrigo e acabarem protegendo os frutos do ataque por consumidores de sementes, principalmente *Crematogaster*

sp., um gênero de formigas bastante agressivas (Richard et al. 2001, Longino 2003).

#### **4.3 Variação espaço-temporal de insetos consumidores de sementes e parasitoides associados aos frutos**

A abundância dos consumidores de sementes e parasitoides variou espacialmente. Os bruquíneos consumidores de sementes ovipositam nas vagens de *S. tenuifolia* ainda verdes, assim, muitas vezes, variações temporais na fase fenológica das plantas podem levar a diferenças na abundância de consumidores de sementes entre locais devido aos frutos de todas as subáreas serem coletados na mesma época (Sari e Ribeiro-Costa 2005).

A subárea Ae-1 apresentou o menor número médio de sementes produzidas por fruto. Isto causou baixa abundância de todas as espécies de insetos associados aos frutos (Sharratt e Olckers 2012). Portanto, a capacidade de suporte (número de sementes produzidas) deste local não foi suficiente para a manutenção de populações viáveis dos insetos de níveis tróficos superiores, além de ter apresentado baixa abundância de consumidores de sementes e apenas um indivíduo parasitoide primário e um secundário. A produção primária é de fundamental importância para os níveis tróficos superiores, portanto a menor abundância na base da cadeia não permite a sustentação de espécies raras no local (Wimp et al. 2010), tal como espécies de parasitoides. Então, neste cenário é possível observar um ECT do tipo *bottom-up* (negativo), ou seja, a quantidade de produtividade primária controlando os níveis tróficos superiores (consumidores de sementes e parasitoides).

Já a subárea La-2 apresentou maior abundância de *Allorhogas* sp. 1, da mesma forma que o seu parasitoide *Eurytoma* sp. 1 e o parasitoide secundário *Brasema* sp. 1, o qual parasita o *Eurytoma* sp. 1. Da mesma forma, a subárea Ae-

3 apresentou a maior abundância de bruquíneos e do parasitoide de *M. terani*, *Horismenus* sp. 1. Portanto, a disponibilidade de hospedeiros é um fator determinante para a abundância dos parasitoides (Fonseca et al. 2005).

Em resposta ao maior sucesso dos bruquíneos em sementes maiores, a abundância de bruquíneos foi maior na subárea Ae-3, a qual apresentou maior biomassa de sementes e a maior taxa de consumo das mesmas. Estes bruquíneos associados aos frutos de *S. tenuifolia* consomem apenas uma semente durante toda a sua fase larval. Assim, sementes com mais biomassa proporcionam maior quantidade de recurso disponível para o seu desenvolvimento (Janzen 1969) e propiciaram adultos maiores (Bonal e Muñoz 2009, Kestring et al. 2009, Bonal et al. 2012) e, em consequência, maior *fitness* (Cope e Fox 2003). Além disso, sementes maiores podem apresentar menor quantidade de compostos fenólicos, os quais podem levar a uma redução no tamanho de bruquíneos (Kestring et al. 2009). O maior tamanho das sementes permite também que um maior número de insetos consiga se desenvolver até a fase adulta, o que aumenta a abundância dos mesmos (Bonal et al. 2012). Portanto, a maior biomassa das sementes está causando um efeito *bottom-up* (positivo) sobre os insetos associados aos frutos de *S. tenuifolia* na subárea Ae-3 levando a um aumento na abundância de *M. terani*, que por sua vez aumentou a abundância do seu parasitoide *Horismenus* sp. 1.

Já a sub-rede trófica de insetos que envolve o consumidor de sementes *Allorhogas* sp. 1 foi bastante rara na região Ae (Ae-1, Ae-2 e Ae-3) e há a ausência dos seus insetos em alguns casos. Isto talvez seja um reflexo da alta abundância dos bruquíneos nestes locais, o que sugere a existência de competição já que não ocorrem *Allorhogas* sp. 1 e bruquíneos em uma mesma semente.

Nas subáreas da região Lu, a abundância de *S. maculatopygus* se manteve semelhante às observadas nas subáreas das regiões Ae e La. Por outro

lado, a abundância de *M. terani* é menor nessa região enquanto a taxa de parasitismo de *M. terani* por *Horismenus* sp. 1 é maior. Além disso, nas subáreas Lu também foi observado um número de sementes e biomassa das mesmas um pouco inferiores às demais subáreas. Isso indica a ocorrência do controle da abundância de *M. terani* tanto através da menor disponibilidade e qualidade de recurso (*bottom-up*) quanto do parasitismo por *Horismenus* sp. 1 (*top-down*).

De maneira geral, houve um aumento da abundância de insetos ao longo da estação reprodutiva de *S. tenuifolia*. Primeiramente, devido aos frutos retirados na última coleta permanecerem um tempo maior expostos aos insetos, o que é comprovado pelo efeito acumulativo observado na abundância de ovos de bruquíneos postos nas vagens ao longo da estação reprodutiva da planta. O final da estação reprodutiva da planta coincidiu também com a ocorrência de sementes de maior biomassa devido ao seu amadurecimento, o que proporciona recurso suficiente para o desenvolvimento dos insetos, assim como observado no trabalho de Sari e Ribeiro-Costa (2005). Portanto, o final da estação reprodutiva coincide com a época de maiores sementes e, conseqüentemente, maior abundância de insetos.

No entanto, a biomassa das sementes sadias e atacadas não diferiu na subárea Lu-1 e na última coleta. É possível observar que Lu-1 é a subárea que apresentou menor biomassa de sementes, o que pode ter inviabilizado o desenvolvimento de muitos dos insetos que atacaram essas sementes. Por outro lado, as duas categorias de sementes da última coleta são de tamanho grande em relação às outras coletas, permitindo o desenvolvimento dos insetos em muitas das sementes disponíveis. Portanto, de maneira geral, essas duas situações expostas representam biomassa de recurso disponível determinante para o desenvolvimento dos insetos tanto limitando quanto sendo abundante. Assim, a grande disponibilidade de sementes de maior biomassa desta subárea propiciou também que ela apresentasse uma das três maiores abundâncias de bruquíneos,

assim como as sementes de pequena biomassa diminuíram a abundância dos consumidores de sementes do local (Bonal et al. 2012).

A partir deste estudo foi possível observar que recursos com alta concentração de nutrientes, tal como sementes, permitem a sustentação de uma rede bastante complexa, envolvendo espécies de diversos grupos taxonômicos e níveis tróficos. Além disso, a partir do conhecimento das espécies envolvidas e do papel delas na rede, é possível estudar interações ecológicas de maior complexidade e extrapolar para a descrição do funcionamento de outros sistemas similares.

Além disso, os resultados sugerem que a coleta de frutos para o estudo de redes tróficas deve ser feita em locais diversificados a fim de coletar espécies raras e estimar a abundância dos insetos em uma escala maior e mais precisa. Ademais, a retirada dos frutos deve ser feita no final da estação reprodutiva da planta para aperfeiçoar esses trabalhos, já que é o momento em que as sementes já se desenvolveram e permitem o desenvolvimento completo dos insetos associados.

A abundância de insetos consumidores de sementes diminui com o menor número de sementes, o que afeta negativamente a abundância de parasitoides devido à baixa disponibilidade de hospedeiros. Além disso, os resultados demonstram maior sucesso dos insetos consumidores de sementes em frutos e sementes que representam maior quantidade (e.g. número e tamanho das sementes) e qualidade (e.g. quantidade de NPK) do recurso. Em consequência das diferentes associações bióticas nas subáreas devido à presença/ausência e abundância das espécies (Prado e Lewinsohn 2000), os padrões de ECT (*bottom-up*, *top-down* ou ambas em equilíbrio e imperceptíveis) encontrados variaram espacialmente. Além disso, os resultados encontrados estão de acordo com outros estudos em comunidades de artrópodes, os quais predizem a prevalência dos ECT *bottom-up* (Denno et al. 2002, 2005). E, mais raros, mas não

inexistentes, a observação de ECT *top-down* e *bottom-up* ocorrendo simultaneamente ou ainda os efeitos *top-down* prevaleceram. Porém, a ocorrência de ECT *top-down* irá depender da capacidade de controle do predador/parasitoide sobre a sua presa/hospedeiro (Denno et al. 2002, 2005).

### **AGRADECIMENTOS**

Agradecemos a Dr<sup>a</sup> C. S. Ribeiro-Costa, A. R. Nascimento, A. C. M. de Queiroz e Dr<sup>a</sup> M. S. C. Morin pelo auxílio na identificação dos insetos. À Universidade Federal de Lavras e ao PPG em Ecologia Aplicada pela logística prestada. À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) que financiou este projeto e forneceu bolsas de Iniciação Científica a Lais F. Maia e Raphael A. Moraes e à Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) que forneceu bolsa de mestrado a Juliana Tuller.

## REFERÊNCIAS

- Amtmann A, Troufflard S, Armengaud P (2008) The effect of potassium nutrition on pest and disease resistance in plants. *Physiol Plant* 133:682-691.
- Askew RR, Nieves-Aldrey JL (2000) The genus *Eupelmus* Dalman, 1820 (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eupelmidae) in Peninsular Spain and the Canary Islands, with taxonomic notes and descriptions of new species. *Graellsia* 56:49-61.
- Askew RR, Nieves-Aldrey JL (2004) Further observations on Eupelminae (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eupelmidae) in the Iberian Peninsula and Canary Islands, including descriptions of new species. *Graellsia* 60(1):27-39.
- Askew RR, Nieves-Aldrey JL (2006) Calosotinae and Neanastatinae in the Iberian Peninsula and Canary Islands, with descriptions of new species and a supplementary note on *Brasema* Cameron, 1884 (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eupelmidae). *Graellsia* 62(1):87-100.
- Awmack CS, Leather SR (2002) Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu Rev Entomol* 47:817-814.
- Badenes-Perez FR, Johnson MT (2007) Ecology and impact of *Allorhogas* sp. (Hymenoptera: Braconidae) and *Apion* sp. (Coleoptera: Curculionidae) on fruits of *Miconia calvescens* DC (Melastomataceae) in Brazil. *Biol Control* 43:317-322.
- Bates D, Maechler M, Dai B (2008) lme4: Linear Mixed-Effects Models Using Eigen and S4 Classes. R Development Core Team, Vienna, Austria.
- Berlow EL, Navarrete SA, Briggs CJ, Power ME, Menge BA (1999) Quantifying variation in the strengths of species interactions. *Ecology* 80(7):2206-2224.
- Berlow EL, Neutel AM, Cohen JE, Ruiter PC, Ebenman B, Emmerson M, Fox JW, Jansen VAA, Jones JI, Kokkoris GD, Logofet DO, Mckane AJ, Montoya JM, Petchey O (2004) Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *J Anim Ecol* 73:585-598.

- Bertram SM, Schade JD, Elser JJ (2006) Signalling and phosphorus: correlation between mate signalling effort and body elemental composition in crickets. *Anim Behav* 72(4):899-907.
- Bonal R, Hernández M, Ortego J, Muñoz A, Espelta JM (2012) Positive cascade effects of forest fragmentation on acorn weevils mediated by seed size enlargement. *Insect Conserv Divers* 5:381-388.
- Bonal R, Muñoz A (2009) Seed weevils living on the edge: pressures and conflicts over body size in the endoparasitic *Curculio* larvae. *Ecol Entomol* 34:304-309.
- Bonet A (2008) New hosts, host plants, and distribution records for *Horismenus* (Hymenoptera: Eulophidae) species in a bruchid beetle parasitoid guild attacking wild type *Phaseolus coccineus* and *P. vulgaris* in Central Mexico. *Fla Entomol* 91(4):698-701.
- Brandes AFN, Barros CF (2008) Anatomia do lenho de oito espécies de lianas da família Leguminosae ocorrentes na Floresta Atlântica. *Acta Botan Bras* 22(2):465-480.
- Bukovinszky T., Van Veen FJF, Jongema Y, Dicke M (2008) Direct and indirect effects of resource quality on food web structure. *Science* 319:804-807.
- Chavarría L, Hanson P, Marsh P, Shaw S (2009) A phytophagous braconid, *Allorhogas conostegia* sp. nov. (Hymenoptera: Braconidae), in the fruits of *Conostegia xalapensis* (Bonpl.) D. Don (Melastomataceae). *J Nat Hist* 43(43):2677-2689.
- Cope JM, Fox CW (2003) Oviposition decisions in the seed beetle, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae): Effects of seed size on superparasitism. *J Stored Prod Res* 39:355-365.
- Denno RF, Gratton C, Peterson MA, Langellotto GA, Finke DL, Huberty AF (2002) Bottom-up forces mediate natural-enemy impact in a phytophagous insect community. *Ecology* 83:1443-1458.
- Denno RF, Lewis D, Gratton C (2005) Spatial variation in the relative strength of top-down and bottom-up forces: causes and consequences for phytophagous insect population. *Ann Zool Fennici* 42:295-311.

Derbel S, Noumi Z, Anton KW, Chaieb M (2007) Life cycle of the coleoptera *Bruchidius raddiane* and the seed predation of the *Acacia tortilis* Subsp. *raddiana* in Tunisia. CR Biol 330:49-54.

Fonseca CR, Prado PI, Almeida-Neto M, Kubota U, Lewinsohn TM (2005) Flower-heads, herbivores, and their parasitoids: food web structure along a fertility gradient. Ecol Entomol 30:36-46.

Fox CW, Wallin WG, Bush ML, Czesak ME, Messina FJ (2012) Effects of seed beetles on the performance of desert legumes depend on host species, plant stage, and beetle density J Arid Environ 80:10-16.

Fusu L (2009) Romain Eupelmidae (Hymenoptera, Chalcidoidea): new cytogenetic, faunistic and host records. North-West J Zool 5(2):307-320.

Goldberg DE, Rajaniemi T, Gurevitch J, Stewart-Oaten A (1999) Empirical approaches to quantifying interaction intensity: Competition and facilitation along productivity gradients. Ecology 80(4):1118-1131.

Graham MWRV (1987) A reclassification of the European Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae), with a revision of certain genera. Bull Br Mus (Nat Hist Entomol Ser) 55(1):1-392.

Hanson PE, Gauld ID (1995) The Hymenoptera of Costa Rica. Oxford: Oxford University Press.

Hedges LV, Gurevitch J, Curtis PS (1999) The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. Ecology 80(4): 1150-1156.

Huberty AF, Denno RF (2006) Consequences of nitrogen and phosphorus limitation for the performance of two planthoppers with divergent life-history strategies. Oecologia 149:444-455.

Huxham M, Raffaelli D, Pike A (1995) Parasites and food web patterns. J Anim Ecol 64:168-176.

Inouye DW, Taylor-Jr OR (1979) A temperate region plant-ant-seed predator system: Consequences of extra floral nectar secretion by *Helianthella quinquenervis*. Ecology 60(1):1-7.

Janzen DH (1969) Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. Evolution 23(1):1-27.

Janzen DH (1971) Seed predation by animals. *Annu Rev Ecol Syst* 2:465-492.

Johnson CD, Siemens DH (1997) Oviposition behavior, guilds, host relationships and new host and distribution records for the genus *Merobruchus* Bridwell (Coleoptera: Bruchidae). *Coleopt Bull* 51(1):13-21.

Kestring D, Menezes LCCR, Tomaz CA, Lima GPP, Rossi MN (2009) Relationship among phenolic contents, seed predation, and physical seed traits in *Mimosa bimucronata* plants. *J Plat Biol* 52:569-576.

Lanan MC, Dornhaus A, Bronstein JL (2011) The function of polydomy: The *Crematogaster torosa* preferentially forms new nests near food sources and fortifies outstations. *Behav Ecol Sociobiol* 65:959-968.

Lima JR, Mansano VF, Araújo FS (2012) Coexistence and geographical distribution of Leguminosae in an area of Atlantic forest in the semi-arid region of Brazil. *J Syst Evol* 50(1):25-35.

Longino JT (2003) The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. *Zootaxa* 151:1-150.

Longino JT (2006) A taxonomic review of the genus *Myrmelachista* (Hymenoptera: Formicidae) in Costa Rica. *Zootaxa* 1141:1-54.

Lotfalizadeh H, Delvare G, Rasplus JY (2007) Phylogenetic analysis of Eurytominae (Chalcidoidea: Eurytomidae) based on morphological characters. *Zool J Linn Soc* 151:441-510.

Macêdo MV, Monteiro RF (1989) Seed predation by a braconid wasp, *Allorhogas* sp. (Hymenoptera). *J NY Entomol Soc* 97(3):358-362.

Marsh PM, Macêdo MV, Pimental MCP (2000) Descriptions and biological notes on two new phytophagous species of the genus *Allorhogas* from Brasil (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae). *J Hymenopt Res* 9(20):292-297.

Morse GE, Farrell BD (2005) Ecological and evolutionary diversification of the seed beetle genus *Stator* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae). *Evolution* 59(6):1315-1333.

Mattson-Jr WJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann Rev Ecol Syst* 11:119-161.

- Osman MA (2004) Chemical and nutrient analysis of baobab (*Adansonia digitata*) fruit and seed protein solubility. *Plant Food Hum Nutr* 59:29-33.
- Östergård H, Hambäck PA, Ehrlén J (2007) Pre-dispersal seed predation: the role of fruit abortion and selective oviposition. *Ecology* 88(12):2959-2965.
- Pace ML, Cole JJ, Carpenter SR, Kitchell JF (1999) Trophic cascade revealed in diverse ecosystems. *TREE* 14(12):483-488.
- Paine RT (1966) Food web complexity and species diversity. *Am Nat* 100(910):65-75.
- Paine RT (1980) Linkage, interaction strength and community infrastructure. *J Anim Ecol* 49(3):666-685.
- Paine RT (1992) Food web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature* 355:73-75.
- Penteado-Dias AM, Carvalho FM (2008) New species of Hymenoptera associated with galls on *Calliandra brevipes* Benth. (Fabaceae: Mimosoidea) in Brazil. *Rev Bras Entomol* 52(2):305-310.
- Perioto NW, Lara RIR (2004) Revisão da bibliografia do gênero *Prodecatoma* Ashmead, 1904 (Hymenoptera, Calcidoidea, Eurytomidae). *Arq Inst Biol* 71(1):133-135.
- Perry JC, Mondor EB, Addicott JF (2004) An indirect mutualism: ants deter seed predators from oviposition in yucca fruit. *Can J Zool* 82:823-827.
- Pimm SL, Lawton JH, Cohen JE (1991) Food web patterns and their consequences. *Nature* 350:669-674.
- Prado PIKL, Lewinsohn TM (2000) Associações inseto-planta no nível local e regional: Tephritidae e Vernonieae na Serra do Espinhaço. pp. 405-422. In Martins RP, Lewinsohn TM, Barbeitos MS (eds). *Ecologia e Comportamento de Insetos. Série Oecologia Brasiliensis*, vol. VIII. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

Price PW, Bouton CE, Gross P, McPheron BA, Thompson JN, Weis AE (1980) Among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu Rev Ecol Syst* 11: 41-65.

Queiroz LP (2009) *Leguminosas da Caatinga*. Universidade Estadual de Feira de Santana: Feira de Santana. 914 p.

Ramírez N, Traveset A (2010) Predisersal seed-predation by insects in the Venezuelan Central Plain: Overall patterns and traits that influence its biology and taxonomic groups. *Percept Plant Ecol Evol Syst* 12:193-209.

R development core team 2.14 (2011) R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available: <http://www.rproject.org>.

Ribeiro-Costa CS (1998) Observations on the biology of *Amblycerus sbmaculatus* (Pic) and *Sennius bondari* (Pic) (Coleoptera: Bruchidae) in *Senna alata* (L.) Roxburgh (Caesalpinaceae). *Coleopt Bull* 52(1):63-69.

Richard FJ, Fabre A, Dejean A (2001) Predatory behavior in dominant arboreal ant species: The case of *Crematogaster* sp. (Hymenoptera: Formicidae). *J Insect Behav* 14(2):271-282.

Rossi MN, Rodrigues LMS, Ishino MN, Kestring D (2011) Oviposition pattern and within-season spatial and temporal variation of pre-dispersal seed predation in a population of *Mimosa bimucronata* trees. *Arthropod-Plant Interact* 5:1-9.

Sari LT, Ribeiro-Costa CS (2005) Predação de sementes de *Senna multijuga* (Rich.) H.S. Irwin & Barneby (Caesalpinaceae) por bruquíneos (Coleoptera: Chrysomelidae). *Neotrop Entomol* 34(3):521-525.

Schmale I, Wäckers FL, Cardona C, Dorn S (2002) Field infestation of *Phaseolus vulgaris* by *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Bruchidae), parasitoid abundance, and consequences for storage pest control. *Environ Entomol* 31(5):859-863.

Sharratt MEJ, Olckers T (2012) The biological control agent *Acanthoscelides macrophthalamus* (Chrysomelidae: Bruchinae) inflicts moderate levels of seed damage on its target, the invasive tree *Leucaena leucocephala* (Fabaceae), in the KwaZulu-Natal coastal region of South Africa. *Afr Entomol* 20(1):44-51.

Southgate BJ (1979) Biology of the Bruchidae. *Annu Rev Entomol* 24:449-473.

Sparovek G, VanLier QJ, Dourado-Neto D (2007) Computer assisted Koeppen climate classification: a case study for Brazil. *Int J Clim* 27:257-266.

Silva EF Santos TRR, Fernandes-Bulhão C (2007) Levantamento florístico das lianas lenhosas, arbustos e subarbustos do Cerrado do Parque do Cababa, Nova Xavantina-MT. *Rev Bras Biociênc* 5(2):948-950.

Terborgh J, Holt RD, Estes J A (2010) Trophic cascades: What they are, how they work, and why they matter. In: Terborgh J, Estes JA. *Trophic cascades: Predators, preys, and the changing dynamics of nature*. Washington: Island Press. p. 1-20.

Tomaz CA, Kestring D, Rossi MN (2007) Effects of the seed predator *Acanthoscelides schrankiae* on viability of its host plant *Mimosa bimucronata*. *Biol Res* 40:281-290.

Triana JLF, Ravelo HG (2007) A taxonomic review of Cuban *Eiphosoma* Cresson (Hymenoptera, Ichneumonidae), with biogeographical notes. *Zootaxa* 1655:49-61.

Troufflard S, Mullen W, Larson TR, Graham IA, Crozier A, Amtmann A, Armengaud P (2010) Potassium deficiency induces the biosynthesis of oxylipins and glucosinolates in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biol* 10:172-184.

Tuda M, Wu LH, Tateishi Y, Niyomdham C, Buranapanichpan S, Morimoto K, Wu WJ, Wang CP, Chen ZQ, Zhu HY, Zhang YC, Murugan K, Chou LY, Johnson CD (2009) A novel host shift and invaded range of a seed predator, *Acanthocelides macrophthalamus* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), of an invasive weed, *Leucaena leucocephala*. *Entomol Sci* 12:1-8.

Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA (1991) *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE).

Wharton RA, Marsh PM, Sharkey MJ (1997) *Manual of the New World Genera of the family Braconidae (Hymenoptera)*. Special Publication of the International Society of Hymenopterists, no. 1.

Wimp GM, Murphy SM, Finke DL, Huberty AF, Denno RF (2010) Increased primary production shifts the structure and composition of a terrestrial arthropod community. *Ecology* 91(11):3303-3311.

Woodwell GM, Whittaker RH, Houghton RA (1975) Nutrient concentrations in plants in the Brookhaven oak-pine forest. *Ecology* 56(2):318-332.

Zehnder CB, Hunter MD (2009) More is not necessarily better: the impact of limiting and excessive nutrients on herbivore population growth rates. *Ecol Entomol* 34:535-543.

Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York: Springer.

**ANEXOS**

## FIGURAS

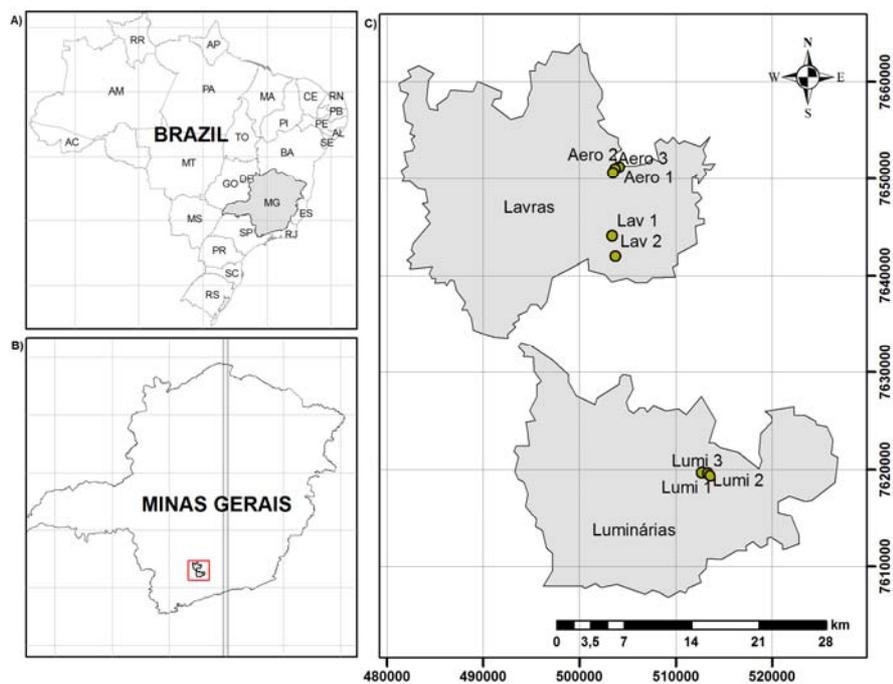


Figura 1 A) Mapa do Brasil com ênfase no Estado de Minas Gerais; B) mapa de Minas Gerais com foco nos municípios de Lavras e Luminárias; C) localização das subáreas de coleta de frutos de *Senegalia tenuifolia* nos municípios de Lavras e Luminárias.

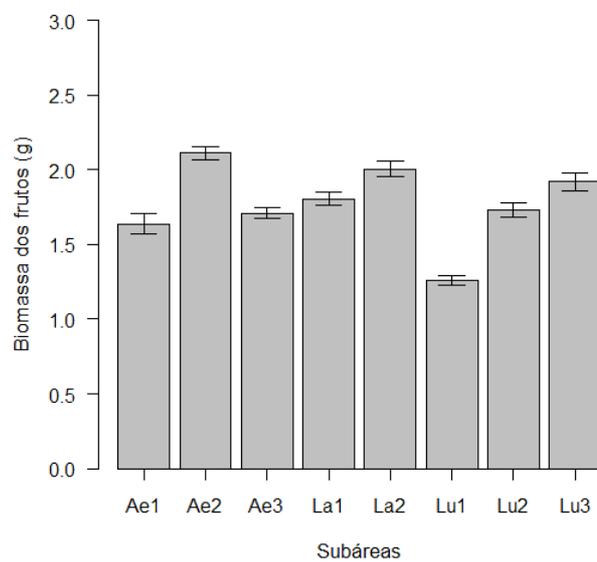


Figura 2 Variação espacial da biomassa dos frutos de *Senegalia tenuifolia* coletados na região de Lavras, Minas Gerais, Brasil.

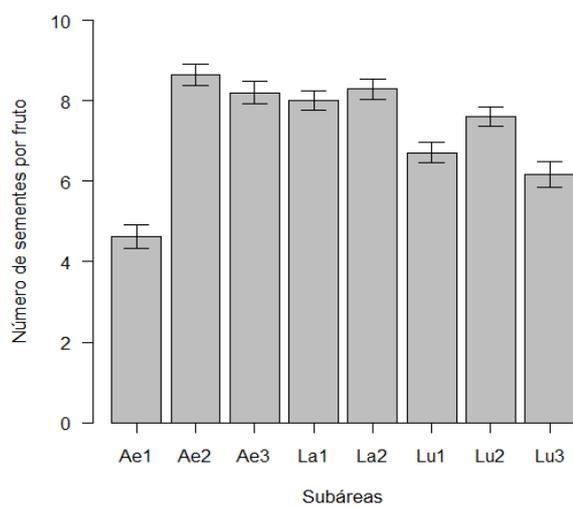


Figura 3 Variação espacial do número de sementes produzidas por fruto de *Senegalia tenuifolia* das oito subáreas da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil.

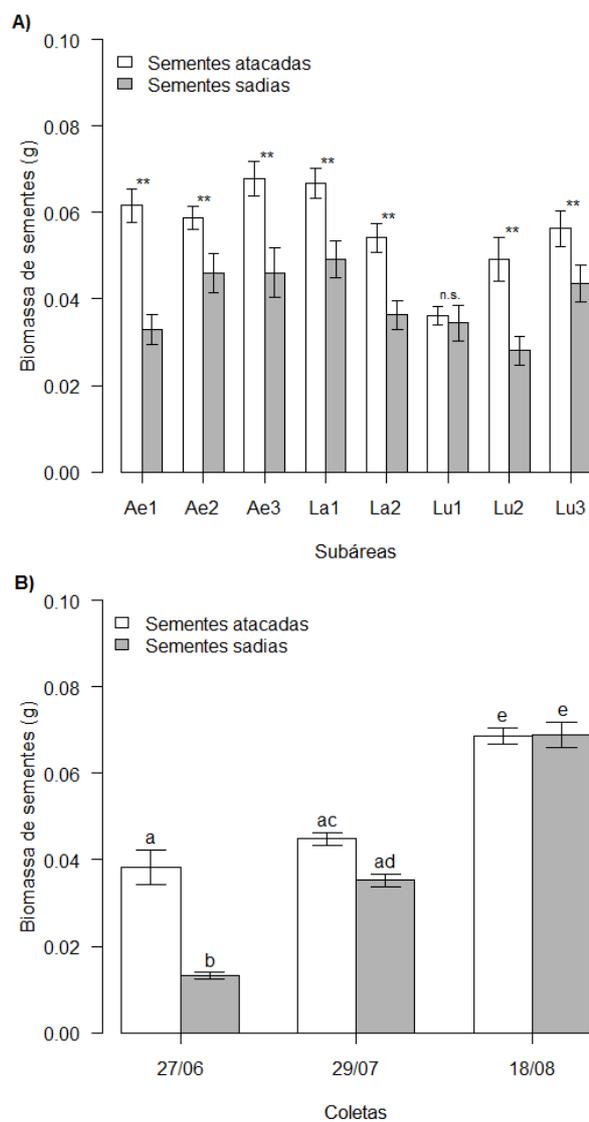


Figura 4 Biomassa de sementes sadias e atacadas de frutos de *Senegalia tenuifolia* coletados A) em oito subáreas da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil; B) em três momentos da fase reprodutiva da planta.

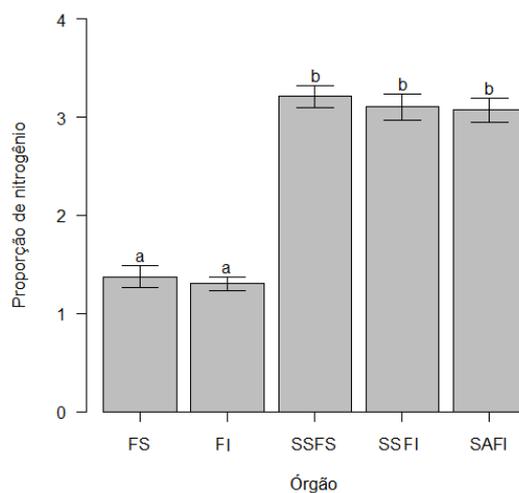


Figura 5 Proporção de nitrogênio das categorias de frutos e sementes de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. As siglas do gráfico estão representadas por: FS = fruto sadio, FI = fruto infestado, SSFS = semente sadia de fruto sadio, SSFI = semente sadia de fruto infestado, SAFI = semente atacada de fruto infestado.

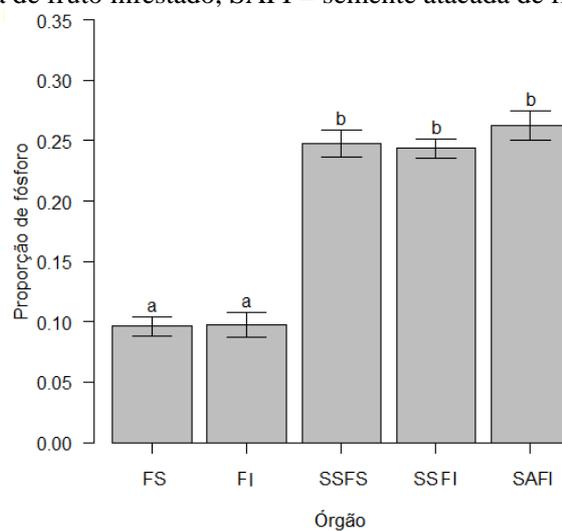


Figura 6 Proporção de fósforo das categorias de frutos e sementes de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. As siglas do gráfico estão representadas por: FS = fruto sadio, FI = fruto infestado, SSFS = semente sadia de fruto sadio, SSFI = semente sadia de fruto infestado, SAFI = semente atacada de fruto infestado.

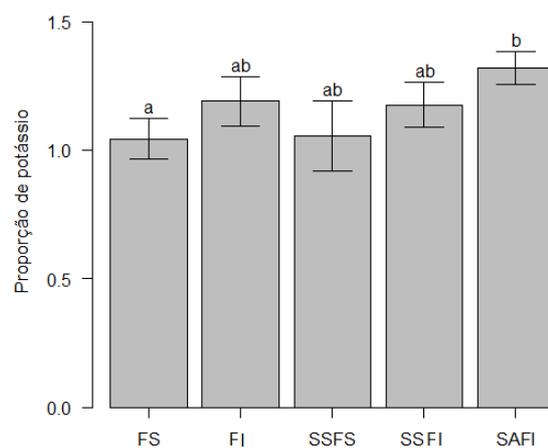


Figura 7 Proporção de potássio das categorias de frutos e sementes de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. As siglas do gráfico estão representadas por: FS = fruto sadio, FI = fruto infestado, SSFS = semente sadia de fruto sadio, SSFI = semente sadia de fruto infestado, SAFI = semente atacada de fruto infestado.

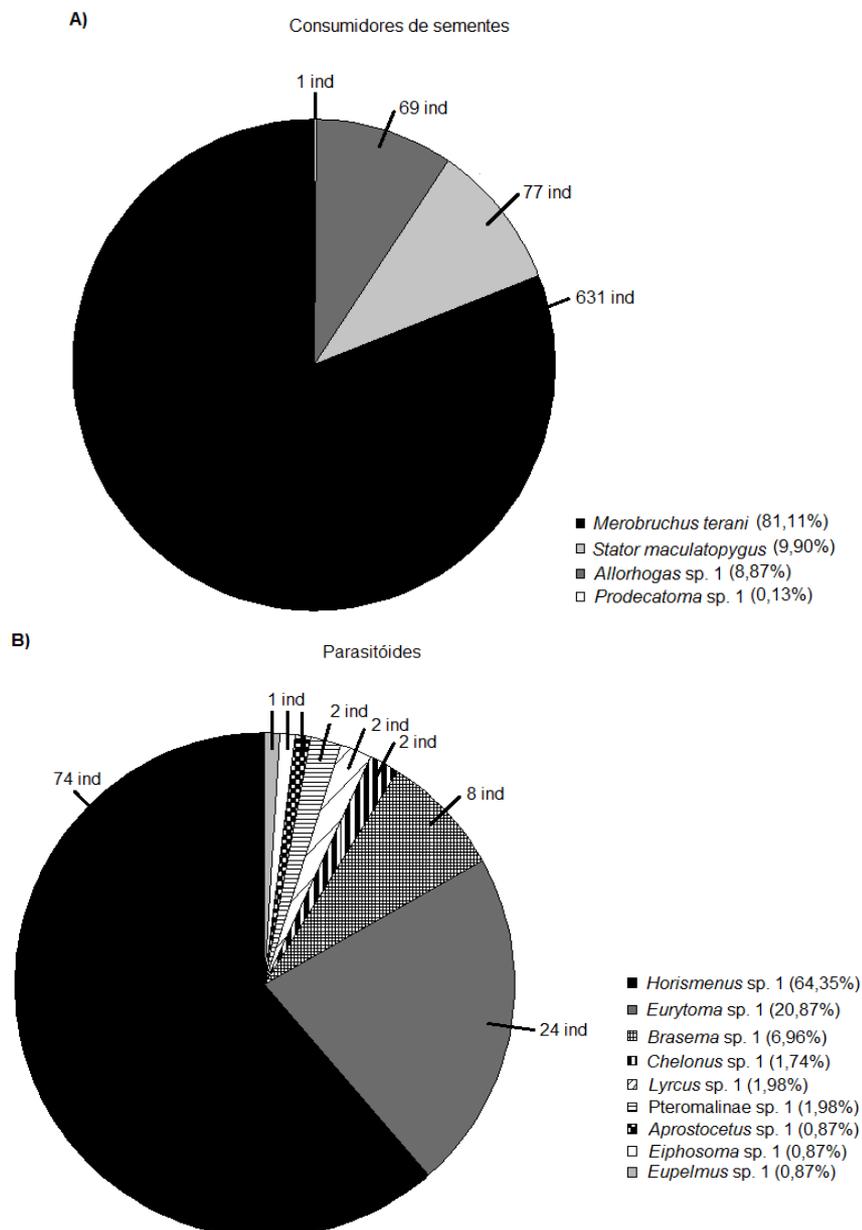


Figura 8 Abundância relativa e abundância absoluta das espécies de A) consumidores de sementes e B) parasitóides associados aos frutos de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, sul de Minas Gerais, Brasil.

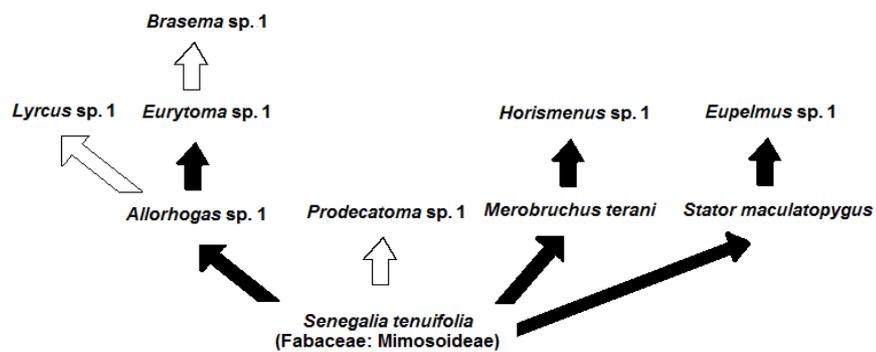


Figura 9 Quadro esquemático da rede de insetos associados aos frutos de *Senegalia tenuifolia* e suas interações tróficas observadas e potenciais. Os insetos com relação incerta foram excluídos. As setas pretas representam relações observadas e as setas brancas as potenciais relações de acordo com a literatura.

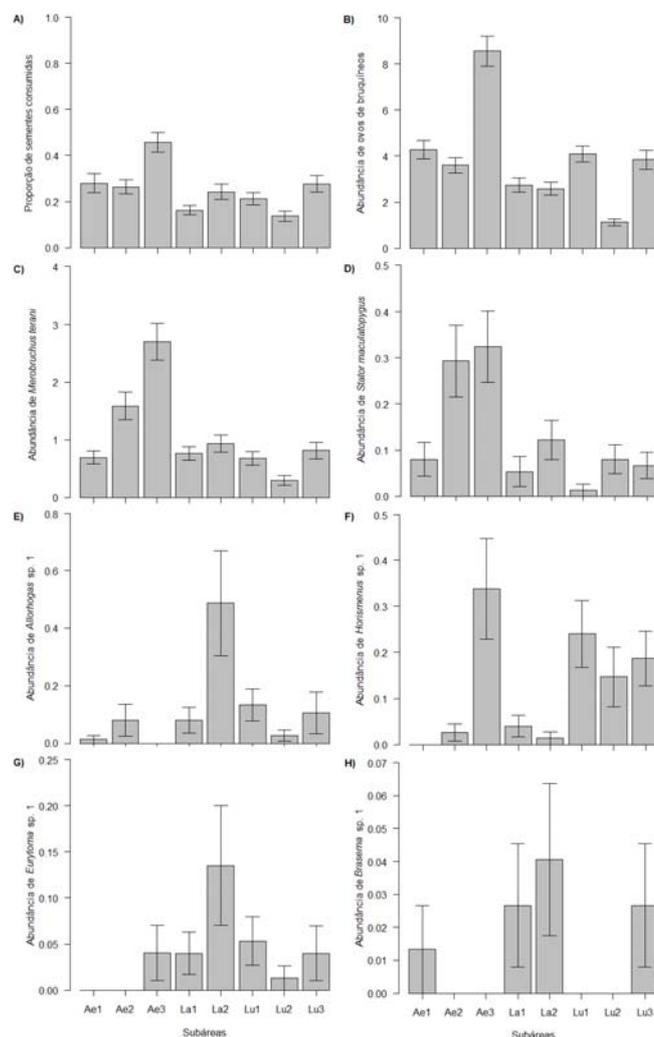


Figura 10 Variação espacial da proporção de sementes de *Senegalia tenuifolia* consumidas pelos insetos e da abundância dos consumidores de sementes e dos parasitoides nas oito subáreas avaliadas. A) Proporção de sementes consumidas; B) abundância de ovos de bruquíneos postos nas vagens coletadas; C) abundância do consumidor de sementes *Merobruchus terani*; D) abundância do consumidor de sementes *Stator maculatopygus*; E) abundância do consumidor de sementes *Allorhogas* sp. 1; F) abundância do parasitoides de *M. terani*, *Horismenus* sp. 1.; G) abundância do parasitoides de *Allorhogas* sp. 1, *Eurytoma* sp. 1; H) abundância do parasitoides de *Eurytoma* sp. 1, *Brasema* sp. 1.

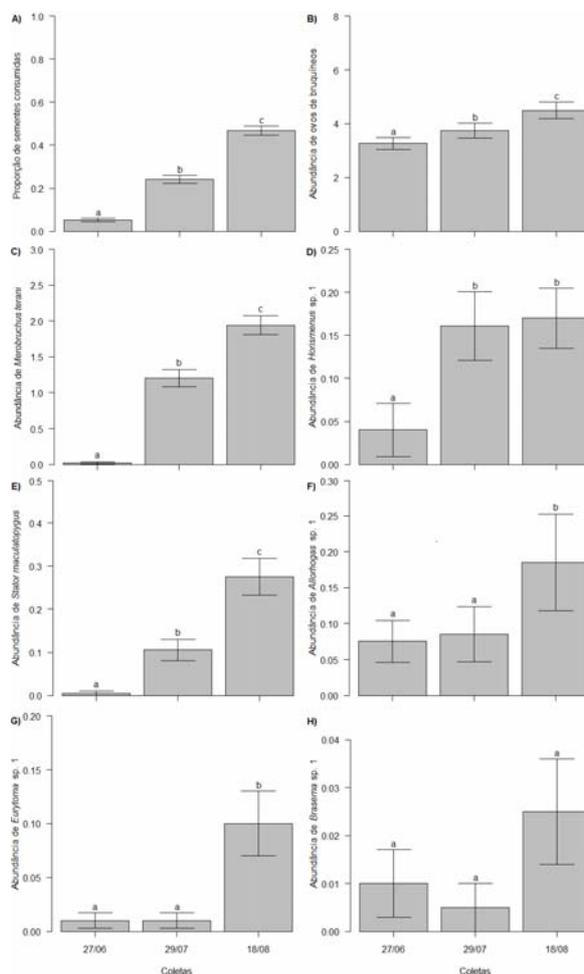


Figura 11 Variação temporal da proporção de sementes de *Senegalia tenuifolia* consumidas pelos insetos e da abundância dos consumidores de sementes e dos parasitoides nas três coletas realizadas ao longo da estação reprodutiva da planta. A) Proporção de sementes consumidas; B) abundância de ovos de bruquíneos postos nas vagens coletadas; C) abundância do consumidor de sementes *Merobruchus terani*; D) abundância do consumidor de sementes *Stator maculatopygus*; E) abundância do consumidor de sementes *Allorhogas* sp. 1; F) abundância do parasitoide de *M. terani*, *Horismenus* sp. 1.; G) abundância do parasitoide de *Allorhogas* sp. 1, *Eurytoma* sp. 1; H) abundância do parasitoide de *Eurytoma* sp. 1, *Brasema* sp.1.

## TABELAS

Tabela 1 Hábito alimentar das espécies de insetos associados aos frutos de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, sul de Minas Gerais, Brasil.

Ordem	Família Subfamília	Espécie	Hábito alimentar	
Coleoptera	Chrysomelidae Bruchinae	<i>Merobruchus terani</i>	Consumidor de sementes	
	Chrysomelidae Bruchinae	<i>Stator maculatopygus</i>	Consumidor de sementes	
Hymenoptera	Braconidae Cheloninae	<i>Chelonus</i> sp. 1	Parasitoide de lepidópteros	*
	Braconidae Doryctinae	<i>Allorhogas</i> sp. 1	Consumidor de sementes	
	Eulophidae Entedontinae	<i>Horismenus</i> sp. 1	Parasitoide de <i>M. terani</i>	
	Eulophidae Tetrastichinae	<i>Aprostocetus</i> (Aprostocetus) sp. 1	Parasitoide ou hiperparasitoide de ovos de diversas ordens de insetos	*
	Eupelmidae Eupelminae	<i>Brasema</i> sp. 1	Parasita de euritomídeos, tal como <i>Eurytoma</i> , portanto possivelmente hiperparasitoide	*
	Eupelmidae Eupelminae	<i>Eupelmus</i> (Eupelmus) sp. 1	Parasitoide de <i>Stator maculatopygus</i>	
	Eurytomidae Eurytominae	<i>Eurytoma</i> sp. 1	Ectoparasitoide de <i>Allorhogas</i> sp. 1	
	Eurytomidae Eurytominae	<i>Prodecatoma</i> sp. 1	Consumidor de sementes	*
	Ichneumonidae Cremastinae	<i>Eiphosoma</i> sp. 1	Parasitoide de lepidópteros	*
	Pteromalidae Pteromalinae	<i>Lycus</i> sp. 1	Parasitoide de larvas de Coleópteros ou de <i>Allorhogas</i> sp.	*
Pteromalidae Pteromalinae	Pteromalinae sp. 1	Parasitoide de bruchíneos ou hiperparasitoide	*	

\* Dados retirados da literatura.

Tabela 2 Abundância de insetos consumidores de sementes e parasitoides associados aos frutos de *Senegalia tenuifolia* em cada uma das coletas e subáreas avaliadas na região de Lavras, Minas Gerais, Brasil.

Subárea	Coleta	<i>Merobruchus terani</i>	<i>Stator maculatopygus</i>	<i>Allorhogas sp.1</i>	<i>Horismenus sp. 1</i>	<i>Eupelmus sp. 1</i>	<i>Eurytoma sp. 1</i>	<i>Lycus sp. 1</i>	<i>Brasema sp. 1</i>	TOTAL
Ae-1	1ª			1				1	1	4
	2ª	19	1							20
	3ª	32	5							37
Ae-2	1ª			3				1		4
	2ª	41	6	3	1					51
	3ª	78	16		1					95
Ae-3	1ª		1		7					8
	2ª	91	7		9					107
	3ª	109	16		9		3			137
La-1	1ª			4			1			5
	2ª	22	2	2	2				1	29
	3ª	35	1		1		2		1	41
La-2	1ª	3		1						4
	2ª	27	1	9						37
	3ª	39	8	26	1		10		3	87

“Tabela 2, conclusão”

	1 <sup>a</sup>			5	1			1		7	
Lu-1	2 <sup>a</sup>	20		3	10			2		35	84
	3 <sup>a</sup>	31	1	2	7			1		42	
	1 <sup>a</sup>			1						1	
Lu-2	2 <sup>a</sup>				1					1	48
	3 <sup>a</sup>	22	6	1	10			1		40	
	1 <sup>a</sup>								1	1	
Lu-3	2 <sup>a</sup>	19	4		9					32	94
	3 <sup>a</sup>	42	1	8	5	1		3		1	61
TOTAL		631	77	69	74	1		24	2	8	886

Tabela 3 Valores de forças de interação (E++) entre a planta (sementes) e seus consumidores de sementes e entre espécies de parasitoides e seus hospedeiros consumidores das sementes de *S. tenuifolia* das oito subáreas avaliadas da região sul de Minas Gerais, Brasil.

Interação	Subárea	E++	CI <sub>95%</sub>	CI <sub>Bootstrap</sub>
Sementes- consumidores de sementes	Ae-1	-0,600	-3,605 a 2,404	-0,856 a -0,305
	Ae-2	-0,537	-2,559 a 1,484	-0,713 a -0,366
	Ae-3	-1,053	-3,323 a 1,217	-1,346 a -0,839
	La-1	-0,236	-2,178 a 1,706	-0,292 a -0,181
	La-2	-0,444	-2,584 a 1,695	-0,678 a -0,215
	Lu-1	-0,343	-2,590 a 1,905	-0,502 a -0,241
	Lu-2	-0,188	-2,210 a 1,833	-0,309 a -0,063
	Lu-3	-0,456	-2,770 a 1,858	-0,763 a -0,223
	<i>Merobruchus terani- Horismenus</i> sp.	Ae-1	0,000	-2,578 a 2,578
Ae-2		-0,015	-2,024 a 1,994	-0,024 a -0,013
Ae-3		-0,086	-1,597 a 1,424	-0,094 a -0,079
La-1		-0,053	-2,369 a 2,262	-0,087 a -0,028
La-2		-0,022	-2,041 a 1,997	-0,025 a 0,000
Lu-1		-0,263	-2,726 a 2,201	-0,405 a -0,204
Lu-2		-	-	-
Lu-3		-0,221	-2,8595 a 2,417	-0,388 a -0,1125
<i>Allorhogas</i> sp.- <i>Eurytoma</i> sp.	Ae-1	-	-	-
	Ae-2	-	-	-
	Ae-3	-	-	-
	La-1	-	-	-
	La-2	-0,302	-6,788 a 6,184	-0,405 a 0,000
	Lu-1	-0,464	-8,021 a 7,093	-0,511 a -0,405
	Lu-2	-	-	-
	Lu-3	-	-	-

**ARTIGO 2**

**EFEITOS DE CASCATA TRÓFICA: DE FATORES ABIÓTICOS DO  
SOLO A INSETOS ASSOCIADOS A FRUTOS**

## RESUMO

Estudos de redes tróficas focam em interações antagonísticas diretas baseadas na predação/parasitismo, bem como seus efeitos indiretos. A maior evidência de interações indiretas são os efeitos cascata trófica observados em comunidades naturais. Os objetivos deste trabalho são: i) verificar a ocorrência de efeitos de cascata trófica em uma rede trófica envolvendo a qualidade do solo, caracteres de frutos e sementes da planta *Senegalia tenuifolia* e a abundância de insetos associados aos seus frutos e ii) mensurar as forças de interações entre os organismos pertencentes aos diferentes níveis tróficos da rede. De maneira geral, um efeito de cascata trófica *bottom-up* positivo, mediado pela matéria orgânica do solo, foi observado influenciando a abundância de insetos associados aos frutos de *S. tenuifolia*. Portanto, a maior quantidade de matéria orgânica propiciou frutos maiores, com maior biomassa e número de sementes por fruto. Em consequência, foi observada maior abundância de consumidores de sementes, bem como de seus parasitoides, o que indica a ocorrência de um efeito de cascata trófica *bottom-up* através de efeitos indiretos da matéria orgânica do solo através do primeiro (planta), segundo (consumidores de sementes) e terceiro (parasitoide primário) nível trófico. Assim, a melhor qualidade do solo propiciou maior quantidade de recursos para os consumidores de sementes, os quais foram mais abundantes e disponibilizados em maior número como hospedeiros para o ataque de parasitoides. Quanto aos efeitos de cascata trófica *top-down*, não foram observados indícios de sua ocorrência, provavelmente devido à baixa abundância de parasitoides em relação à disponibilidade de hospedeiros.

**Palavras-chave:** Qualidade do solo. Matéria orgânica. Bruchinae. *Allorhogas*. Consumidores de sementes. Predação de sementes. Parasitoides. Rede trófica. Efeito de cascata trófica *bottom-up*.

## ABSTRACT

Trophic network studies focus on direct antagonistic interactions based on predation/parasitism, as well as their indirect interactions. The largest evidence to indirect interactions are the trophic cascade effects observed in natural communities. The objectives of this study are: i) to verify the occurrence of trophic cascade effects in a trophic network involving soil quality, *Senegalia tenuifolia* fruit and seed traits and the abundance of insects associated to fruits and seeds and ii) to measure the strength of the interaction between the organisms of the different trophic levels of the network. In general, a positive bottom-up trophic cascade effect, mediated by soil organic matter, was observed influencing the abundance of insects associated to *S. tenuifolia* fruits. Therefore, the larger amount of soil organic matter promoted larger fruits, with larger biomass and higher number of seeds per fruit. In consequence, we observed a higher abundance of seed consumers, as well as their parasitoids, which indicates the occurrence of a bottom-up trophic cascade effect through the indirect effect of soil organic matter through first (plant), second (seed-feeders) and third (primary parasitoid) trophic levels. Thus, the higher soil quality resulted in more resources for the seed consumers, which were more abundant and available as hosts to parasitoid attacks. In regard to top-down trophic cascade effects, no vestige of its occurrence was observed, probably due to low parasitoid abundance in relation to the availability of hosts.

**Keywords:** Soil quality. Organic matter. Bruchinae. *Allorhogas*. Seed consumers, seed predation, parasitoids. Trophic network. Bottom-up cascade effect.

## 1 INTRODUÇÃO

Modelos de redes tróficas focam em interações antagonísticas diretas baseadas na predação/parasitismo, bem como em seus efeitos indiretos, os quais são fundamentais para a regulação da estrutura e dinâmica das comunidades (Berlow et al. 2004). Os efeitos diretos resultam de interações físicas entre duas espécies (e.g. predação, parasitismo) (Wootton 1994). Em contrapartida, o efeito indireto requer a presença de uma terceira espécie intermediária para ocorrer (Abrams 1987, Wootton 1994). Estes efeitos indiretos são comumente difíceis de prever *a priori* e, por isso, muitas vezes são negligenciados (Wootton e Emmerson 2005).

A maior evidência de interações indiretas na natureza são os efeitos cascata trófica (Polis et al. 2000). O termo cascata trófica é caracterizado como o efeito indireto que uma espécie exerce sobre outra(s) de nível(is) trófico(s) não adjacente(s) ao seu, capaz de alterar a abundância, riqueza e composição de espécies ou a interação entre elas (Paine 1980). Efeitos de cascata trófica topo-base (*top-down*) ocorrem quando espécies de níveis tróficos superiores controlam aquelas de níveis tróficos inferiores (e.g. predação, parasitismo). Já os efeitos de cascata trófica base-topo (*bottom-up*) acontecem quando níveis tróficos inferiores controlam os níveis tróficos superiores (e.g. quantidade/qualidade dos nutrientes do solo e/ou produtores primários) (Terborgh et al. 2010).

Entre os ecólogos, um grande debate discute o que regula os sistemas tri-tróficos envolvendo plantas - insetos herbívoros - inimigos naturais, se são os recursos (efeito *bottom-up*) ou inimigos naturais (efeito *top-down*), determinando a abundância das populações de insetos herbívoros (Walker e Jones 2001). Os efeitos *bottom-up* podem ter origem nos nutrientes do solo (Forkner e Hunter 2000, Moon e Stiling 2002) e se disseminar por toda a

comunidade (Wimp et al. 2010). De maneira direta, os nutrientes do solo atuam como fatores limitantes para a produção de frutos pelas plantas (Stephenson 1981), alterando assim os fatores que determinam a qualidade/quantidade do recurso para herbívoros. A qualidade da planta é determinada por componentes ou caracteres (e.g. constituição mineral, quantidade de compostos defensivos, caracteres morfológicos do recurso) que afetam positivamente ou negativamente a desempenho de herbívoros (Awmack e Leather 2002). Estes caracteres da planta afetam diretamente a abundância e desempenho de herbívoros e, em consequência, podem indiretamente promover mudanças na abundância e desempenho de organismos de espécies de níveis tróficos superiores (Price et al. 1980, Harvey et al. 2003, Bukovinszky et al. 2008, Kos et al. 2012).

Dentre as guildas de insetos herbívoros, o conhecimento dos fatores que controlam as populações de consumidores de sementes se torna essencial devido à sua influência direta sobre a reprodução de plantas (Fox et al. 2012). Muitas vezes, estes insetos são capazes de controlar as populações da sua planta hospedeira (Campbell e Clarke 2006), o que pode determinar a estrutura espacial das comunidades vegetais, que por sua vez é a base de toda a comunidade. Os coleópteros da subfamília Bruchinae (Chrysomelidae) representam um dos principais grupos de insetos consumidores de sementes (Janzen 1971), os quais são bastantes comuns em sementes de plantas da família Fabaceae (Janzen 1969, Southgate 1979, Derbel et al. 2007, Östergård et al. 2007, Tuda et al. 2009, Rossi et al. 2011).

No entanto, apesar da grande importância de estudos sobre a estrutura das comunidades, apenas a topologia de redes tróficas não é suficiente para o entendimento da dinâmica das comunidades e predizer as consequências da perda de espécies específicas nos sistemas (Navarrete e Castilla 2003, Berlow et al. 2004). Então, é necessário também mensurar as forças de interações entre espécies, pois, não só a estabilidade, mas as funções do sistema podem estar

fortemente mediadas por forças de interação (Berlow et al. 2004).

Assim, este estudo teve como objetivos: i) verificar a ocorrência de efeitos de cascata trófica em uma rede trófica envolvendo a qualidade do solo, caracteres de frutos e sementes da planta *Senegalia tenuifolia* (Fabaceae: Mimosoideae) e a abundância de insetos associados aos seus frutos; e, além disso, ii) mensurar as forças de interações entre os organismos pertencentes aos diferentes níveis tróficos da rede. De acordo com os objetivos, a seguinte hipótese foi testada: a melhor qualidade do solo exerce um efeito de cascata trófica *bottom-up* positivo sobre a rede de insetos associados aos frutos de *S. tenuifolia*, aumentando assim abundância dos organismos.

## 2 MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1 Sistema estudado

A planta *S. tenuifolia*, popularmente conhecida como “unha-de-gato”, se distribui amplamente na América do Sul (Queiroz 2009). Esta planta é caracterizada pelo hábito de arbusto escandente, ou seja, arbusto que muitas vezes desenvolve-se como liana para adquirir maior altura (Silva et al. 2007). O desenvolvimento dos seus frutos se inicia em fevereiro, quando pequenas vagens verdes começam a aparecer, e termina em agosto, quando elas se abrem e suas sementes começam a cair no chão. A rede de insetos associados a esses frutos é relativamente rica. Dentre os insetos consumidores de sementes, três espécies são encontradas mais comumente: dois coleópteros, *Merobruchus terani* Kingsolver, 1980 e *Stator maculatopygus* (Pic, 1930) (Chrysomelidae: Bruchinae), e um himenóptero, *Allorhogas* sp. (Braconidae). O bruquíneo *M. terani* é parasitado por *Horismenus* sp. (Eulophidae), *S. maculatopygus* por *Eupelmus* sp. (Eupelmidae) e *Allorhogas* sp. por *Lycus* sp. (Pteromalidae) e *Eurytoma* sp. (Eurytomidae). Como parasitoide secundário, apenas *Brasema* sp. já foi detectada, a qual tem como hospedeira a espécie de *Eurytoma*. Para mais detalhes verificar o Artigo 1.

### 2.2 Área de estudo

O estudo foi realizado em fragmentos de vegetação pertencentes aos municípios de Lavras e Luminárias, Minas Gerais, Brasil. Esses fragmentos possuem altitude média de 900m. O clima predominante da região é o tropical de altitude, caracterizado por verões brandos e invernos secos. A temperatura média é de 19,4° C e a pluviosidade média anual é de 1530 mm (Sparovek et al.

2007). A vegetação original da região é caracterizada como floresta estacional do domínio Floresta Atlântica (Veloso et al. 1991), porém apresenta-se bastante fragmentada por impactos antrópicos diversos, tal como plantações de café e outras culturas, bem como o estabelecimento de pastagens.

### **2.3 Desenho amostral**

Para a coleta de dados em campo, foram selecionados três fragmentos na região sul de Minas Gerais que continham indivíduos de *S. tenuifolia*: Ae, a qual se localiza próximo ao aeroporto de Lavras; La, localizada entre os municípios de Lavras e Luminárias; Lu, localizada entre os municípios de Luminárias e Carrancas. Dentro destas áreas foram demarcados oito pontos (subáreas) distantes pelo menos 400 m entre si para as coletas de frutos de *S. tenuifolia*, os quais foram denominados como: Ae-1 (S 21°14'4.57" O 44°57'6.38"), Ae-2 (S 21°14'5.71" O 44°57'8.66"), Ae-3 (S 21°14'787" O 44°58'006"), La-1 (S 21°18'3.46" O 44°58'0.53"), La-2 (S 21°19'4.85" O 44°57'8.66"), Lu-1 (S 21°31'1.36" O 44°53'1.78"), Lu-2 (S 21°31'5.13" O 44°52'6.32") e Lu-3 (S 21°31'5.31" O 44°52'3.84"). Para mais detalhes verificar a Figura 1 do Artigo 1.

### **2.4 Coleta e processamento do material**

Em maio de 2011, uma coleta de solo foi realizada em cada uma das oito subáreas da região sul de Minas Gerais citadas acima. No entorno dos indivíduos de *S. tenuifolia*, dos quais iriam ser coletados os frutos, foram retiradas cinco amostras de solo a 20 cm de profundidade com o auxílio de um trado manual. Posteriormente, as amostras foram homogeneizadas em um recipiente para a obtenção de apenas uma amostra por ponto de coleta. As amostras de solo foram armazenadas em sacos plásticos etiquetados e enviadas ao Laboratório de

Análises de Solo da Universidade Federal de Lavras para análise de textura e de macro e micronutrientes.

Durante os meses de junho e agosto de 2011 foram realizadas três coletas de frutos de *S. tenuifolia* nos mesmos locais onde foram coletadas as amostras de solo. Em cada subárea, 25 frutos de *S. tenuifolia* por coleta foram retirados, totalizando 75 frutos por subárea e 600 frutos ao final do estudo. No laboratório, cada fruto foi armazenado individualmente em tubos de PVC devidamente etiquetados e vedados com organza presa por borrachas, o que possibilita a circulação de ar no recipiente. Este tipo de armazenamento permite o término no desenvolvimento dos insetos contidos nos frutos e sua posterior emergência.

Após três meses de armazenamento foi feita a triagem dos frutos. Primeiramente, foi contabilizada a abundância de ovos de bruquíneos presentes na superfície dos frutos coletados. Não foi possível a identificação dos ovos dos bruquíneos por espécie, portanto foram contabilizados os ovos das duas espécies juntas. As sementes obtidas foram contabilizadas e categorizadas como sadias ou atacadas para obtenção de valores médios de área (comprimento x largura), bem como para a determinação da taxa de consumo de sementes. A biomassa de sementes atacadas foi estimada a partir de uma equação criada a partir da relação entre a área e biomassa das sementes sadias, já que a biomassa original destas não pode ser calculada diretamente após o consumo de parte delas por insetos.

A biomassa de cada fruto e categoria de sementes foi também obtida a partir da secagem do material vegetal em estufa a 40°C por 48 h e posterior pesagem em balança de precisão. Após serem secos, os frutos e sementes foram moídos e enviados para o Laboratório de Análise Foliar da Universidade Federal de Lavras para análise de elementos químicos (N, P, K). Para cada uma das oito subáreas, uma análise de elementos químicos foi feita separadamente de acordo com cinco categorias: fruto infestado (FI), fruto sadio (FS), sementes sadias e

atacadas de fruto infestado (SSFI e SAFI, respectivamente) e sementes sadias de fruto sadio (SSFS).

Ao longo da triagem dos frutos, todos os indivíduos encontrados foram armazenados em microtubos de plástico de 1,5 mL devidamente etiquetados contendo álcool 70%. Posteriormente, todos os indivíduos vinculados aos frutos de *S. tenuifolia* foram morfotipados e enviados a especialistas para identificação, quando possível, até espécie.

## 2.5 Análise dos dados

Em todas as análises realizadas, a primeira coleta foi excluída devido à baixa abundância de insetos, o que limita as interações, em decorrência da retirada de frutos com sementes ainda diminutas e imaturas. Para avaliar os efeitos diretos entre os níveis tróficos (e.g. efeitos dos nutrientes do solo sobre os caracteres de frutos e sementes e destes sobre os consumidores de sementes, bem como as relações entre hospedeiros e parasitoides) foram utilizados Modelos Lineares Generalizados (GLM).

A biomassa das sementes atacadas foi estimada a partir de cálculos baseados nos valores de área e biomassa observados de sementes sadias. Primeiramente, um GLM foi construído com a relação entre a área de sementes sadias e a sua biomassa. Posteriormente, a equação da reta construída a partir desta relação foi utilizada para estimar a biomassa das sementes atacadas. Na equação, o termo  $x$  foi substituído pela área mensurada das sementes atacadas e  $y$  foi o resultado do valor estimado da biomassa das mesmas.

Então, GLM foram construídos para avaliar a influência dos nutrientes do solo (matéria orgânica, P, K, Ca, Mg e S) sobre os caracteres de frutos e sementes (biomassa de frutos e sementes e número de sementes produzidas por fruto). Um modelo foi construído para cada nutriente do solo (variável

explicativa) e caractere de fruto ou semente (variável resposta). Além destes, outros três GLM foram construídos para comparar a porcentagem de P e K de frutos e sementes em relação à concentração destes mesmos nutrientes no solo.

A biomassa de frutos e sementes e o número de sementes foram separados em classes para avaliar a resposta dos insetos em relação a cada intervalo de valores. Assim, foi feita uma média da abundância de insetos para cada classe de valores. Em seguida, foi avaliada a influência dos caracteres de frutos e sementes sobre a taxa de consumo de sementes e sobre a abundância de cada espécie de inseto consumidor de sementes associado a *S. tenuifolia* através de GLM. Um modelo foi construído para cada caractere de fruto ou semente (variável explicativa) e cada espécie de consumidor de sementes (variável resposta).

Da mesma forma, a abundância de cada espécie de consumidor de sementes foi separada em classes para avaliar a relação entre a abundância destes e a abundância do seu respectivo parasitoide ou entre a abundância total de consumidores de sementes e de parasitoides. Então, foram construídos GLM relacionando a abundância de cada espécie de consumidor de sementes e a abundância do seu respectivo parasitoide. Além desses, foram criados GLM relacionando os caracteres de frutos e sementes com a abundância total de consumidores de sementes e destes com o total de parasitoides. Também foram construídos modelos relacionando os caracteres de frutos e sementes e a abundância total de insetos associados aos frutos de *S. tenuifolia*, bem como a taxa de consumo de sementes. Por fim, para avaliar a relação entre a abundância de consumidores de sementes e a taxa de parasitismo por insetos parasitoides, foram construídos GLM com a abundância de consumidores de sementes como variável explicativa e a taxa de parasitismo como variável resposta.

A determinação da distribuição de erros para cada GLM foi feita de acordo com o tipo de dados e uma posterior verificação de ocorrência de sobre

ou subdispersões (McCullagh e Nelder 1989). Todos os GLM tiveram a distribuição de erros *Gaussian*, com exceção dos modelos que apresentaram a taxa de consumo de sementes como variável resposta, para os quais foi utilizada a distribuição de erros *Binomial* ou *Quasibinomial*. Todas as análises foram realizadas com a utilização do software R 2.14 (R Development Core Team 2011).

## 2.6 Mensuração de forças de interação

Primeiramente, o impacto dos consumidores de sementes ou parasitoides sobre o seu recurso foi descrito de maneira mais simplificada através da mensuração das taxas de consumo de sementes ou de parasitismo de hospedeiros. O cálculo das taxas de consumo de sementes não incluiu as sementes abortadas. Assim, a taxa de consumo de sementes foi calculada a partir da obtenção da proporção de sementes consumidas pelos insetos (sementes atacadas/(sementes sadias + sementes atacadas)). Além disso, o impacto exercido por cada espécie de consumidor de sementes foi estimado a partir da porcentagem de representatividade da espécie em relação à abundância total de consumidores de sementes. Posteriormente, a abundância relativa de cada espécie foi multiplicada pela taxa total de sementes atacadas para avaliar o seu impacto individual sobre a planta hospedeira. Já a taxa de parasitismo foi obtida a partir da proporção de hospedeiros parasitados (abundância do parasitoide/(abundância do seu hospedeiro + abundância do parasitoide)).

Posteriormente, meta-análises foram utilizadas para mensurar os valores das forças de interação entre espécies de diferentes níveis tróficos. Assim, o valor de força de interação foi obtido para avaliar o impacto dos organismos ou guildas tróficas sobre um organismo ou guilda do nível trófico adjacente (e.g. consumidores de sementes sobre a planta hospedeira, parasitoides sobre

consumidores de sementes hospedeiros). Então, a intensidade da força de interação foi obtida como o log do razão da resposta (lnRR) entre os grupos tratamento e controle com base na fórmula (Goldberg et al 1999):

$$\ln RR = \ln (X_{\text{tratamento}} / X_{\text{controle}})$$

Quanto à interação entre a planta e os consumidores de sementes, apenas uma meta-análise foi feita para avaliar o impacto total dos consumidores de sementes sobre a planta. Então, para mensurar a intensidade da força de interação entre a planta e os consumidores de sementes, o número total de sementes foi considerado como grupo controle e o número de sementes sadias como tratamento. Por outro lado, as forças de interações entre hospedeiros e parasitoides foi medida tanto a partir da avaliação das interações espécie-específicas como o impacto total da guilda dos parasitoides sobre os consumidores de sementes.

Para avaliar as relações hospedeiro-parasitoide, as forças de interações foram mensuradas separadamente para cada par de espécies que interagiu entre si. Em cada avaliação realizada, o grupo controle foi determinado pela soma da abundância do hospedeiro adulto (hospedeiros que não foram parasitados) e do seu parasitoide (hospedeiros que foram parasitados) e o grupo tratamento pela abundância do hospedeiro adulto (hospedeiros que não foram parasitados). Estas meta-análises espécie-específicas não foram feitas para os parasitoides *Eupelmus* sp., *Lycus* sp. e *Brasema* sp. e seus respectivos hospedeiros devido à baixa abundância destes parasitoides. Por fim, outra meta-análise foi realizada para avaliar a intensidade da força de interação entre as guildas de hospedeiros e parasitoides, o grupo controle foi determinado como abundância total de insetos (consumidores de sementes + parasitoides) e o tratamento pela abundância total de consumidores de sementes. Assim, dentre os métodos já utilizados para mensurar forças de interações, este tem sido o mais eficiente, pois apresenta

simetria entre medidas de efeitos positivos e negativos e detecta efeitos mesmo em experimentos com poucas repetições (Berlow et al. 1999).

### 3 RESULTADOS

A matéria orgânica foi o único componente do solo que se relacionou com os caracteres de frutos e sementes, apresentando um efeito positivo sobre o número de sementes produzidas por fruto. De maneira geral, os caracteres de frutos e sementes influenciaram, também de maneira positiva, a abundância de insetos, bem como a maior abundância de parasitoides foi observada quando houve maior disponibilidade de seus hospedeiros consumidores de sementes. Portanto, o sistema observado apresenta um padrão de interações descrito como efeito de cascata trófica do tipo *bottom-up*, ou seja, a maior abundância/qualidade dos recursos na base da cadeia proporciona indiretamente uma maior abundância de organismos de níveis tróficos mais elevados.

#### 3.1 Qualidade do solo

Os solos apresentaram diferenças tanto na textura quanto na quantidade de nutrientes. Quanto à textura, os solos das subáreas La (La-1 e La-2) e as Ae (Ae-1, Ae-2 e Ae-3) apresentaram uma textura argilosa, enquanto as subáreas Lu (Lu-1, Lu-2, Lu-3) apresentaram solo com característica intermediária entre arenoso e argiloso.

Já em relação aos nutrientes, as oito subáreas avaliadas apresentaram solos com quantidade de nutrientes desfavoráveis para a reprodução das plantas (Tabela 1). Em relação ao pH é possível perceber que as subáreas Ae-2, Ae-3, La-2 e Lu-1 apresentaram solos um pouco ácidos. Já as quantidades de P, Ca e matéria orgânica estão abaixo do ideal para todos os solos avaliados. Por outro lado, a concentração de K variou desde ideal até acima ou abaixo dos valores desejados, com ideal para La-1, Lu-1 e Lu-2, acima do ideal para Ae-1 e Lu-3 e abaixo para Ae-2, Ae-3 e La-2. Da mesma forma, a concentração de Mg variou

entre as subáreas e se apresentou dentro do limite ideal em Ae-1, La-1, Lu-2 e Lu-3 e abaixo do desejável nas outras subáreas. Como um fator positivo, a concentração de Al foi adequada em todas as subáreas, porém, é interessante notar que Ae-2 apresentou a maior concentração deste elemento e foi a única subárea a apresentar um índice de saturação por alumínio (m) acima do ideal. Em contraposição, o Fe se encontra ideal apenas para La-2 e se apresentou abaixo do desejável para Ae-1 e La-1 e acima para as outras subáreas. Já a concentração de Mn está ideal para Ae-1, abaixo para Ae-2 e acima para as outras subáreas. No entanto, a concentração de Cu variou pouco entre as subáreas avaliadas e apresentou quantidade ideal ou bastante próxima do mesmo para este nutriente. Semelhante ao Cu, a concentração de B foi adequada para todas as subáreas avaliadas. Por outro lado, a concentração de S no solo se encontra abaixo do desejável para Lu-2 e Lu-3 e acima para as outras subáreas.

### **3.2 Interações solo-planta hospedeira**

Dentre os componentes do solo das subáreas avaliadas, a matéria orgânica foi a único que influenciou a reprodução de *S. tenuifolia*. Esta apresentou um efeito positivo sobre o número de sementes produzidas por fruto ( $p = 0,003$ ,  $F = 29,847$ , Figura 1), mas não influenciou a biomassa de frutos ( $p = 0,139$ ,  $F = 2,909$ ) e de sementes ( $p = 0,165$ ,  $F = 2,492$ ). Por outro lado, as quantidades de P, K, Ca Mg e S do solo não foram determinantes para nenhum dos caracteres de frutos e sementes avaliadas (Tabela 2). Além disso, as quantidades de P e K do solo também não influenciaram a porcentagem de P e K que constituíam os frutos e sementes de *S. tenuifolia* (Tabela 3).

### 3.3 Interações planta hospedeira-consumidores de sementes

Com relação às interações entre os consumidores de sementes e a planta hospedeira, os frutos apresentaram uma taxa de consumo de sementes que variou entre 0,00 e 100,00% ( $35,41 \pm 30,36\%$  DP) e os consumidores de sementes apresentaram o maior impacto sobre o recurso dentre todas as relações consumidor/recurso da rede ( $E_{++} -0,458$   $CI_{95\%} -0,588$  a  $-0,328$   $CI_{Bootstrap} -0,612$  a  $-0,319$ ). Quanto aos caracteres do recurso, a biomassa dos frutos de *S. tenuifolia* e o número de sementes produzidas por fruto não influenciaram a taxa de consumo de sementes por insetos ( $p = 0,115$ ,  $F = 3,035$  e  $p = 0,897$ ,  $F = 0,017$ , respectivamente). No entanto, a taxa de consumo de sementes se relacionou positivamente com a biomassa média das sementes ( $p < 0,001$ ,  $F = 47,566$ , Figura 2).

Mais precisamente com foco na abundância de ovos de bruquíneos, de ambas as espécies somadas, colocados nas vagens de *S. tenuifolia*, esta aumentou em resposta a todos os caracteres de frutos e sementes (biomassa dos frutos:  $p = 0,052$ ,  $F = 4,821$ , Figura 3; número de sementes produzidas por fruto:  $p = 0,003$ ,  $F = 16,574$ , Figura 4; biomassa média das sementes:  $p = 0,003$ ,  $F = 15,600$ , Figura 5). Da mesma forma, a abundância do bruquíneo *M. terani* adulto aumentou em resposta a todos os caracteres de frutos e sementes (biomassa dos frutos:  $p = 0,001$ ,  $F = 18,072$ , Figura 6; número de sementes produzidas por fruto:  $p < 0,001$ ,  $F = 133,450$ , Figura 7; biomassa média das sementes:  $p < 0,001$ ,  $F = 59,218$ , Figura 8). O mesmo padrão foi observado para a abundância da outra espécie de bruquíneo adulto, *S. maculatopygus*, a qual foi influenciada positivamente por todos os caracteres de frutos e sementes de *S. tenuifolia* (biomassa dos frutos:  $p < 0,001$ ,  $F = 68,013$ , Figura 9; número de sementes produzidas por fruto:  $p = 0,002$ ,  $F = 17,718$ , Figura 10; biomassa média das sementes:  $p = 0,011$ ,  $F = 9,710$ , Figura 11). Por outro lado, a abundância do

braconídeo consumidor de sementes, *Allorhogas* sp., não foi influenciada por nenhum dos caracteres de frutos e sementes de *S. tenuifolia* avaliados (biomassa dos frutos:  $p = 0,629$ ,  $F = 0,248$ ; número de sementes produzidas por fruto:  $p = 0,721$ ,  $F = 0,134$ ; biomassa média das sementes:  $p = 0,781$ ,  $F = 0,081$ ).

Apesar disso, quando considerada a abundância total de insetos consumidores de sementes, foi observado um efeito positivo dos caracteres de frutos e sementes. Assim, a guilda dos consumidores de sementes foi mais abundante quanto maior a biomassa dos frutos ( $p < 0,001$ ,  $F = 64,493$ , Figura 12) de *S. tenuifolia*, o número de sementes produzidas por fruto ( $p < 0,001$ ,  $F = 39,167$ , Figura 13) e a biomassa média das sementes ( $p < 0,001$ ,  $F = 40,943$ , Figura 14).

### 3.4 Interações hospedeiros-parasitoides

Quanto à taxa de parasitismo dos himenópteros parasitoides sobre seus hospedeiros, *Horismenus* sp. apresentou uma taxa de cerca de 10,50% sobre seu hospedeiro *M. terani* e apresentou baixo impacto sobre este com um dos menores tamanhos de efeito mensurados na rede ( $E_{++} -0,084$ ,  $CI_{95\%} = -0,219$  a  $-0,052$   $CI_{Bootstrap} = -0,137$  a  $-0,045$ ). Já o parasitoide *Eupelmus* sp. apresentou ainda menor eficácia no controle de *Stator maculatopygus* com abundância de apenas um indivíduo e 1,28% de taxa de parasitismo.

Por outro lado, *Allorhogas* foi parasitado por duas espécies, dentre as quais *Lycus* sp., que também apresentou baixa abundância e taxa de parasitismo de apenas 1,94%, e *Eurytoma* sp., a qual apresentou taxa de parasitismo de 31,07% e o maior impacto sobre o seu hospedeiro dentre todos os parasitoides ( $E_{++} -0,370$   $CI_{95\%} -1,603$  a  $-0,862$   $CI_{Bootstrap} -0,471$  a  $-0,177$ ). E, por fim, o parasitoide secundário, *Brasema* sp., apresentou taxa de parasitismo de 25,00% sobre *Eurytoma* sp., classificado como impacto intermediário dentre os

parasitoides avaliados ( $E^{++}$  -0,195,  $CI_{95\%} = -1,042$  a  $0,653$   $CI_{Bootstrap} = -0,283$  a  $-0,049$ ).

Com relação à abundância dos insetos e suas interações espécie-específicas, um fato interessante é que a abundância do parasitoide *Horismenus* sp. foi maior quando havia maior abundância do seu hospedeiro, o bruquíneo *M. terani* ( $p < 0,001$ ,  $F = 37,490$ , Figura 15). Da mesma forma, o parasitoide *Eurytoma* sp. apresentou maior abundância quando a abundância do seu hospedeiro *Allorhogas* sp. foi maior ( $p < 0,001$ ,  $F = 15,126$ , Figura 16). Quanto às outras espécies de parasitoides primários encontradas nos frutos de *S. tenuifolia*, não foi possível a realização de análises estatísticas em relação à abundância dos seus hospedeiros, pois estes apresentaram baixa abundância. Porém, quando a abundância total de consumidores de sementes e de parasitoides foi considerada houve uma relação positiva entre os dois fatores ( $p < 0,001$ ,  $F = 28,376$ , Figura 17), o que demonstra a forte dependência da abundância de parasitoides em relação aos consumidores de sementes atuando como hospedeiros. Portanto, o efeito de cascata trófica *bottom-up* iniciado pela matéria orgânica do solo atingiu, indiretamente, até o terceiro nível trófico da rede trófica estudada.

### **3.5 Efeitos de cascata trófica bottom-up na comunidade de insetos associados a frutos**

Assim como ocorreram efeitos de cascata trófica *bottom-up* nas sub-redes de insetos, foi observado o efeito sobre a comunidade associada aos frutos como um todo. Desta forma, a abundância total de insetos associados aos frutos de *S. tenuifolia* responderam positivamente ao aumento na biomassa de frutos ( $p < 0,001$ ,  $F = 32,424$ , Figura 18), além do número de sementes produzidas por frutos ( $p < 0,001$ ,  $F = 49,512$ , Figura 19) e biomassa média de sementes ( $p <$

0,001,  $F = 33,961$ , Figura 20). Portanto, os efeitos de cascata trófica *bottom-up* afetaram a abundância das espécies individualmente, a abundância de insetos por guilda e a abundância total de insetos. Um esquema que representa o efeito de cascata trófica *bottom-up* observado foi montado para cada sub-rede de insetos (Figuras 21-23), bem como a abundância de insetos por guilda trófica (Figura 24) e a abundância total de insetos associados a *S. tenuifolia* (Figura 25).

#### 4 DISCUSSÃO

De maneira geral, um efeito de cascata trófica *bottom-up* positivo, mediado pela matéria orgânica do solo, foi observado influenciando a abundância de insetos associados aos frutos de *S. tenuifolia*. Portanto, a maior quantidade de matéria orgânica propiciou maior número de sementes produzidas por fruto. Em consequência, foi observada maior abundância de consumidores de sementes, bem como de seus parasitoides, o que indica a ocorrência de efeitos indiretos da matéria orgânica do solo até o terceiro nível trófico (parasitoide primário), o que representa um efeito de cascata trófica *bottom-up*. Quanto aos efeitos de cascata trófica *top-down*, não foram observados indícios de sua ocorrência, provavelmente devido à baixa abundância de parasitoides em relação à disponibilidade de hospedeiros, o que limitou a intensidade das forças de interações entre hospedeiros e parasitoides.

O solo, o qual fornece nutrientes para a planta, foi determinado como a base abiótica da rede trófica associada aos frutos de *S. tenuifolia*. Com qualidade de solo baixa, as subáreas avaliadas apresentaram baixa concentração de nutrientes no solo, com exceção de Cu e B, fora da faixa ideal para o desenvolvimento e reprodução de plantas no Cerrado. No entanto, as variações no número de sementes produzidas por fruto foram explicadas apenas pela matéria orgânica dentre os componentes do solo. Então, foi possível observar um efeito positivo direto da matéria orgânica sobre o número de sementes produzidas por fruto e efeitos indiretos subsequentes sobre os insetos associados aos frutos e sementes da planta *S. tenuifolia*. Portanto, a matéria orgânica foi essencial para a produção de sementes e manutenção da comunidade de insetos associados, mesmo estando um pouco abaixo do recomendado. Como um componente fundamental, a matéria orgânica afeta a produção de frutos devido a ela fornecer nutrientes para a planta, promover maior capacidade de retenção de

água no solo e a evitar a lixiviação de nutrientes (Bot e Benites 2005). Assim, a matéria orgânica do solo frequentemente é determinada como um dos mais importantes indicadores da qualidade do solo devido ao seu impacto sobre outros indicadores físicos, químicos e biológicos de qualidade do solo (Reeves 1997). No entanto, caso a matéria orgânica do solo estivesse em alta quantidade, é possível que a rede de insetos não apresentasse tantas espécies pertencentes a diversos níveis tróficos devido ao paradoxo do enriquecimento (McCann e Rooney 2009), pois o(s) consumidor(es) de sementes melhor(es) competidor(es), provavelmente o mais abundante *M. terani*, poderia(m) excluir localmente os menos eficientes.

Direto e positivamente afetado pela matéria orgânica do solo, o número de sementes produzidas por fruto afetou da mesma forma a abundância de insetos consumidores de sementes. O número de sementes produzidas pela planta representa a capacidade de suporte do ambiente em relação aos recursos para os consumidores das sementes de *S. tenuifolia*, pois na grande maioria das vezes não ocorre mais de um indivíduo em cada semente (ver Artigo 1). Relacionados com o maior número de sementes produzidas por fruto, os frutos de maior biomassa possuem um maior número de *loci* e, em consequência, maior quantidade de sementes como recurso disponível para os insetos consumidores de sementes. Portanto, o maior número de sementes proporcionou uma maior abundância tanto das espécies de consumidores de sementes individualmente, como da abundância total dos insetos pertencentes a este nível trófico.

Além disso, uma maior abundância de insetos consumidores de sementes foi observada em subáreas onde as sementes apresentavam maior biomassa. As sementes maiores proporcionam maior quantidade de recurso disponível para o desenvolvimento dos insetos (Janzen 1969), o que propicia adultos maiores (Bonal e Muñoz 2009, Kestring et al. 2009, Bonal et al. 2012) e,

em consequência, o maior *fitness* dos mesmos (Cope e Fox 2003). Outro fator determinante é que sementes maiores podem apresentar menor quantidade de compostos fenólicos, os quais podem levar a uma redução no tamanho de bruquíneos (Kestring et al. 2009).

Da mesma forma, um efeito positivo direto foi observado da abundância dos consumidores de sementes *M. terani* e *Allorhogas* sp. sobre a abundância dos seus respectivos parasitoides, *Eurytoma* sp. e *Horismenus* sp. Como consequência, houve um aumento na abundância total de parasitoides quando a abundância total de consumidores de sementes foi maior. Portanto, assim como a abundância de sementes foi importante para a abundância de bruquíneos consumidores de sementes, a disponibilidade de hospedeiros foi determinante para a abundância de parasitoides. Em resumo, a maior quantidade de recurso para os diferentes níveis tróficos representa um aumento na capacidade de suporte, promovendo assim um efeito cascata trófica mediado pelo recurso (*bottom-up*) (White 2008). Muitas vezes, fortes efeitos *bottom-up* podem ser observados em ambientes limitados pela qualidade do solo como o aqui descrito. Isto se deve ao seu efeito negativo da baixa qualidade do solo na produção primária, a qual pode ser insuficiente para sustentar um rápido crescimento das populações de insetos herbívoros e, conseqüentemente, do seu(s) inimigo(s) natural(is) (Ritchie 2000). Além disso, insetos de outras subáreas podem estar migrando para as áreas com maior quantidade/qualidade dos recursos, o que leva a um aumento na abundância das espécies da rede e do número de níveis tróficos do local (McCann e Rooney 2009), contribuindo para o efeito de cascata trófica *bottom-up*. Por outro lado, o fato de diferentes espécies de herbívoros estarem consumindo um mesmo recurso pode evitar que o efeito de cascata trófica *top-down* prevaleça no sistema (Schmitz et al. 2000). Outro fator determinante foi que nenhuma das espécies de parasitoides apresentou uma abundância alta em

relação à do seu hospedeiro, portanto não representaram um impacto relevante para o controle dos consumidores de sementes da rede.

A mensuração das forças de interação, seja em campo, em laboratório ou teórica, é de grande importância no entendimento dos padrões entre as espécies, bem como os mecanismos que fazem com que as forças de interação variem no espaço e tempo (Wootton e Emmerson 2005). As estimativas de forças de interação obtidas pela meta-análise sugerem que a grande maioria dos impactos de níveis tróficos superiores sobre seus inferiores são de intensidade baixa, ou fraca, e, por outro lado, os consumidores de sementes apresentaram o maior impacto, principalmente o bruquíneo *M. terani*. Estes resultados sugerem que o sistema aqui estudado possui características semelhantes a outras redes tróficas naturais com a combinação de interações fracas e fortes (McCann et al. 1998, Berlow 1999). Esta combinação de forças de interações de diferentes intensidades em uma rede trófica atua sinergicamente promovendo a estabilidade seja de curto ou de longo prazo (McCann et al. 1998, Faria et al. 2008).

Por fim, a quantidade de recursos no solo é fundamental para a manutenção de maiores populações de consumidores de sementes e parasitoides, permitindo assim que a comunidade suporte cadeias com maior número de níveis tróficos. No entanto, ainda que maiores abundâncias de parasitoides foram observadas, a qualidade/quantidade de recursos abaixo do ideal não permite que a energia da cadeia suporte populações de parasitoides com abundância suficiente para o controle das populações de consumidores de sementes. Quanto aos efeitos da qualidade da planta sobre os consumidores de sementes, neste estudo foram detectados aumentos apenas na abundância dos insetos em função da qualidade do solo. Porém, é possível que haja também mudanças no tamanho corporal (Bonal e Muñoz 2009, Kestring et al. 2009, Bonal et al. 2012) e *fitness* dos mesmos (Cope e Fox 2003), sendo necessários estudos futuros abordando estes fatores.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradecemos à Dr.<sup>a</sup> Cibele S. Ribeiro-Costa pela identificação dos bruquíneos e ao Msc. André R. Nascimento pela identificação dos himenópteros. À Universidade Federal de Lavras e ao PPG em Ecologia Aplicada pela logística prestada. À Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) que financiou este projeto e forneceu bolsas de Iniciação Científica a Lais F. Maia e Raphael A. Moraes e à Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) que forneceu bolsa de mestrado a Juliana Tuller.

## REFERÊNCIAS

- Abrams P (1987) The functional responses of adaptive consumers of two resources. *Theor Popul Biol* 32:262-288.
- Awmack CS, Leather SR (2002) Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu Rev Entomol* 47:817-814.
- Berlow EL (1999) Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature* 398:330-334.
- Berlow EL, Navarrete SA, Briggs CJ, Power ME, Menge BA (1999) Quantifying variation in the strengths of species interactions. *Ecology* 80(7):2206-2224.
- Berlow EL, Neutel AM, Cohen JE, Ruiter PC, Ebenman B, Emmerson M, Fox JW, Jansen VAA, Jones JI, Kokkoris GD, Logofet DO, Mckane AJ, Montoya JM, Petchey O (2004) Interactions strengths in food webs: issues and opportunities. *J Anim Ecol* 73:585-598.
- Bonal R, Hernández M, Ortego J, Muñoz A, Espelta JM (2012) Positive cascade effects of forest fragmentation on acorn weevils mediated by seed size enlargement. *Insect Conserv Divers* 5:381-388.
- Bonal R, Muñoz A (2009) Seed weevils living on the edge: pressures and conflicts over body size in the endoparasitic *Curculio* larvae. *Ecol Entomol* 34:304-309.
- Bot A, Benites J (2005) The importance of soil organic matter: Key to drought-resistant soil and sustained food and production. Food and Agriculture Organization of the United Nations: Roma. 78 p.
- Bukovinszky T, VanVeen FJF, Jongema Y, Dicke M (2008) Direct and indirect effects of resource quality on food web structure. *Science* 319:804-807.
- Campbell ML, Clarke PJ (2006) Seed dynamics of resprouting shrubs in grassy woodlands: Seed rain, predators and seed loss constrain recruitment potential. *Austral Ecol* 31:1016-1026.

- Cope JM, Fox CW (2003) Oviposition decisions in the seed beetle, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae): Effects of seed size on superparasitism. *J Stored Prod Res* 39:355-365.
- Derbel S, Noumi Z, Anton KW, Chaieb M (2007) Life cycle of the coleoptera *Bruchidius raddiane* and the seed predation of the *Acacia tortilis* Subsp. *raddiana* in Tunisia. *CR Biol* 330:49-54.
- Faria LDB, Umbanhowar J, McCann KS (2008) The long-term and transient implications of multiple predators in biocontrol. *Theor Ecol* 1:54-53.
- Forkner RE, Hunter MD (2000) What goes up must come down? Nutrient addition and predation pressure on oak herbivores. *Ecology* 81(6):1588-1600.
- Fox CW, Wallin WG, Bush ML, Czesak ME, Messina FJ (2012) Effects of seed beetles on the performance of desert legumes depend on host species, plant stage, and beetle density. *J Arid Environ* 80: 10-16.
- Goldberg DE, Rajaniemi T, Gurevitch J, Stewart-Oaten A (1999) Empirical approaches to quantifying interaction intensity: Competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology* 80(4):1118-1131.
- Harvey JA, Van Dam NM, Gols R (2003) Interactions over four trophic levels: Foodplant quality affects development of a hyperparasitoid as mediated through a herbivore and its primary parasitoid. *Anim Ecol* 72(3):520-531.
- Janzen DH (1969) Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23(1):1-27.
- Janzen DH. (1971) Seed predation by animals. *Annu Rev Ecol Systemat* 2:465-492.
- Kestring D, Menezes LCCR, Tomaz CA, Lima GPP, Rossi MN (2009) Relationship among phenolic contents, seed predation, and physical seed traits in *Mimosa bimucronata* plants. *J Plat Biol* 52: 569-576.
- Kos M, Houshyani B, Wietsma R, Kabouw P, Vet LEM, VanLoon JJA, Dicke M (2012) Effects of glucosinolates on a generalist and a specialist leaf-chewing herbivore and an associated parasitoid. *Phytochem* 77:162-170.
- McCann KS, Hastings A, Huxel GR (1998) Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature* 395:794-798.

- McCann KS, Rooney N (2009) The more food web changes, the more they stay the same. *Phil Trans R Soc B* 364:1789-1801.
- Mccullagh P, Nelder JA (1989) *Generalized Linear Models*. 2 ed. New York: Chapman and Hall. 511 p.
- Moon DC, Stiling P (2002) The effects of salinity and nutrients on a tritrophic salt-marsh system. *Ecology* 83(9):2465-2476.
- Navarrete SA, Castilla JC (2003) Experimental determination of predation intensity in an intertidal predator guild: dominant versus subordinate prey. *Oikos* 100:251-262.
- Östergård H, Hambäck PA, Ehrlén J (2007) Pre-dispersal seed predation: the role of fruit abortion and selective oviposition. *Ecology* 88(12):2959-2965.
- Paine RT (1980) Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *J Anim Ecol* 49(3):666-685.
- Polis GA, Sears ALW, Huxel GR, Strong DR, Maron J (2000) When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecol Evol* 15(11):473-475.
- Price PW, Bouton CE, Gross P, McPheron BA, Thompson JN, Weis AE (1980) Among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annu Rev Ecol Syst* 11: 41-65.
- Queiroz LP (2009) *Leguminosas da Caatinga*. Universidade Estadual de Feira de Santana: Feira de Santana. 914 p.
- R Development Core Team. 2011. *R: A language and environment for statistica computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL <<http://www.Rproject.org>>.
- Reeves DW (1997) The role of soil organic matter in maintaining soil quality in continuous cropping systems. *Soil Tillage Res* 43:131-167.
- Ritchie ME (2000) Nitrogen limitation and trophic vs. abiotic influences on insect herbivores in a temperate grassland. *Ecology* 81(6):1601-1612.

Rossi MN, Rodrigues LMS, Ishino MN, Kestring D (2011) Oviposition pattern and within-season spatial and temporal variation of pre-dispersal seed predation in a population of *Mimosa bimucronata* trees. *Arthropod-Plant Interact* 5:1-9.

Schmitz OJ, Hambäck PA, Beckerman AP (2000) Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *Am Nat* 155(2):141-153.

Silva EF Santos TRR, Fernandes-Bulhão C (2007) Levantamento florístico das lianas lenhosas, arbustos e subarbustos do Cerrado do Parque do Cababa, Nova Xavantina-MT. *Rev Bras Biociênc* 5(2):948-950.

Sousa DMG, Lobato E. (Ed.) (2004) Cerrado: correção do solo e adubação. Planaltina: Embrapa Cerrados. 416p.

Southgate BJ (1979) Biology of the Bruchidae. *Annu Rev Entomol* 24:449-473.

Sparovek G, VanLier QJ, Dourado-Neto D (2007) Computer assisted Koeppen climate classification: a case study for Brazil. *Int J Climatol* 27:257-266.

Stephenson AG (1981) Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. *Annu Rev Ecol Systemat* 12:253-279.

Terborgh J, Holt RD, Estes J A (2010) Trophic cascades: What they are, how they work, and why they matter. In: Terborgh J, Estes JA. *Trophic cascades: Predators, preys, and the changing dynamics of nature*. Washington: Island Press. p. 1-20.

Tuda M, Wu LH, Tateishi Y, Niyomdham C, Buranapanichpan S, Morimoto K, Wu WJ, Wang CP, Chen ZQ, Zhu HY, Zhang YC, Murugan K, Chou LY, Johnson CD (2009) A novel host shift and invaded range of a seed predator, *Acanthocelides macrophthalamus* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), of an invasive weed, *Leucaena leucocephala*. *Entomol Science* 12:1-8.

Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE).

Walker M, Jones TH (2001) Relative roles of top-down and bottom-up forces in terrestrial tritrophic plant-insect herbivore-natural enemy systems. *Oikos* 93:177-187.

White TCR (2008) The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biol Rev* 83:227-248.

Wimp GM, Murphy SM, Finke DL, Huberty AF, Denno RF (2010) Increased primary production shifts the structure and composition of a terrestrial arthropod community. *Ecology* 91(11):3303-3311.

Wootton JT (1994) The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 25:443-466.

Wootton JT, Emmerson M (2005) Measurement of interaction strength in nature. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36:419-444.

**ANEXOS**

## FIGURAS

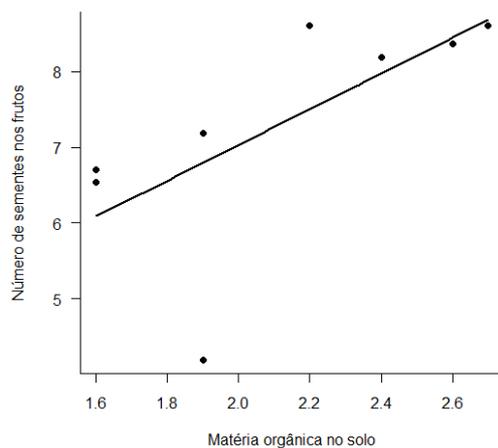


Figura 1 Relação entre a matéria orgânica do solo e o número de sementes produzidas por fruto de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. A equação da curva do gráfico é  $y = 2,331 + 2,350 * x$ .

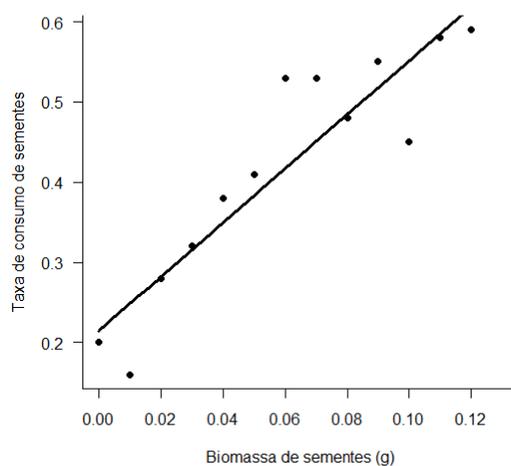


Figura 2 Relação entre a taxa de consumo de sementes e a biomassa médias das sementes de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. A equação da curva do gráfico é  $y = 0,214 + 3,368 * x$ .

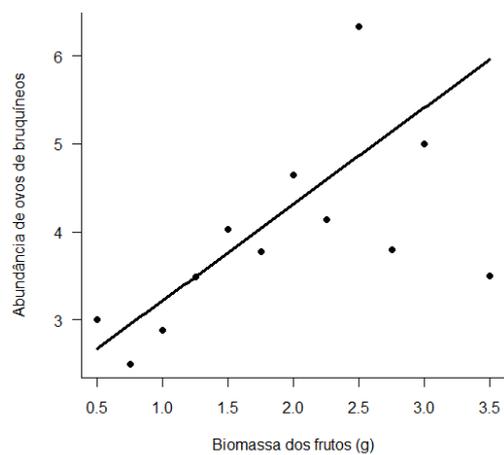


Figura 3 Relação entre a abundância de ovos de bruquíneos e a biomassa dos frutos de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. A equação da curva do gráfico é  $y = 2,123 + 1,096 * x$ .

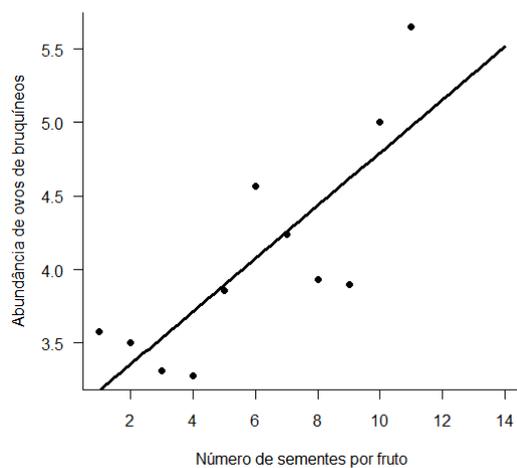


Figura 4 Relação entre a abundância de ovos de bruquíneos e o número de sementes produzidas por fruto de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. A equação do gráfico é  $y = 2,994 + 0,180 * x$ .

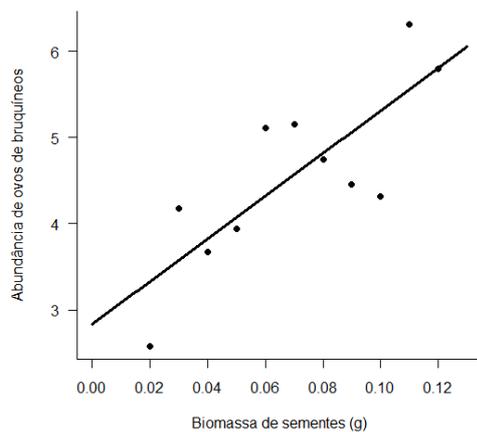


Figura 5 Relação entre a abundância de ovos de bruquíneos e a biomassa das sementes de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. A equação do gráfico é  $y = 2,837 + 24,718 * x$ .

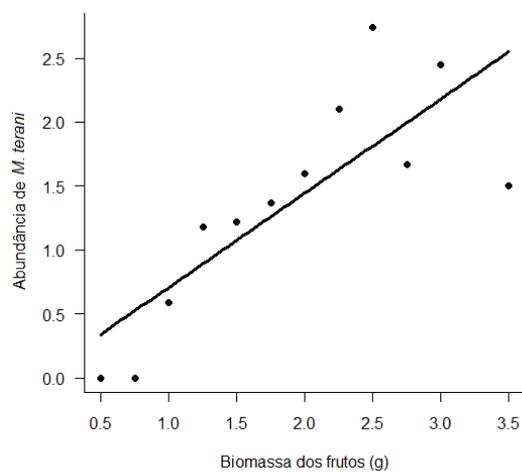


Figura 6 Relação entre a abundância de *Merobruchus terani* e a biomassa dos frutos de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. A equação do gráfico é  $y = - 0,028 + 0,736 * x$ .

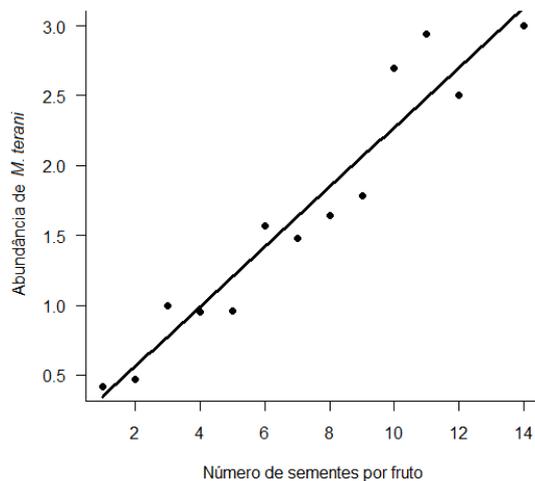


Figura 7 Relação entre a abundância de *Merobruchus terani* e o número de sementes produzidas por fruto de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. A equação do gráfico é  $y = 0,133 + 0,214 * x$ .

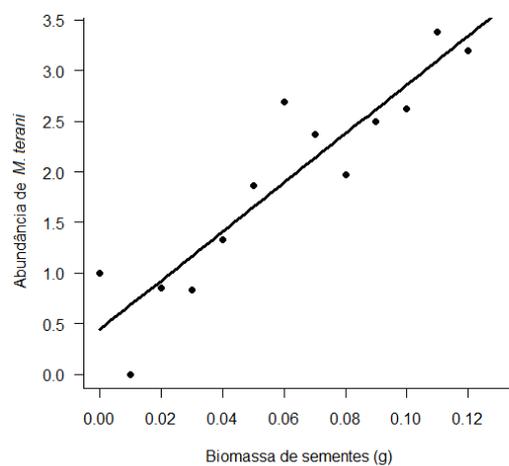


Figura 8 Relação entre a abundância de *Merobruchus terani* e a biomassa das sementes de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. A equação do gráfico é  $y = 0,442 + 24,165 * x$ .

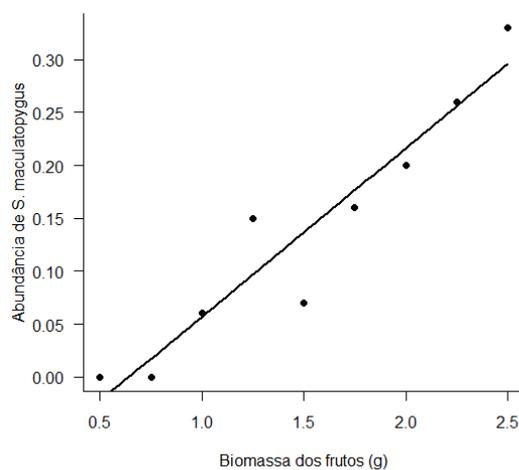


Figura 9 Relação entre a abundância de *Stator maculatopygus* e a biomassa dos frutos de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. A equação do gráfico é  $y = -0,102 + 0,159 * x$ .

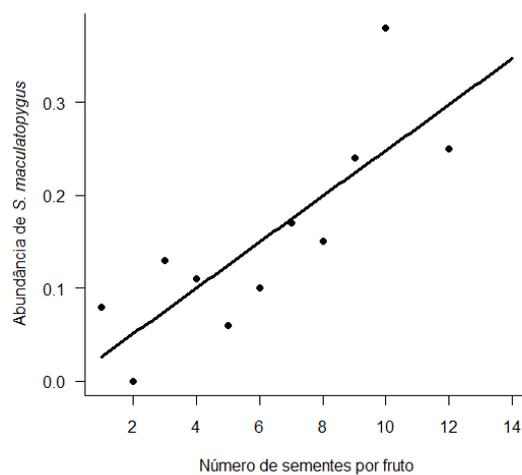


Figura 10 Relação entre a abundância de *Stator maculatopygus* e o número de sementes produzidas por fruto de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. A equação do gráfico é  $y = 0,001 + 0,025 * x$ .

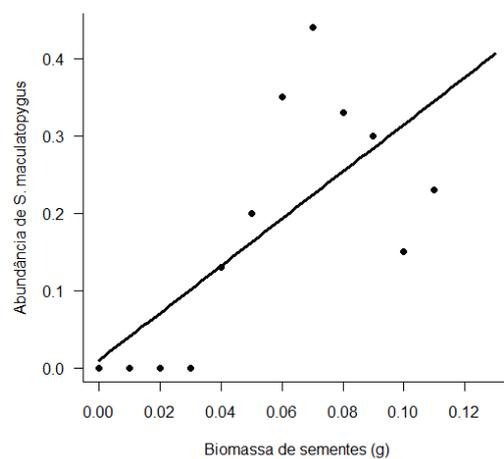


Figura 11 Relação entre a abundância de *Stator maculatopygus* e a biomassa das sementes de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. A equação do gráfico é  $y = 0,010 + 3,045 * x$ .

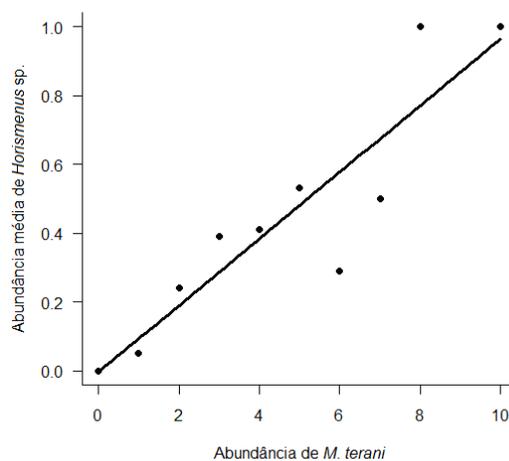


Figura 12 Relação entre a abundância média do parasitoide *Horismenus* sp. e a abundância do seu hospedeiro *Merobruchus terani*. A equação da curva do gráfico é  $y = - 0,004 + 0,097 * x$ .

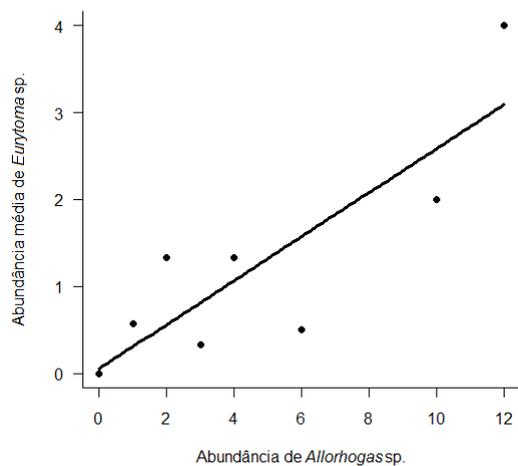


Figura 13 Relação entre a abundância do parasitoide *Eurytoma* sp. e a abundância do seu hospedeiro *Allorhogas* sp. A equação da curva do gráfico é  $y = 0,056 + 0,253 * x$ .

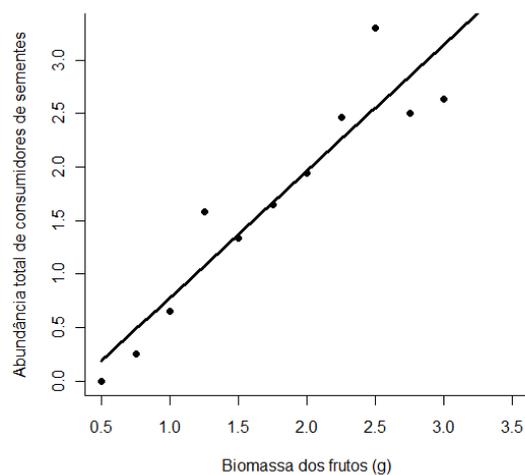


Figura 14 Relação entre a abundância de consumidores de sementes e a biomassa dos frutos de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. A equação do gráfico é  $y = -0,405 + 1,183 * x$ .

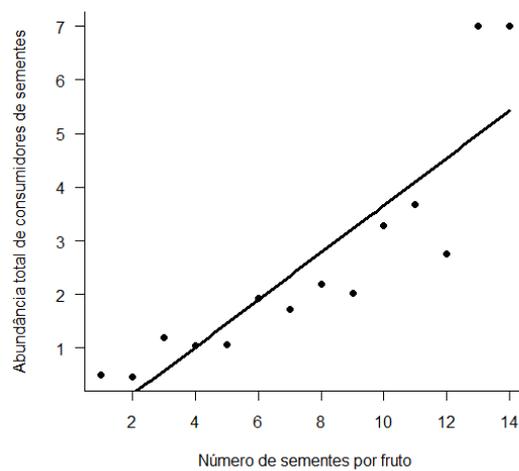


Figura 15 Relação entre abundância de consumidores de sementes e o número de sementes produzidas por fruto de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. A equação do gráfico é  $y = -0,745 + 0,441 * x$ .

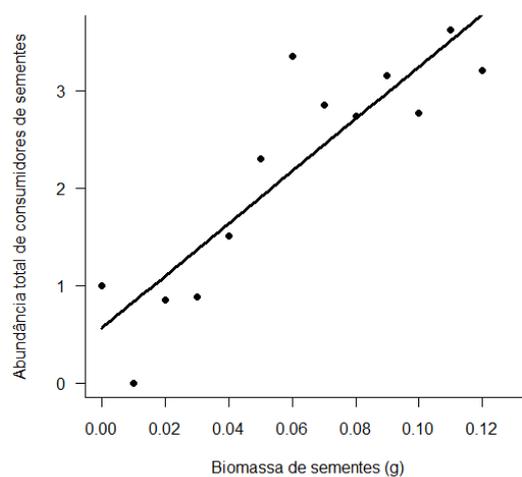


Figura 16 Relação entre a abundância de consumidores de sementes e a biomassa média das sementes de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil. A equação do gráfico é  $y = 0,562 + 26,813 * x$ .

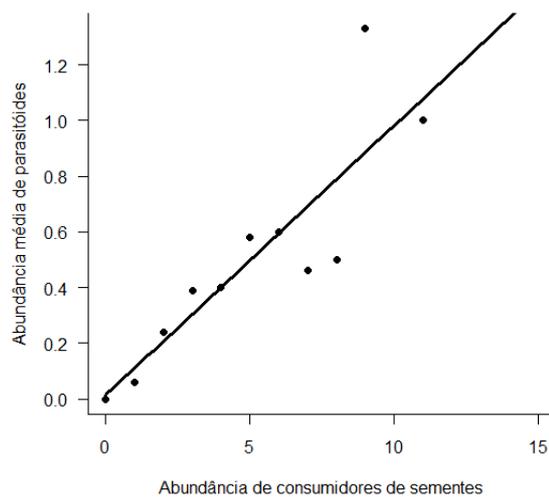


Figura 17 Relação entre a abundância de consumidores de sementes e a abundância média de parasitoides. A equação da curva do gráfico é  $y = 0,013 + 0,097 * x$ .

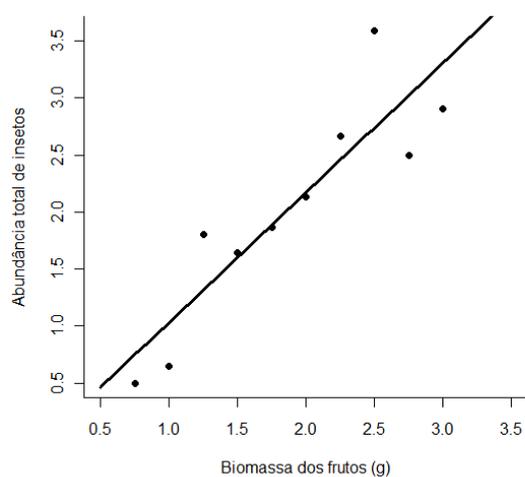


Figura 18 Relação entre a abundância total de insetos associados aos frutos de *Senegalia tenuifolia* e a biomassa dos frutos. A equação do gráfico é  $y = - 0,108 + 1,138 * x$ .

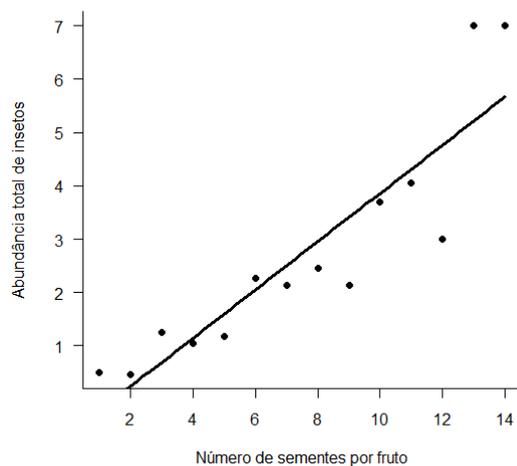


Figura 19 Relação entre abundância total de insetos associados aos frutos de *Senegalia tenuifolia* e o número de sementes produzidas por fruto. A equação do gráfico é  $y = - 0,660 + 0,452 * x$ .

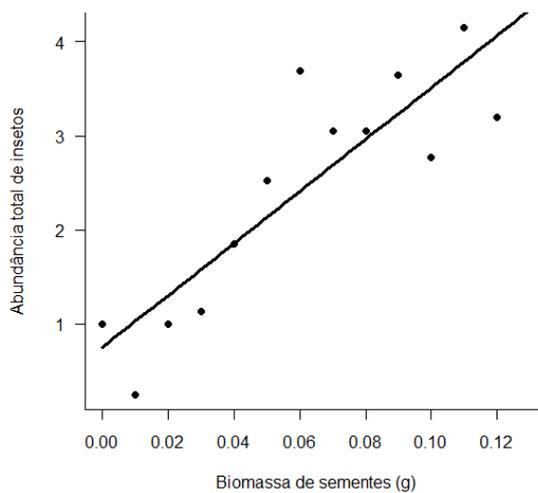


Figura 20 Relação entre a abundância total de insetos associados aos frutos de *Senegalia tenuifolia* e a biomassa das sementes. A equação do gráfico é  $y = 0,751 + 27,621 * x$ .

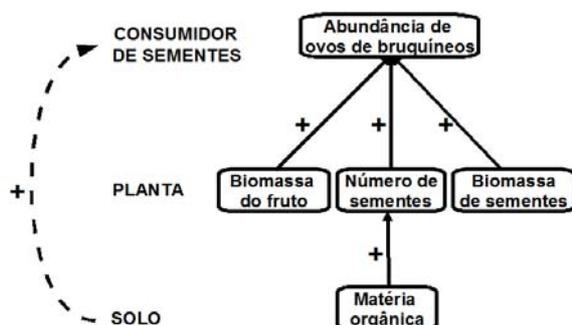


Figura 21 Esquema do caminho percorrido pelos efeitos diretos e indiretos que propiciaram a observação do efeito de cascata trófica *bottom-up* da matéria orgânica do solo sobre a abundância de ovos de bruquíneos consumidores de sementes de *Senegalia tenuifolia*. As setas contínuas representam relações diretas e as tracejadas interações indiretas.

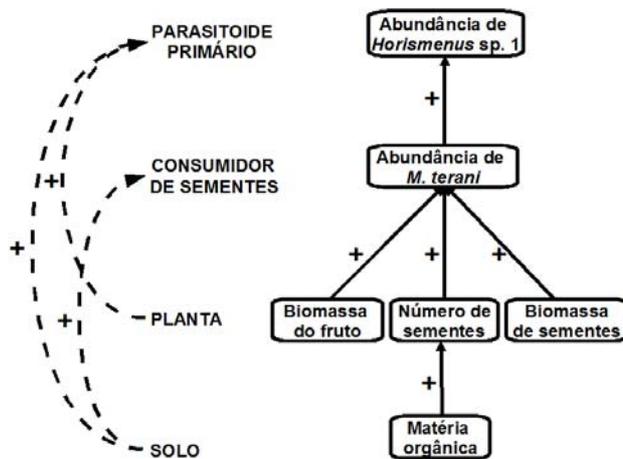


Figura 22 Esquema do caminho percorrido pelos efeitos diretos e indiretos que propiciaram a observação do efeito de cascata trófica *bottom-up* da matéria orgânica do solo sobre a sub-rede de insetos envolvendo o bruquíneo *Merobruchus terani*, consumidor das sementes de *Senegalia tenuifolia* e o seu parasitoide *Horismenus* sp. As setas contínuas representam relações diretas e as tracejadas interações indiretas.



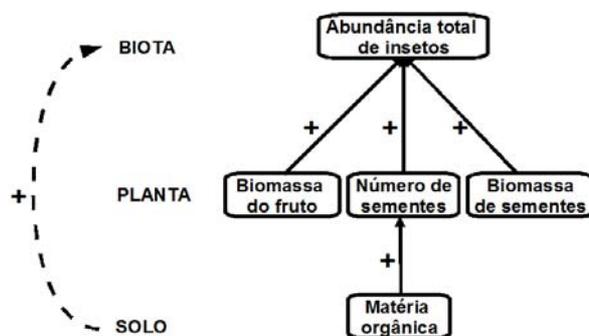


Figura 25 Esquema do caminho percorrido pelos efeitos diretos e indiretos que propiciaram a observação do efeito de cascata trófica *bottom-up* da matéria orgânica do solo sobre a abundância total de insetos associados aos frutos da planta *Senegalia tenuifolia*. As setas contínuas representam relações diretas e as tracejadas interações indiretas.

## TABELAS

Tabela 1 Análise de solo das oito diferentes subáreas para macronutrientes, micronutrientes e matéria orgânica e os valores ideais para solos do Cerrado de acordo com Sousa e Lobato (2004). Os valores em negrito representam aqueles que correspondem ao ideal, os em *itálico* são inferiores e os sublinhados superiores ao desejável.

	Ae-1	Ae-2	Ae-3	La-1	La-2	Lu-1	Lu-2	Lu-3	IDEAL
pH em H <sub>2</sub> O	<b>5,7</b>	5,2	<i>5,1</i>	<b>5,7</b>	<i>5,1</i>	<i>5,1</i>	<b>5,6</b>	<b>5,6</b>	5,6-6,3
P	<i>0,8</i> *	<i>0,6</i> *	<i>1,1</i> *	<i>0,8</i> *	<i>0,8</i> *	<i>1,1</i> **	<i>1,7</i> **	<i>1,1</i> **	*12,0-17,9 **18,0-29,9
K	<u>125</u> **	<i>16</i> **	<i>33</i> **	<b>42</b> *	<i>19</i> **	<b>58</b> **	<b>59</b> **	<u>114</u> **	*31,0-40,0 **51,0-80,0
Ca	<i>0,8</i>	<i>0,2</i>	<i>0,8</i>	<i>0,7</i>	<i>0,8</i>	<i>0,7</i>	<i>1,3</i>	<i>1,1</i>	1,5-7,0
Mg	<b>0,6</b>	<i>0,1</i>	<i>0,3</i>	<b>0,5</b>	<i>0,4</i>	<i>0,4</i>	<b>0,6</b>	<b>0,6</b>	0,5-2,0
Al	<b>0,2</b>	<b>0,9</b>	<b>0,6</b>	<b>0,1</b>	<b>0,4</b>	<b>0,8</b>	<b>0,5</b>	<b>0,2</b>	<2,0
H+Al	<i>3,6</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>2,3</i>	<i>4</i>	<i>3,6</i>	<i>3,6</i>	<i>2,6</i>	>9,0
m	<b>10,4</b>	<b>72,6</b>	<b>33,6</b>	<b>7,1</b>	<b>24,3</b>	<b>39,1</b>	<b>19,6</b>	<b>9,1</b>	<50,0
Matéria orgânica	<i>2,4</i> **	<i>2,6</i> **	<i>1,9</i> **	<i>2,7</i> **	<i>2,2</i> **	<i>1,6</i> *	<i>1,9</i> *	<i>1,6</i> *	*2,1-3,0 **3,1-4,5

”Tabela 1, conclusão”

Zn	0,5	0,2	0,4	0,7	0,4	0,6	1,1	1,1	1,6-2,2
Fe	26,7	<u>67,4</u>	<u>115,3</u>	<b>29,2</b>	<b>41</b>	<u>147,8</u>	<u>199,8</u>	<u>193,1</u>	31,0-45,0
Mn	<b>9,3</b>	2,4	<u>26,3</u>	<u>23,6</u>	<u>16,1</u>	<u>32</u>	<u>52,8</u>	<u>41,1</u>	9,0-12,0
Cu	<b>1,1</b>	<b>1,5</b>	<b>2,2</b>	<b>1,5</b>	<b>2,3</b>	<b>1,3</b>	<b>1,4</b>	<b>1,6</b>	1,3-1,8
B	<b>0,7</b>	<b>0,6</b>	<b>0,8</b>	<b>0,6</b>	<b>0,6</b>	<b>0,8</b>	<b>0,6</b>	<b>0,7</b>	0,6-0,9
S	<u>13,8</u> *	<u>22,7</u> *	<u>33,5</u> **	<b>10,3</b> *	<u>18,9</u> *	<u>22,7</u> ***	11,8 ****	12,3 ***	*7,5-10,2 **10,3-14,1 ***14,2-19,5 ****19,6-26,9

**Metodologias:** pH em água, KCl e CaCl<sub>2</sub> – Relação 1:2,5; P-Na-K-Fe-Zn-Mn-Cu – Extrator Mehlich 1; Ca-Mg-Al – Extrator Kcl-1mol/L; H+Al – Extrator SMP; B – Extrator de água quente; S – Extrator de fosfato monocálcio em ácido acético; Matéria orgânica – oxidação Na<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub> 4N + H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 10N.

**m:** índice de saturação de alumínio

Tabela 2 Valores de  $p$  e  $F$  dos modelos lineares generalizados de efeito misto (GLM) construídos para avaliar o efeito dos nutrientes do solo (P, K, Ca, Mg, S) sobre as métricas de frutos e sementes de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil.

Métricas de frutos e sementes		Nutrientes do solo				
		P	K	Ca	Mg	S
Biomassa dos frutos	$p$	0,221	0,870	0,906	0,906	0,063
	$F$	1,956	0,029	0,015	0,015	5,178
Número de sementes por fruto	$p$	0,247	0,942	0,509	0,844	0,072
	$F$	1,642	0,006	0,492	0,042	4,743
Biomassa das sementes	$p$	0,154	0,822	0,750	0,943	0,787
	$F$	2,661	0,055	0,111	0,006	0,080

Tabela 3 Valores de  $p$  e  $F$  dos modelos lineares generalizados (GLM) construídos para avaliar o efeito de P e K do solo sobre a porcentagem de P e K que constituíam os frutos e sementes de *Senegalia tenuifolia* da região de Lavras, Minas Gerais, Brasil.

Modelo	$p$	$F$
P do solo x P das sementes	0,662	0,608
P do solo x P dos frutos	0,558	0,361
K do solo x K das sementes	0,444	0,197
K do solo x K dos frutos	0,174	2,054

## CONCLUSÕES GERAIS

De acordo com os resultados obtidos neste estudo, as seguintes conclusões podem ser frizadas:

- Recursos com alta concentração de nutrientes, tal como sementes, permitem a sustentação de uma rede bastante complexa, envolvendo espécies de diversos grupos taxonômicos e níveis tróficos.
- A coleta de frutos para o estudo de redes tróficas deve ser feita em locais diversificados a fim de coletar espécies raras e estimar a abundância dos insetos em uma escala maior.
- A coleta dos frutos no final da estação reprodutiva da planta permite a coleta de um maior número de insetos, já que é o momento em que as sementes já se desenvolveram e permitem o desenvolvimento completo dos insetos associados.
- Assim como a abundância de organismos, as forças de interações também variam espacialmente.
- Assim como influencia a abundância dos organismos, variações nos caracteres de frutos e sementes podem estar influenciando no *fitness* dos mesmos e estes fatores devem ser testados em estudos posteriores.
- A quantidade/qualidade dos recursos são os principais determinantes para a abundância dos organismos em um sistema dominado por efeitos de cascata trófica do tipo *bottom-up*.
- A matéria orgânica do solo, mesmo em quantidades abaixo do ideal podem impulsionar efeitos de cascata trófica *bottom-up*.