



Universidade Federal de Minas Gerais

Instituto de Ciências Biológicas



Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre

**INSETOS ENGENHEIROS DE ECOSISTEMAS EM PLANTAS E SEUS EFEITOS
INDIRETOS NA COMUNIDADE DE ARTRÓPODES**

Fernanda Cristina Franco Cintra

Belo Horizonte,

2015

Fernanda Cristina Franco Cintra

**INSETOS ENGENHEIROS DE ECOSISTEMAS EM PLANTAS E SEUS EFEITOS
INDIRETOS NA COMUNIDADE DE ARTRÓPODES**

Dissertação apresentada ao programa de pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de mestre.

Orientadora: Profa. Dra. Tatiana Garabini Cornelissen

Belo Horizonte,

2015

*Ao meu filho:
Eduardo você me ensinou
o que é amor incondicional.*

Agradecimentos

Ao Renato, por toda sua ajuda nas coletas, mas principalmente por sua ajuda motivacional que foi essencial para que eu chegasse até aqui. Obrigada pela paciência, compreensão, por estar ao meu lado em todos os momentos e fazer meus dias mais felizes

Aos meus pais, João Sebastião e Ana Maria, agradeço por todo apoio, crédito e incentivo me concedido ao longo da vida. Obrigada por acreditarem no meu sonho e por me ajudarem a torná-lo realidade.

Ao meu irmão Vitor Hugo, obrigada por me ajudar nas coletas, sem a sua ajuda não teria conseguido realizar o primeiro experimento. Obrigada pelo incentivo e por ser sempre tão prestativo.

A toda minha família pelo apoio, em especial meus avós Ana Francisca (Naninha) e João Cândido (Nequinha).

Aos meus Amigos de Ituiutaba, de Belo Horizonte, pelo simples fato de existirem e estarem sempre ao meu lado, mesmo que à distância, em especial a Natália Nunes.

À Profa. Dra. Tatiana G. Cornelissen, por ter aceitado me orientar, pela compreensão e paciência que dedicaste a mim durante esses dois anos, principalmente após a chegada do meu pequeno. Tati, agradeço também por ter plantado a sementinha da vontade de estudar ecologia ainda na graduação, e por ser a pessoa que me motiva na busca pelo conhecimento com paixão e entusiasmo.

Aos membros da banca, Dra. Yumi Oki e Prof. Dr. Frederico de Siqueira Neves por terem aceitado o convite para avaliar este trabalho.

Aos Professores da Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, obrigada e pela inspiradora motivação com que trabalham e compartilham seus conhecimentos.

Aos funcionários da Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, que sempre estiveram dispostos a ajudar.

À CAPES pelo fornecimento da bolsa de dois anos de mestrado.

Sumário

Resumo	1
Abstract	3
Introdução geral	5
Capítulo 1: Shelter-building insects and their role as ecosystem engineers	7
Resumo	8
Abstract	9
Introduction	10
Shelter-building insects	11
1. Gall-formers	12
2. Leaf-Miners	14
3. Leaf-tents, leaf-rollers and leaf-tiers	15
New roles for old structures	16
Is shelter-building adaptive?	18
Refuge from physical stress and manipulation of plant quality	19
Top-down effects	21
What are the impacts of shelter-building on arthropod communities?	22
Conclusions and future directions	26
Acknowledgments	27
References	27
Capítulo 2: Lepidópteros construtores de abrigos foliares como engenheiros de ecossistemas: uma abordagem experimental	42
Resumo	43
Abstract	44
Introdução	45
Objetivo	48
Metodologia	48
<i>Área de estudo</i>	48
<i>Sistema de estudo</i>	49
<i>Coleta de dados</i>	49
Levantamento de artrópodes em plantas com folhas expandidas e enroladas artificialmente	49
Efeito da presença de abrigos foliares naturais e artificiais na comunidade de artrópodes	50
Taxa de remoção foliar em função da ocorrência dos abrigos foliares	51
<i>Análise de dados</i>	51
Resultados	52

<i>Levantamento de artrópodes em plantas com folhas expandidas e enroladas artificialmente</i>	52
<i>Efeito da presença de cilindros foliares naturais e artificiais na comunidade de artrópodes</i>	53
<i>Taxa de remoção foliar em função da ocorrência dos abrigos foliares</i>	55
<i>Comparação da composição de artrópodes e guildas em plantas com folhas expandidas, com abrigos artificiais e abrigos naturais.</i>	55
Discussão	56
Referências	60
Apêndices	65

Resumo

Engenheiros de ecossistemas são organismos que direta ou indiretamente determinam a disponibilidade de recursos para outros organismos, através de mudanças físicas em fatores bióticos e abióticos. Por suas atividades, engenheiros de ecossistemas modificam, mantêm, ou criam novos habitats. Reconhece-se atualmente que muitos sistemas planta-herbívoro podem ser compreendidos quando as interações dos organismos com o ambiente físico são avaliadas, e integrou-se à ecologia de ecossistemas o conceito de insetos como modificadores do ambiente ou engenheiros de ecossistemas. Este estudo aborda, de forma qualitativa e quantitativa, o tema engenharia de ecossistemas por insetos em dois capítulos.

O primeiro capítulo consiste em uma revisão qualitativa do papel dos insetos construtores de abrigos foliares (AFs) como engenheiros de ecossistemas e uma análise quantitativa do papel dos abrigos foliares nos padrões locais de riqueza e diversidade de artrópodes a partir de dados publicados em 12 estudos. Este capítulo teve por objetivo avaliar o papel dos insetos como engenheiros de ecossistemas e, especificamente, como estruturas físicas criadas por insetos têm o potencial de melhorar as condições abióticas e processos bióticos como predação e parasitismo. Avaliou-se também como as consequências da engenharia de ecossistemas podem afetar a estrutura e composição de comunidades, com efeitos sobre a biodiversidade local através de uma análise quantitativa dos efeitos de abrigos construídos por insetos sobre a colonização secundária por artrópodes.

O segundo capítulo consiste em um estudo experimental para avaliar o papel de *Pandemis* sp. (Lepidóptera, Tortricidae) - uma lagarta construtora de abrigos foliares

em plantas de *Trigonia rotundifolia* (Trigoniaceae) - na comunidade de artrópodes. Nossos objetivos foram verificar se (i) a presença dos abrigos foliares aumenta a frequência de ocorrência, a riqueza e a diversidade de artrópodes nas plantas, (ii) se o tipo de abrigo - natural ou artificial - interfere na colonização de artrópodes, e se (iii) plantas com abrigos foliares presentes apresentam menor taxa de herbivoria foliar. No primeiro experimento realizamos o levantamento de artrópodes em dois grupos de plantas: 1) controle (abrigos ausentes) e 2) plantas com dois abrigos foliares artificiais adicionados. Cada grupo amostral foi avaliado em três censos quinzenais. Neste experimento encontramos maior abundância e riqueza de artrópodes em plantas com abrigos foliares artificiais. No segundo experimento realizamos o levantamento de artrópodes em plantas de grupos 1) controle, 2) plantas com um abrigo artificial e 3) plantas com um abrigo natural. Plantas em cada grupo amostral foram avaliadas em três censos quinzenais. Neste experimento, observou-se que apenas a riqueza de artrópodes diferiu entre os três tratamentos. Para avaliar se a taxa de herbivoria em *Trigonia* varia de acordo com a quantidade de abrigos foliares presentes por planta, calculamos a porcentagem média de área foliar removida. Plantas com dois cilindros apresentaram maior taxa de remoção foliar quando comparadas as plantas que não possuíam abrigos. Realizou-se também análises de similaridade para comparar a composição de artrópodes e guildas de herbívoros nos AFs e fora dos AFs. Observou-se que, nos dois experimentos, não houve diferença significativa na composição específica de artrópodes em plantas com AFs e sem AFs. Nossos resultados demonstraram que a comunidade de artrópodes em plantas pode ser indiretamente afetada por lagartas construtoras de abrigos foliares, revelando seu papel como engenheiras de ecossistemas em área de cerrado no Brasil.

Palavras-chave: Abrigos foliares; construtores de abrigos; diversidade de artrópodes; engenheiros de ecossistemas; facilitação indireta.

Abstract

Ecosystem engineers are organisms that directly or indirectly control resource availability to other organisms, by physical changes in biotic and abiotic factors. By their activities, ecosystem engineers modify, maintain, or create new habitats. It is recognized now that many plant-herbivore systems can be understood as the interactions between organisms and the physical environment are evaluated and integrated to the ecology of ecosystems the concept of insects as environmental modifiers or ecosystem engineers. This study approaches, both qualitatively and quantitatively, the subject insects by ecosystem engineering in two chapters. The first chapter consists of a qualitative review of the role of leaf shelters builders insect as ecosystem engineers and quantitative analysis of the role of leaf shelters in the richness local patterns and diversity of arthropods based on data published in 12 studies. The objective of this chapter was to evaluate the role of insects as ecosystem engineers, and specifically as physical structures created by insects have the potential to improve abiotic conditions and biotic processes such as predation and parasitism. It was also evaluated the consequences of ecosystem engineering can affect the structure and composition of communities with effects on local biodiversity through a quantitative analysis of the effects of shelters built by insects on secondary colonization by arthropods.

The second chapter consist of an experimental study to evaluate the role of *Pandemis* spp. (Lepidoptera, Tortricidae) - a leaf-rolling caterpillar in plant *Trigonia rotundifolia* (Trigoniaceae) - on arthropod community. Our objectives were to determine whether

(i) the presence of leaf shelters increases the frequency of occurrence, the richness and diversity of arthropods in plants, (ii) the type of shelter - natural or artificial - interfere with the colonization of arthropods, and (iii) plants with leaf present shelters have a lower rate of leaf herbivory. In the first experiment we conducted a survey of arthropods in two plant groups: 1) control (absent shelters) and 2) plants with two artificial leaf shelters added. Each sample group was evaluated in three fortnightly censuses. In this experiment found higher abundance and richness of arthropods in plants with artificial leaf shelters. In the second experiment carried out the survey of arthropods in plant groups 1) control, 2) plants with an artificial shelter and 3) plants with a natural shelter. Plants in each sample group were evaluated in three fortnightly censuses. In this experiment, it was observed that only the richness of arthropods differ among treatments. In order to evaluate whether the herbivore rate on *Trigonia* varies according to the number of leaf shelter per plant was calculate the average percentage of leaf area removed. Plants with two cylinders shown a larger leaf removal rate compared plants that did not have shelters. It was also conducted to compare the similarity analysis of the composition guild arthropods and herbivores in plants with and without leaf shelters. It was observed that in both experiments, there was no significant difference in the species composition of arthropods in plants with and without shelters. Our results demonstrated that the arthropod community in plants can be indirectly affected by leaf-rolling caterpillar, revealing their role as ecosystem engineers in Brazilian Cerrado.

Key words: leaf shelters; shelter maker; arthropod diversity; ecosystem engineers; indirect facilitation.

Introdução geral

A facilitação e outras interações positivas desempenham um importante papel em comunidades ecológicas (Stachowicz 2001). Os impactos da competição em comunidades de artrópodes por exemplo, são intensamente estudados (e. g. Lawton 1982; Denno *et al.* 1995), enquanto interações positivas como a engenharia de ecossistemas por insetos têm sido muito pouco exploradas.

Uma espécie considerada engenheira de ecossistemas tem a capacidade de causar modificações estruturais no ambiente (Jones *et al.* 1994, 1997, Wright *et al.* 2006), e pode controlar direta ou indiretamente a disponibilidade de recursos para outros indivíduos por meio de transformações físicas nos componentes abióticos ou bióticos (Jones *et al.* 1997, Wright *et al.* 2002).

A proteção contra inimigos naturais, melhoria das condições adversas e manipulação da qualidade da planta hospedeira foram sugeridos como forças potenciais na evolução e manutenção de insetos construtores de abrigos foliares (AFs) (Lill & Marquis 2007). A construção de abrigos como minas, galhas, folhas enroladas, folhas dobradas ou folhas seladas podem aumentar a sobrevivência de larvas e influenciar a comunidade de outros organismos por meio de efeitos não-tróficos, tanto diretos quando indiretos. Vários artrópodes, entre aranhas, lagartas, besouros e formigas, apresentam a capacidade de manipular a folhagem de plantas para a construção de abrigos (Lill & Marquis, 2007). Estes abrigos podem assumir várias formas e são utilizados por seus construtores em pelo menos um estágio de seu desenvolvimento.

Estima-se que pelo menos 18 famílias de Lepidoptera podem ser consideradas engenheiras dos ecossistemas (Lill & Marquis 2007). Várias espécies de mariposas e borboletas são capazes de construir abrigos foliares em plantas (Nakamura & Ohgushi

2003, Martinsen *et al.* 2000, Fukui 2001, Lill & Marquis 2004, 2007) e estes abrigos conferem proteção e sítios de forrageamento para a larva construtora (Lill *et al.* 2007). Estudos já relataram que a construção destes abrigos foliares criados por lepidópteros permite a ocupação secundária por várias espécies de artrópodes após o abandono do construtor (Lill & Marquis 2003, 2004, Marquis & Lill 2006, Vieira & Romero 2013).

Este trabalho aborda o tema da engenharia de ecossistemas por insetos em dois capítulos. O primeiro capítulo consiste em uma revisão qualitativa do papel dos insetos construtores de abrigos foliares como engenheiros de ecossistemas e em uma análise quantitativa do papel dos abrigos foliares nos padrões locais de riqueza e diversidade de artrópodes em 12 trabalhos. O segundo capítulo consiste em um estudo experimental para avaliar o papel da lagarta construtora de abrigos foliares *Pandemis* sp. em plantas de *Trigonía rotundifolia* na comunidade de artrópodes

**Capítulo 1: Shelter-building insects and their role as ecosystem
engineers**

Resumo

A melhoria de condições adversas, manipulação da qualidade da planta hospedeira e proteção contra inimigos naturais têm sido sugeridos como forças potenciais na evolução e manutenção do hábito de construção de abrigos foliares por insetos. A construção de abrigos - quer sob a forma de minas, galhas e rolos de folha – podem aumentar a sobrevivência da larva e influenciar outros organismos da comunidade através de efeitos diretos e indiretos não-tróficos quando abrigo são co-ocupados ou ocupados após abandono, colocando os construtores de abrigos em folhas e troncos no contexto da engenharia ecossistema. Nesta revisão foi avaliado o papel dos abrigos construídos por insetos para reduzir a pressão exercida por inimigos naturais, aumentar a qualidade do tecido e fornecer abrigo contra condições abióticas adversas durante o desenvolvimento do inseto. Através de uma análise quantitativa, foram avaliados os efeitos de abrigos de insetos em padrões de riqueza e abundância das comunidades locais, revedo os dados publicados em 12 estudos. Nossos resultados mostraram fortes efeitos os abrigos em vários artrópodes, com o aumento da riqueza e abundância quando abrigos estão presentes nas plantas hospedeiras. Estes resultados reforçam a importância das estruturas físicas criadas por insetos que, embora sutil, possa ter um papel importante nas interações de facilitação.

Palavras-chave: facilitação, abrigos de insetos, diversidade local, alimentação escondida.

Abstract

Amelioration of harsh conditions, manipulation of host plant quality and protection from natural enemies have all been suggested as potential forces in the evolutions and maintenance of concealed feeding in insects. The construction of shelters - either in the form of mines, galls and leaf rolls - are expected to increase larva survivorship and might influence other organisms of the community through non-trophic direct and indirect effects when shelter are co-occupied or occupied after abandonment, placing leaf and stem shelter-builders within the context of ecosystem engineering. In this review we evaluate the potential of shelter built by insects to reduce pressure exerted by natural enemies, increase tissue quality and provide shelter against abiotic conditions experienced during insect development. Through a quantitative analysis, we also examined the effects of insect shelters on patterns of richness and abundance of local communities, reviewing the data published in 12 studies. Our results have shown strong effects of shelters on several arthropods, with increased richness and abundance when shelters are present in the host plants. These results reinforce the importance of the physical structures created by insects that although subtle, might have important roles in facilitative interactions.

Keywords: facilitation, insect shelters, local diversity, concealed feeding.

Introduction

“And there’s never a leaf nor a blade too
mean to be some happy creature’s palace”
James Russel Lowell

Facilitation and other positive interactions play a critical role in ecological communities (Stachowicz 2001), but are much less frequent in the ecological literature than other interactions that involve at least one negative signal. The impacts of competition on insect community structure and organization, for example, have been extensively reviewed since the 1980’s both qualitatively (e.g., Lawton 1982, Denno *et al.* 1995) and quantitative (see meta-analyses by Kaplan & Denno 2007, Radville *et al.* 2014). Positive interactions, including ecosystem engineering by insects, on the other hand have been much less explored with observational and experimental data. A simple search in Web of Science (1945-2015) for example, gathered fewer than 120 studies indexed using “ecosystem engineering” and “insects” in the last 50 years, whereas the topics “competition” and “insects” generated more than 4,000 studies in the same time period.

In facilitative interactions at least one of the organisms benefit from the interactions and causes no harm in others involved (Stachowicz 2001). Ecosystem engineering can be addressed as one type of these positive interactions involving non-trophic relations amongst species (Jones & Gutiérrez 2007). The definition of ecosystem engineering merges into the facilitation theory when organisms create or modify physical structures altering the local environment through habitat modification or amelioration of abiotic stress, with direct and indirect effects on other components of communities and ecosystem properties. As pointed out by Hastings *et al.* (2007)

ecosystem engineers and their consequences span the full breadth of ecology and their effects can be measured at the population, community and ecosystem levels.

Amelioration of harsh conditions, manipulation of host plant quality and protection from natural enemies have been suggested as potential forces in the evolutions and maintenance of concealed feeding in insects (Lill & Marquis 2007). The construction of shelters – either in the form of mines, galls and leaf rolls – are expected to increase larva survivorship and might influence other organisms of the community through non-trophic direct and indirect effects when shelter are co-occupied or occupied after abandonment, placing leaf and stem shelter-builders within the context of ecosystem engineering.

The structure and altered conditions created by shelter-building insects, therefore, have the potential to alter community composition and functional structure, especially when shelters are abandoned or its inhabitant dies, leaving a physical structure in the plant that can be later used by other organisms.

In this review we evaluate the role of insects as ecosystem engineers and, specifically, how physical structures created by insects have the potential to ameliorate abiotic conditions and influence biotic processes such as predation and parasitism. We also evaluated how the consequences of ecosystem engineering can impact community structure and composition, with final effects on local biodiversity through a quantitative analysis of the effects of shelters built by insects on secondary colonization by arthropods.

Shelter-building insects

Several arthropods, including spiders, caterpillars, beetles and ants manipulate plant foliage to construct shelters (Lill & Marquis 2007). These shelters assume several

forms and are used by arthropod builders in at least one part of their life. When abandoned, these structures might persist on the plants and can be later used as shelter by other groups, including herbivores and predators. Shelters vary among species and also across ontogenetic stages within a species (Lind *et al.* 2001).

Many larval insects construct simple structures externally on host plants by covering, tying, folding, cut-and-folding or rolling plant leaves with silk (Weiss *et al.* 2004) (Figure 1). Shelter construction may be initiated at the leaf margin or in the center of the leaf, and may involve a small portion of a leaflet, an entire leaf or multiple leaves (Lind *et al.* 2001). These simple shelters differ markedly from other shelter-built structures such as mines and galls, in which plant manipulation is more extensive and usually a single structure is used throughout entire insect development, ensuring nutrition, amelioration of microclimatic conditions, as well as protection from natural enemies.

In conjunct, these shelter-building herbivores (Figure 1) can be considered “microhabitat manipulators” (Lill & Marquis 2007) and are depicted below.

1. Gall-formers

Gall-inducing insects are amongst the most remarkable, bizarre and interesting living organisms (Shorthouse *et al.* 2005) due to their ability to manipulate host plant tissues and create a physical structure in which their developing larva grows. This sophisticated guild (Shorthouse *et al.* 2005) is characterized by inducing cellular differentiation (by hyperplasia and/or hypertrophy) on structures and organs of their host plants by the feeding activity (e.g., Mani 1964; Price *et al.* 1987; Raman *et al.* 2005, Rohfritsch 2010). Several advantages have been associated to the gall-inducing habit, including microclimate habitat and protection from natural enemies to larva (e.g., Price *et al.* 1987, Stone & Schonrögge 2003) and efficient manipulation of plant metabolism to increase tissue nutritional quality (e.g., Haiden *et al.* 2012,

Fernandes et al. 2014). Gall-inducing insects also are species-specific, meaning that each insect species occurs in only one host-plant species, with extremely rare exceptions (Carneiro et al. 2009).

Galls usually occur on leaves and stems, but also they may occur on any vegetative and reproductive plant parts. Gallers are able to control gall morphology producing an enormous variety of structures of different types, complexity, colors, hairiness, tissue type, etc (Stone & Schönrogge 2003). Estimates of global species richness of gall-formers range between 21,000 to 211,000 species with an average of 132,930 species (Mani 1964, Espírito-Santo & Fernandes 2007), although difficulties associated to insect rearing, identification and taxonomy might impair the recognition of the real number of species within this guild.

Gall-inducing insects can be considered microhabitat engineers, because they might be inhabited by various organisms after gall development. Galls can influence the distribution and abundance of organisms in diverse communities as galls provide shelter from the physical environment, protection from natural enemies, and availability of food resources (Fukui 2001). This new habitat can then be exploited by various organisms such as predators, herbivorous, omnivorous, inquilines and secondary gall users that do not feed on the gall-inducing insects.

Inquilines are a good example of opportunistic organisms on galls that constitute a direct/indirect trophic linkage. This group is defined as other organisms, themselves incapable of inducing a gall, but that have evolved specific adaptations for exploiting galls attributes, such as food resource and shelter. A large percentage of insect galls are host to numerous inquilines (e.g.; Maia 2012). Sanver & Hawkins (2000) compiled literature data on inquilines of insect-induced galls for 112 galler systems in order to examine patterns of diversity of inquilines. They found a total of 242 inquilines (average 2.38 ± 1.77), but only 63 of those 242 cases provide information on the feeding biology of the inquiline. In these 63 cases, the relationship ranged widely in the degree to which inquilines affected the gall-inducing insects, such as secondary gallers, parasitic inquilines, accidental inquilines/visitors, fungal pathogens, and fungivorous organisms. Although inquilines are primarily herbivores and do not directly target

the galler, they concluded that the inquilines majority kill the galler either directly by feeding on it or indirectly by degrading the gall's structure. More recently, Almeida *et al.* (2014) have shown the occupancy of abandoned galls induced in a tropical plant by several ant species.

2. Leaf-Miners

Leaf mining is a feeding habit defined by consuming "live foliage while simultaneously dwelling inside it" (Connor & Taverner 1997). In practice, a leaf mine can be distinguished from most other forms of herbivory by the presence of at least partially intact epidermal layers on both surfaces of a leaf (Hering 1951). Leaf mines are usually visible on the exterior of the leaf as serpentine paths, blotches, or other characteristic shapes of discolored tissue. Mines may be occupied throughout an insect's feeding life, or may be abandoned for other feeding habits at some point in development. Some leaf miners, especially larger leaf-mining lepidopterans, excavate more than one mine during the course of development. Most, however, develop completely inside a single mine. In comparison to external folivores, leaf miners are relatively small insects, physically constrained by the thickness and area of leaves they occupy.

Within the insects, there are approximately 10,000 described species of leaf miners (Faeth 1991), but density estimates and demographic data are available for only 1% of these species (Auerbach *et al.* 1995). The habit is known from taxa in 51 families, but only in larvae of the holometabolous orders Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, and Lepidoptera (Connor & Taverner 1997). Lepidoptera include more leaf mining families and species than any other order (Hespenheide 1991) and leaf mining appears to be derived from other feeding habits, both external and internal forms of herbivory.

Several ecological hypotheses have been proposed to explain the adaptive significance of leaf mining habit (reviewed by Connor & Taverner 1997), such as escape from natural enemies (predators, parasites and pathogens), protection from the physical environment (desiccation, UV radiation, dislodgment by weather), and avoidance of plant defenses (selective feeding to maximize intake of most nutritious/least noxious tissues). Recent analyses of mortality for leaf miner species revealed that parasitoids and, in early life stages, plant quality can be the most important factors that influence leaf miner abundance and survivorship (Cornelissen & Stiling 2006, 2008).

3. Leaf-tents, leaf-rollers and leaf-tiers

Leaf-tents (“cut-and-fold”) are defined as constructions in which the insect larva cuts with its mandible a flap of a leaf and this flap is folded over and usually fastened to the main leaf with silken wires (Lind *et al.* 2001). Larva resides within the “tent” for a portion of the development and most of them feed upon the leaf portion under the peaked tent, ensuring therefore protection natural enemies and/or climatic unsuitable conditions. Some species construct and abandon tents as they grow, such as the skipper *Epargyreus clarus* (Lepidoptera, HesperIIDae), which are obligate-shelter builders and construct five shelters, of four different styles, during ontogeny (Lind *et al.* 2001, Weiss *et al.* 2004). For Lepidoptera, at least 24 families are reported to construct shelters from leaves and most engineering species can be found within the microlepidoptera (Lill & Marquis 2007).

Although leaf-tiers and leaf-rollers resemble each other, these two shelter-building insects can be distinguished by the way they web their leaves. Leaf-rollers encompasses insects such as caterpillars and beetles that roll entire or part of leaves

with silken threads and use these rolls as shelters. The larva of Lepidoptera, especially Tortricidae and Gelechiidae, can be easily found by unrolling the leaf or the partially folded leaf. Some species actually feed inside the rolls, whereas others use rolls as shelters against abiotic factors and natural enemies (Lill & Marquis 2007).

Leaf-tiers, on the other hand, bind two or more leaves together with strands of silk and usually feed and rest between them. The larva is usually found inside by separating tied leaves. In temperate plants, Tortricidae is the most common Lepidoptera family tying leaves in their hosts (Lill & Marquis 2007).

These groups of insects, although small in size, are very important components of the herbivore community in several systems. Both leaf-rollers and leaf-tiers are important defoliators of temperate plant species such as oaks (Lill & Marquis 2003), cottonwood (Martinsen *et al.* 2000) and birch (Kozlov *et al.* 2012), but few studies have been so far conducted to evaluate their impacts in tropical hosts (see Costa & Varanda 2002, Vieira & Romero 2013).

New roles for old structures

The fauna associated to old shelters is vast and usually formed by other herbivores, predators and parasites. Beauvisage (1833), cited in Mani (1964) and Fernandes *et al.* (1988) is probably the oldest record of secondary use of galls by other species, which he referred to as “*locatari*” when co-occurring with the developing larvae, and “*successori*” when inhabiting galls after insect emergence.

Plant galls are an important resource for many species other than the gall-formers, especially when the insect abandons galls, but the structure remains attached to the host plants. Fernandes *et al.* (1988) was one of the first studies to detect secondary use of insect shelters in Neotropical plant species. They evaluated the ant fauna

associated to galls induced by coleopterans on *Xylopia aromatica* (Annonaceae) in gallery forests along an island in southwestern Brazil. More than 40% of the galls sampled were occupied by ants of 11 different species, with *Azteca* sp. being the most frequent species. This study also showed how ants modified the internal structure of galls to accommodate colonies, with larger colonies at galls with greater diameter. Recently, Almeida *et al.* (2014) have also shown the role of galls as ecosystem engineers. The pre-formed cavities left by galls act as an important resource benefiting local ant colonies. Senescent galls in trees of *Eremanthus erythropappus* (Asteraceae) offer colonization sites for ants after gall development, being occupied by eight ant species, with *Crematogaster* being the most common genus found in the abandoned galls.

When leaf-miners complete their development, they leave the mine usually making an emergence whole through which the larva exits. The vacant leaf mine may then be used by other arthropods, as demonstrated by Kagata & Ohgushi (2004) for mines induced by *Phyllonorycter pastorella* (Gracillariidae) in *Salix* trees. They compared the use of abandoned mines by secondary users by sampling arthropods inside mines and on the surface of unmined leaves and found that arthropods were both more frequent and more abundant within mines than on leaves of three willow species. More than 55% of the vacant mines sampled were occupied by secondary users belonging to at least 6 orders (aphids, springtails, lace bugs, thrips, caterpillars and spiders), and springtail colonies were significantly larger inside mines than on leaf surface, indicating the importance of such structures to the population dynamics of certain species. This was the first report of secondary use of vacant leaf-mines, but no studies have been yet conducted for tropical species.

There is increasing evidence of the role of abandoned leaf-rolls and leaf-ties for community of arthropods on host plants, both co-occurring with the engineers and using structures after abandonment. Several works have been conducted with temperate plant species, especially oaks (Lill & Marquis 2003, 2007), cottonwoods (Martinsen *et al.* 2000) and willows (Nakamura & Ohgushi 2003), and these studies showed that the presence of both natural and artificial leaf rolls increased local diversity of arthropods, including other herbivores and predators. Kilca *et al.* (2013) evaluating the tropical host *Roupala montana* (Proteaceae) in which *Gonioterma* sp. caterpillars build leaf rolls have demonstrated that shelters do act as favorable micro-habitats for secondary users, with almost 80% of the shelters bearing arthropods of 43 different species, belonging to seven orders and 11 families.

Is shelter-building adaptive?

Understanding what influences herbivore abundance is a major challenge for insect ecologists. For insect herbivores, their occurrence and feeding is influenced by plant geographical range and local abundance (Doak 2000, Carson & Root 2000, Kéry *et al.* 2001), size and structural complexity (Strong *et al.* 1984, Tinney *et al.* 1998, Masumoto *et al.* 2000), nutritional quality (Cooke *et al.* 1984, Fischer & Konrad 2000, Denno *et al.* 2000), secondary chemistry (Bernays & Chapman 1994, Johnson *et al.* 1996, Lindroth *et al.* 2000) and phenology (Leather 2000, Jarzomski *et al.* 2000, Masters *et al.* 2001), and influence of competitors (Fisher *et al.* 2000) and higher trophic levels, such as predators and parasitoids (Hawkins *et al.* 1997). The effects of plant quality and natural enemies on the occurrence of herbivorous insects on plants have been extensively studied and many hypotheses have been proposed to explain both within

and between population-level variations of herbivory rates among and between different plant species.

Insects that build shelter on their host plants offer a great opportunity to evaluate the impacts of both bottom-up and top-down factors on their own population dynamics, as well as the effects of the shelters on community attributes and ecosystem functioning. These structures are supposed to provide several advantages to the developing larvae, including protection from natural enemies and a more favorable microhabitat, modulating therefore aspects of the abiotic environment such as wind, humidity, temperature and radiation (Lill & Marquis 2007). Because desiccation is a significant threat for many insects, the increased humidity, lowered temperature and lower incidence of UV radiation and wind exposure experienced by shelter insects has probably been a selective factor enhancing the independent evolution of the shelter building behavior in several insect groups (Lill & Marquis 2007).

Although much information has accumulated for insect-plant interactions over the past years, many questions remain unanswered such as the interactions of plant quality, abiotic factors and effects of the third trophic levels on herbivores and plants. Leaf-shelters and their occupants are easily manipulated (Lill & Marquis 2007), offering therefore great opportunities to evaluate bottom-up, top-down and abiotic effects on their survival, growth and community impact.

Refuge from physical stress and manipulation of plant quality

Many insects mitigate the impacts of adverse conditions by dispersing to better sites, by tolerating extreme conditions through adaptation or by constructing shelters (Danks 2002). Many insect shelters such as ties, rolls and mines combine adaptation, protection and feeding and we evaluate these properties separately in our review as

refuge from physical stress, manipulation of plant quality and protection from natural enemies with a quantitative approach with analyses of effect sizes.

Shelters are thought to provide its occupants with better environments than exposed leaves, especially through their effects on temperature, radiation, wind and humidity. The favorable microclimate created by shelters has been previously evaluated through both observational and manipulative experiments. Larsson *et al.* (1997), for example, observed that larvae of *Galerucella lineolla* feeding upon willow leaves experienced increased protection from desiccation and higher growth rates on artificial shelters formed by rolled leaves compared to shoots where no shelters were added. Other studies conducted with temperate plant species, especially oaks and cottonwood, have also demonstrated amelioration of abiotic environmental factors in sheltered insects (e.g., Henson 1958ab, Hunter & Wilmer 1989). For leaf tents constructed by the caterpillar *Ypomoneuta mahabella*, Alonso (1997) demonstrated that temperatures within tents were higher than outside tents, indicating that tents provided larvae with a warmer and more favorable microenvironment for development of ectotherm animals developing in cold climates.

Besides amelioration of abiotic factors, another suggested advantage of the shelters built by insects is related to access to food of enhanced quality. Many insects actively modify local environments to their own advantage instead of choosing more advantageous places amongst the existing ones (Danks 2002). Although some studies have demonstrated active manipulation of plant quality by shelter-building insects (e.g., Sandberg & Berenbaum 1989, Sagers 1992) others have shown that many caterpillars often choose leaves of lower nutritional quality indicating that choice of suboptimal leaves for shelter construction is offset by other advantages provided by the foliage (Lill & Marquis 2007). Costa & Varanda (2002), for example, showed that leaf

ties built by the caterpillar *Stenoma scitiorella* using leaves of *Xylopia aromatica* did not affect the concentration of chemical defenses or the feeding preference of these insects. Many more studies regarding chemical aspects of sheltered tissues are necessary before a clear pattern of the benefits of manipulation of plant quality by shelter-builders might be achieved.

The nutritional benefits of the gal-making habit have been previously reviewed in several systems, and in general, gall-forming insects actively manipulate plant tissue, improving local microenvironments and supplying resources to the growing larva. Marini-Filho & Fernandes (2012), for example, studying the tropical plant *Diplusodon orbicularis* (Lythraceae) have shown that the nutrients P, Ca and Mg were more concentrated in galled than in non-galled tissues and *Rhopalomyia* galls also reduced the toxic effects of aluminum on their tissues.

Top-down effects

Frequently, population dynamic studies of insect herbivores indicate natural enemies as important regulating factors (Mendonça 2002). Birds, ants and spiders are common natural enemies of immature insects such as caterpillars, and one strategy adopted by external-feeding caterpillars as a defense against these enemies is the construction of shelters. In the cerrado vegetation of Brazil, Diniz *et al.* (2012) have shown that sheltered caterpillars were more abundant during the dry season – when shelters are supposed to provide an efficient strategy against desiccation – but were also more abundant in plants bearing extra-floral nectaries (EFNs), which are known to attract ants. The highest proportion of sheltered caterpillars compared to exposed caterpillars in plants with EFNs indicate that predation by ants might be a force selecting for shelter construction in some Lepidoptera families. Loeffler (1996), for

example, also showed that leaf-folding caterpillars of *Dichomeris* spp. feeding upon goldenrods were less preyed upon by ants and three species of spiders that could not penetrate into their refuges, but were able to kill caterpillars outside their shelters

Protecting coverings might have measurable effects on the predation rates of some shelter-built insects (Danks 2002), especially when predators are visually oriented and bypass insects that are hidden inside shelters. Although avoidance of detection by predators is one of the most frequently discussed factors for the benefits of the concealed feeding behavior, predators and parasitoids might also use shelters as a “cue” for insect location, actively foraging in leaf-rolls and other shelters. For leaf-miners and gall-formers, for example, Connor & Taverner (1997) have demonstrated that the incidence of reports of parasitism and predations rates are similar or greater than those of external feedings, suggesting that the broad concept that concealed feeding is an adaptive strategy against natural enemies should be interpreted with caution.

What are the impacts of shelter-building on arthropod communities?

The impacts of ecosystem engineers in community diversity and stability have been previously evaluated for vertebrates such as beavers (e.g. Wright *et al.* 2002, Burchsted *et al.* 2010), invertebrates such as ants (e.g, Sanders & van Veen 2011, Meyer *et al.* 2013) and termites (e.g, Jouquet *et al.* 2006, Fox-Dobbs *et al.* 2010) as well as for terrestrial plants (e.g., ground cover in Wan *et al.* 2014, sub-alpine Andean plants in Badano *et al.* 2007). Although we recognize the ultimate importance of the physical structures created by ants and termites in community and ecosystem processes, our review focus on the roles of much more subtle and ephemeral shelter-built structures created by insects on biodiversity patterns such as species richness, composition, diversity and functional roles.

Both observational and experimental approaches have been undertaken to evaluate the impacts of shelter-building insects on local community assembly, by examining the community of arthropods associated to shelters and associated to leaves that were not engineered (e.g., Crawford *et al.* 2007, Vieira & Romero 2013) or by adding artificial shelters to host plants by tying leaves with hair clips (e.g., Lill & Marquis 2003, 2004) or by adding roles with different diameters, with and without the engineering caterpillar (e.g., Wang *et al.* 2012).

To examine the effects of shelters built by insects on local diversity, we conducted an effect size analysis using Hedge's d as a metric to measure the impacts of shelters on arthropod richness and abundance. Twelve studies (Table 1) have evaluated aspects of arthropod community comparing the number of species and/or number of individuals in plants with and without shelters or within shelters vs. expanded leaves. Only studies that reported means, sample size and any measurement of variance (standard error, standard deviation or confidence intervals) were included in this analysis and these 12 studies generated 47 independent comparisons. Response mean values (X_{control} and $X_{\text{experimental}}$), standard deviations (S_{control} and $S_{\text{experimental}}$) and sample size (N_{control} and $N_{\text{experimental}}$) were gathered from the text, figures and/or tables from each study included in this review. When data were available in figures, these were digitized and data extracted using UTHSCA Image Tool® (University of Texas) after calibrating each picture using the y-axis as reference. Measurements of variance were all converted to standard deviations using MetaWin Statistical Calculator (Rosemberg *et al.* 2000). To the purpose of these analyses, the control group was considered data collected without the shelters or in expanded leaves and experimental group included data collected within shelters, either natural or artificial. Studies investigated effects of

shelters on 1) arthropod, 2) herbivore and 3) predator richness and abundance, and these effects were analyzed separately.

We used the standardized mean difference between engineered (experimental) and non-engineered (control) leaves to interpret and summarize the effects of shelters on local community organization. For each study, the magnitude of the effect of shelter (d_i) was calculated as

$$d_i = \frac{\bar{X}_E - \bar{X}_C}{SD} J$$

where \bar{X}_E is the mean response of the experimental group, \bar{X}_C is the mean response of the control group, SD is the pooled standard deviation and J is a correction term to remove small sample size bias (Rosemberg et al. 2000). Separate sets of analyses were conducted for each of the three effects here reviewed and the overall effect size (d_{++} or Hedge's d) was calculated as

$$d_{++} = \frac{\sum_{i=1}^n w_i d_i}{\sum_{i=1}^n w_i}$$

where d_i is the effect size calculated for the i_{th} study and w_i is the reciprocal of the sampling variance of the i_{th} study. Positive effect sizes indicate an increase in the parameter under investigation for shelter (engineered) compared to control and negative effect sizes indicate the parameter under study is greater for control compared to

engineered. As a convention, d_{++} values around 0.2 are considered weak effects, values around 0.5 are considered of moderate magnitude, values around 0.8 are considered strong and effect values larger than 1.0 are considered very strong. The effect sizes were considered significant if the confidence intervals did not overlap with zero. All analyses were conducted using MetaWin 2.1.3.4. (Rosemberg *et al.* 2000).

Shelters increased both richness and abundance in local communities, with different magnitudes depending upon the guild and effect under analyses (Figure 2). Our results indicated that shelter-building by insects increased arthropod richness by 128% ($d_{++}=1.283$, CI=0.99 to 1.57) and increased arthropod abundance by almost 135% ($d_{++}=1.348$, CI=1.02 to 1.66), indicating very strong effects of shelters on the composition local communities. When arthropods were separated into guilds, shelters had also positive and strong effects on herbivore richness ($d_{++}=0.83$, CI=0.44 to 1.22), but weak effects on herbivore abundance ($d_{++}=0.201$, CI=0.06 to 0.34). Predators were also affected by the presence of shelters in the host plants evaluated, increasing richness by 165% in comparison to plants without shelters or communities outside the engineered structures ($d_{++}=1.653$, CI= 0.65 to 2.65) and increasing abundance by almost 120% ($d_{++}=1.18$, CI=0.96 to 1.38) in experimental compared to control groups.

Our results have shown variable, but in general very strong effects of shelters on the local communities of arthropods - either herbivores or predators – on their host plants. All effects analyzed were positive, indicating increased richness and abundance in engineered plants or leaves, reinforcing the importance of these structures for the organization of diverse terrestrial communities. From the 12 studies included in our review, 50% evaluated the roles of leaf-rollers as shelters for secondary colonization by arthropods and studies that evaluated the roles of galls or leaf-miners, for example,

as ecosystem engineers were underrepresented in our analyses (8% of the studies reviewed), indicating the paucity of studies with these other engineered structures.

Conclusions and future directions

Ecosystem engineering and the construction of shelters are common among invertebrates such as insects belonging to several different families. These shelters have the potential to affect several insect life history parameters through their effects in both bottom-up and top-down factors. Studies accumulated so far have shown that shelters protect the developing larvae of several species against abiotic extremes while offering protection against the effects of natural enemies such as predators and parasitoids. Also, a few studies have demonstrated that shelter construction might be an evolutionary strategy selected to increase plant nutritional quality for larvae feeding (e.g., Sagers 1992, Johnson *et al.* 2002 but see Costa & Varanda 2002), although very few studies have experimentally tested this proposition for insects other than gall-formers (see Diamond *et al.* 2008, Marini-Filho & Fernandes 2012).

Our quantitative review has shown that shelters have a strong and positive impact on the organization of local arthropod communities and shelters exhibited a more speciose and abundant fauna than unsheltered tissues. These findings reinforce the potential impacts of these subtle structures on patterns of community organization, diversity, functionality and stability through their effects on both herbivores and natural enemies. Most of the studies so far have been conducted in temperate, long-lived host plants and leaf-rollers have been the main focus of these studies. We believe that the same patterns of increased richness and abundance in sheltered structures apply to tropical plants bearing shelters, but only three experimental manipulative studies have been conducted in tropical areas, impairing generalizations at this moment.

It is clear now that many insects alter host plant phenotypes by constructing structures in a way to improve the quality of their hosts as a resource for feeding, resting and surviving and the construction of shelters such as rolls, ties, tents, galls and mines exemplifies the endless and sophisticated interactions between insects and plants.

Acknowledgments

The authors would like to thank CNPq, FAPEMIG, UFU, UFSJ and ECMVS for financial and logistic support. This manuscript is part of the fulfillments for the Master's degree in Ecology of F. Cintra. Scientific Ink© made the illustrations of the shelter insects depicted in Figure 1.

References

- Almeida MFB, Santos LR, Carneiro MAA (2014) Senescent stem-galls in trees of *Eremanthus erythropappus* as a resource for arboreal ants. *Revista Brasileira de Entomologia* 58(3): 265-272.
- Alonso C (1997) Choosing a place to grow. Importance of within-plant abiotic microenvironment for *Yponomeuta mahalabella*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 83: 171-180.
- Auerbach MJ, Connor EF, Mopper S (1995) Minor miners and major miners: population dynamics of leaf-mining insects, p. 83-110. In Cappuccino N, Price PW (eds) *Population dynamics – new approaches and synthesis*. New York: Academic Press, 429p.

- Badano EI, Villarroel E, Bustamante RO, Marquet PA, Cavieres LA (2007) Ecosystem engineering facilitates invasion by exotic plants in high-Andean ecosystems. *Journal of Ecology* 95: 682-688.
- Bernays EA, Chapman RF (1994) Host-plant selection by phytophagous insects. New York, Chapman & Hall, Inc, 312p.
- Burchsted D, Daniels M, Thorson R, Vokoun J (2010) The river discontinuum: applying beaver modifications to baseline conditions for restoration of forested headwaters. *Bioscience* 60: 908-922.
- Carneiro MAA, Branco CSA, Braga CED, Almada ED, Costa MBM, Maia VC, Fernandes GW (2009) Are gall midge species (Diptera, Cecidomyiidae) host-plant specialists? *Rev Bras Entomol* 53:365–378
- Carson WP, Root RB (2000) Herbivory and plant species coexistence: community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs* 70: 73-99.
- Connor EF, Taverner MP (1997) The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit. *Oikos* 79: 6–25.
- Cooke FP, Brown JP, Mole S (1984) Herbivory, foliar enzyme inhibitors, nitrogen and leaf structure of young and mature leaves in a tropical forest. *Biotropica* 16: 257-263.
- Cornelissen TG, Stiling P (2006) Does low nutritional quality act as a plant defense? An experimental test of the slow-growth, high-mortality hypothesis. *Ecological Entomology* 31: 32-40.
- Cornelissen TG, Stiling P (2008) Clumped distribution of leaf miners between and within plants. *Basic and Applied Ecology* 9: 67-77.

- Costa AA, Varanda EM (2002) Building of leaf shelters by *Stenoma scitiorella* Walker (Lepidoptera: Elachistidae): manipulation of host plant quality? Neotropical Entomology 31: 537-540.
- Crawford KM, Cruisinger GM, Sanders NJ (2007) Host-plant genotypic diversity mediates the distribution of an ecosystem engineer. Ecology 88(8): 2114-2120.
- Danks HV (2002) Modification of adverse conditions by insects. Oikos 99: 10-24.
- Denno RF, McClure MS, Ott JR (1995) Interspecific interactions in phytophagous insects – competition reexamined and resurrected. Annual Review of Entomology 40, 297–331.
- Denno RF, Peterson MA, Gratton C, Cheng JA, Langellotto GA, Huberty AF & Finke DL (2000) Feeding-induced changes in plant quality mediate interspecific competition between sap-feeding herbivores. Ecology 81: 1814–1827.
- Diamond S, Blair CP, Abrahamson WG (2008) Testing the nutrition hypothesis for the adaptive nature of insect galls: does a non-adapted herbivore perform better in galls? Ecological Entomology 33: 385-393.
- Diniz IR, Hay JD, Rico-Gray V, Greeney HF, Morais HC (2012) Shelter-building caterpillars in the cerrado: seasonal variation in relative abundance, parasitism, and the influence of extra-floral nectaries. Arthropod-Plant Interactions 6: 583-589.
- Doak P (2000) Habitat patchiness and the distribution, abundance and population dynamics of an insect herbivore. Ecology 81: 1842-1857.
- Espírito-Santo MM, Fernandes GW (2007) How many species of gall-inducing insects are there on earth, and where are there? Annals of the Entomological Society of America 100: 95-99.

- Faeth SH (1991) Effect of oak leaf size on abundance, dispersion, and survival of the leafminer *Cameraria* sp. (Lepidoptera: Gracillariidae). *Environmental Entomology* 20: 196-204.
- Fernandes GW, Boecklen WJ, Martins RP, Castro AG (1988) Ants associated with a coleopterous leaf-bud gall on *Xylopia aromatica* (Annonaceae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 91: 81-87.
- Fernandes GW, Coelho M, Santos JC (2014) Neotropical Insect galls: status of knowledge and perspectives. In: GW Fernandes and JC Santos (eds) *Neotropical Insect Galls*, Springer.
- Fischer K, Konrad F (2000) Response of the copper butterfly *Lycaena tityrus* to increased leaf nitrogen in natural food plants: evidence against the nitrogen limitation hypothesis. *Oecologia* 124: 235-241.
- Fisher AEI, Hartley SE, Young M (2000) Direct and indirect competitive effects of foliage feeding guilds on the performance of the birch leaf-miner *Eriocrania*. *Journal of Animal Ecology* 69: 165–176.
- Fox-Dobbs K, Doak DF, Brody AK, Palmer TM (2010) Termites create spatial structure and govern ecosystem function by affecting N₂ fixation in an East African savanna. *Ecology*, 91, 1296–1307.
- Fukui A (2001) Indirect interactions mediated by leaf shelter in animal-plant communities. *Population Ecology* 43: 31-40.
- Haiden SA, Hoffmann JA, Cramer MD (2012) Benefits of photosynthesis for insects in galls. *Oecologia* 170: 987-997.
- Hastings A, Byers JE, Crooks JA, Cuddington K, Jones CG, Lambrinos JG, Talley TS, Wilson WG (2007) Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters* 10:153–164.

- Hawkins BA, Cornell HV, Hochberg ME (1997) Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology* 78: 2145-2152.
- Henson WR (1958a) Some ecological implications of the leaf-rolling habit in *Compsolechia niveopulvella*. *Canadian Journal of Zoology* 36: 809-818.
- Henson WR (1958b) The effects of radiation on the habitat temperatures of some poplar-inhabiting insects. *Canadian Journal of Zoology* 36: 463-478.
- Hering EM (1951). *Biology of the leaf miners*. Berlin, Springer, 420p.
- Hespenheide HA (1991) Bionomics of leaf-mining insects. *Annual Review of Entomology* 36: 535-560.
- Hunter MD, Wilmer PG (1989) The potential for interspecific competition between two abundant defoliators on oak: leaf damage and habitat quality. *Ecological Entomology* 14: 267-277.
- Jarzomski CM, Stamp NE, Bowers MD (2000) Effects of plant phenology, nutrients and herbivory on growth and defensive chemistry of plantain, *Plantago lanceolata*. *Oikos* 88: 371-379.
- Johnson KS, Scriber JM, Nair M (1996) Phenylpropanoid phenolics in Sweetbay *Magnolia* as chemical determinants of host use in saturniid silkmoths (*Callosamia*). *Journal of Chemical Ecology* 22: 1955-1967.
- Johnson SN, Mayhew PJ, Douglas AE & Hartley SE (2002) Insects as leaf engineers: can leaf-miners alter leaf structure for birch aphids? *Functional Ecology* 16: 575–584.
- Jones CG & Gutiérrez JL (2007) On the purpose, meaning, and usage of the physical ecosystem engineering concept, p 3-24. In Cuddington K, Byers JE, Hastings A. and Wilson WG (eds.). *Ecosystem Engineers: Plants to Protists*. New York, Academic Press, Elsevier, 405p.

- Jouquet P, Dauber J, Lagerlof J, Lavelle P, Lepage M (2006) Soil invertebrates as ecosystem engineers: intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology* 32: 153-164.
- Kagata H, Ohgushi T (2004) Leaf miner as a physical ecosystem engineer: secondary use of vacant leaf-mines by other arthropods. *Annals of the Entomological Society of America*. 97: 923-7.
- Kaplan I, Denno RF (2007) Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters*, 10: 977-994.
- Kéry M, Matthies D, Fischer M (2001) The effect of plant population size on the interactions between the rare plant *Gentiana cruciata* and its specialized herbivore *Maculinea rebeli*. *Journal of Ecology* 89 (3): 418–427.
- Kilca RV, Tizo-Pedroso E, Zanini RR (2013) Diversidade de artrópodes nos abrigos foliares produzidos por *Gonioterma* sp. (Lepidoptera) em ramos de *Roupala montana* Aubl. (Proteaceae) no cerrado do Brasil central. *Rev. Biol. Neotrop.* 10 (2): 25-32.
- Kozlov MV, Lanta V, Zverev VE, Zvereva EL (2012) Delayed local responses of downy birch to damage by leafminers and leafrollers. *Oikos* 121: 428–434.
- Larsson S, Häggström HE, Denno RF (1997) Preference for protected feeding site by larvae of the willow-feeding leaf beetle *Galerucella lineola*. *Ecological Entomology* 22: 445–452.
- Lawton JH (1982) Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28: 23-39.
- Leather SR (2000) Herbivory, phenology, morphology and the expression of sex in trees: who is the driver's seat? *Oikos* 90: 194-196.

- Lill JT, Marquis RJ (2003) Ecosystem engineering by caterpillars increases insect herbivore diversity on white oak. *Journal of the Lepidopterists' Society* 84: 682-690.
- Lill JT, Marquis RJ (2004) Leaf ties colonization sites for forest arthropods: an experimental study. *Ecological Entomology* 29: 300-308.
- Lill JT, Marquis RJ (2007.) Microhabitat manipulation: ecosystem engineering by shelter-building insects, p 107-138. In Cuddington K, Byers JE, Hastings A. and Wilson WG (eds.). *Ecosystem Engineers: Plants to Protists*. New York, Academic Press, Elsevier, 405p.
- Lind EM, Jones MT, Long J, Weiss M (2001) Ontogenetic changes in leaf shelter construction by larvae of *Epargyreus clarus* (Hesperiidae), the silver-spotted skipper. *Journal of the Lepidopterist's Society* 54: 77-82.
- Lindroth RL, Hofman RW, Campbell BD, McNabb WC, Hunt DY (2000) Population differences in *Trifolium repens* L. response to ultra-violet radiation: foliar chemistry and consequences for two Lepidopteran herbivores. *Oecologia* 122: 20-28.
- Loeffler CC (1996) Caterpillar leaf folding as a defense against predation and dislodgment. *Journal of Lepidopterists' Society* 50: 245-260.
- Maia, VC (2012) Coleopterous galls from the Neotropical region. *Papéis Avulsos de Zoologia*. 52(15), 175-184.
- Mani MS (1964) *Ecology of plant galls*. The Netherlands, Junk, The Hague, 434p.
- Marini-filho OJ, Fernandes GW (2012) Stem galls drain nutrients and decrease shoot performance in *Diplusodon orbicularis* (Lithraceae). *Arthropod-Plant Interactions* 6: 121-128.

- Martinsen GD, Floate KD, Waltz AM, Wimp GM, Whitham TG (2000) Positive interactions between leafrollers and other arthropods enhance biodiversity on hybrid cottonwoods. *Oecologia (Berl)* 123:82–89.
- Masters GJ, Jones TH, Rogers M (2001) Host-plant mediated effects of root herbivory on insect seed predators and their parasitoids. *Oecologia* 127: 246-250.
- Masumoto T, Sunahara T, Suzuki N (2000) Effects of non-host and host-plants on insect herbivory covarying with plant size in the cruciferous plant *Turritis glabra*. *Population Ecology* 42: 145-152.
- Mendonça M (2002) Natural enemies of the gall-maker *Eugeniamyia dispar* (Diptera: Cecidomyiidae): predatory ants and parasitoids. *Brazilian Journal of Biology* 62: 269-275.
- Meyer ST, Neubauer M, Sayer EJ, Leal I, Tabarelli M, Wirth R (2013) Leaf-cutting ants as ecosystem engineers: topsoil and litter perturbations around *Atta cephalotes* nests reduce nutrient availability. *Ecological Entomology* 38: 497-504.
- Nakamura M, Ohgushi T (2003) Positive e negative effects of leaf shelters on herbivorous insects: linking multiple herbivores on a willow. *Oecologia* 136: 445-449.
- Price PW, Fernandes GW, Waring GL (1987) Adaptive nature of insect galls. *Environ Entomol.* 1987; 16: 15-24.
- Radville L, Gonda-King L, Gomez S, Kaplan I, Preisner EL (2014) Are exotic herbivores better competitors? A meta-analysis. *Ecology* 95: 30-36.
- Raman A, Schaefer CW, Winters TM. (2005) *Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods*. Enfield, Science Publishers Inc.

- Rosenberg MS, Adams DC & Gurevitch J (2000) MetaWin: statistical software for meta-analysis ver. 2.1.3.4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Rohfritsch O. (2010) Genesis and development of dipteroecidia. *Atti Accad Naz It Entomol.* 58: 55-66.
- Sagers CL (1992) Manipulation of host plant quality: herbivores keep leaves in the dark. *Funct Ecol* 6:741–743.
- Sandberg SL, Berenbaum MR (1989) Leaf tying by tortricid caterpillars as an adaptation for feeding on phototoxic *Hypericum perforatum*. *J Chem Ecol* 15:875–885.
- Sanders D, van Veen FJF (2011) Ecosystem engineering and predation: the multi-trophic impact of two ant species. *J. Anim. Ecol.* 80: 569-576.
- Sanver D, Hawkins BA (2000) Galls as habitats: the inquiline communities of insect galls. *Basic Appl. Ecol.* 1: 3–11
- Shorthouse JD, Wool D, Raman A (2005) Gall-inducing insects - nature's most sophisticated herbivores. *Basic Appl Ecol.* 6: 407-411.
- Stachowicz JJ (2001) Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51:235–246.
- Stone GN, Schonrögge K (2003) The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 512-522.
- Strong DR, Lawton JH, Southwood R (1984) *Insects on plants: community patterns and mechanisms.* Blackwell, Oxford.
- Tinney GW, Hatcher PE, Ayres PG, Paul ND, Whittaker JB (1998) Inter- and intra-species difference in plants as hosts to *Tyria jacobaea*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 88: 137-145.

- Vieira C, Romero GQ (2013) Ecosystem engineers on plants: indirect facilitation of arthropod communities by leaf-rollers at different scales. *Ecology* 94 (7): 1510–1518.
- Wan N-F, Ji X-Y, Jiang J-X (2014) Testing the Enemies Hypothesis in Peach Orchards in Two Different Geographic Areas in Eastern China: The Role of Ground Cover Vegetation. *PLoS ONE* 9(6): e99850. doi:10.1371/journal.pone.0099850
- Wang HG, Marquis RJ & Baer CS (2012) Both host plant and ecosystem engineer identity influence leaf-tie impacts on the arthropod community of *Quercus*. *Ecology* 93(10): 2186–2197.
- Weiss M, Lind EM, Jones MT, Long JD, Mauplin JL (2004) Uniformity of leaf shelter construction by larvae of *Epargyreus clarus* (Hesperiidae), the silver-spotted skipper. *Journal of Insect Behavior* 16: 465-480.
- Wright JP, Jones CG, Flecker AS (2002) An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia* 132: 96–101.

Table 1. Studied systems that have addressed the role of shelter built by insects used to evaluate the effects of shelters in patterns of local diversity.

Observational studies were those that evaluated arthropod richness and/or abundance on natural shelters vs. outside shelters, whereas experimental studies were those that manipulated host plants by adding artificial shelters.

Author	Host Plant (Family)	Insect (Family, Order)	Shelter structure	Region	Approach
Calderon-Cortes <i>et al.</i> (2011)	<i>Spondias purpurea</i> (Anacardiaceae)	<i>Oncideres albomarginata chamela</i> (Cerambycidae, Coleoptera)	Stem-borer	Tropical	Experimental
Crawford <i>et al.</i> (2007)	<i>Solidago altissima</i> (Asteraceae)	<i>Rhopalomyia solidaginis</i> (Cecidomyiidae, Diptera)	Gall-former	Temperate	Observational
Fournier <i>et al.</i> (2003)	<i>Carica papaya</i> (Caricaceae)	<i>Calacarus flagelliseta</i> (Acari)	Leaf-roller	Temperate	Observational
Kagata & Ohgushi (2004)	<i>Salix</i> spp. (Salicaceae)	<i>Phyllonorictor pastorella</i> (Gracillariidae, Lepidoptera)	Leaf mines	Temperate	Observational
Lill & Marquis (2003)	<i>Quercus alba</i> (Fabaceae)	<i>Pseudotelphusa</i> sp. (Gelechiidae, Lepidoptera)	Leaf-tier	Temperate	Experimental
Lill & Marquis (2004)	<i>Quercus alba</i> (Fabaceae)	<i>Psilocorsis</i> spp. (Oecophoridae, Lepidoptera)	Leaf-tier	Temperate	Experimental
Lima <i>et al.</i> (2013)	<i>Croton floribundus</i> (Euphorbiaceae)	<i>Anae</i> spp. (Nymphalidae, Lepidoptera)	Leaf-roller	Tropical	Experimental

Table 1 – continued

Author	Host Plant (Family)	Insect (Family, Order)	Shelter structure	Region	Approach
Martinsen <i>et al.</i> (2000)	<i>Populus angustifolia</i> (Salicaceae)	<i>Anacamptis niveopulvella</i> (Gelechiidae, Lepidoptera)	Leaf-roller	Temperate	Experimental
Nakamura & Ohgushi (2003)	<i>Salix miyabeana</i> (Salicaceae)	Several species	Leaf-roller and leaf-tier	Temperate	Observational
Vieira & Romero (2013)	<i>Croton floribundus</i> (Euphorbiaceae)	<i>Anae</i> spp. (Nymphalidae, Lepidoptera)	Leaf-roller	Tropical	Experimental
Wang <i>et al.</i> (2012)	<i>Quercus</i> spp. (Fabaceae)	Several species	Leaf-tier	Temperate	Experimental
Yoneya <i>et al.</i> (2014)	<i>Salix eriocarpa</i> (Salicaceae)	Several species	Leaf-roller	Temperate	Observational

Figure Legends

Figure 1. Schematic representation of shelter-building by insects. a) Leaf-tier showing tight glued leaves joined by caterpillars with silk, b) Leaf-tier showing loose leaves and open camera where caterpillar develops, c) Leaf-tent showing tent (triangle) closed over caterpillar body, d) Leaf-tent showing caterpillar exposed, e) Leaf-roller showing developing caterpillar inside, f) Leaf-roller showing cylinder formed by rolling leaf portion and sewing roll with silk thread, g) Leaf-mine showing exposed epidermis and developing larvae and h) Stem-gall showing open camera for insect development and further colonization by secondary users.

Figure 2. Effects of shelters on local patterns of biodiversity from 12 studies that evaluated arthropod, herbivore and predator richness and abundance inside and outside shelters, or in plants with and without natural and artificial shelters. The cumulative effect size is reported for each effect measured with its 95% confidence intervals and effects are significant if confidence intervals do not overlap with zero.

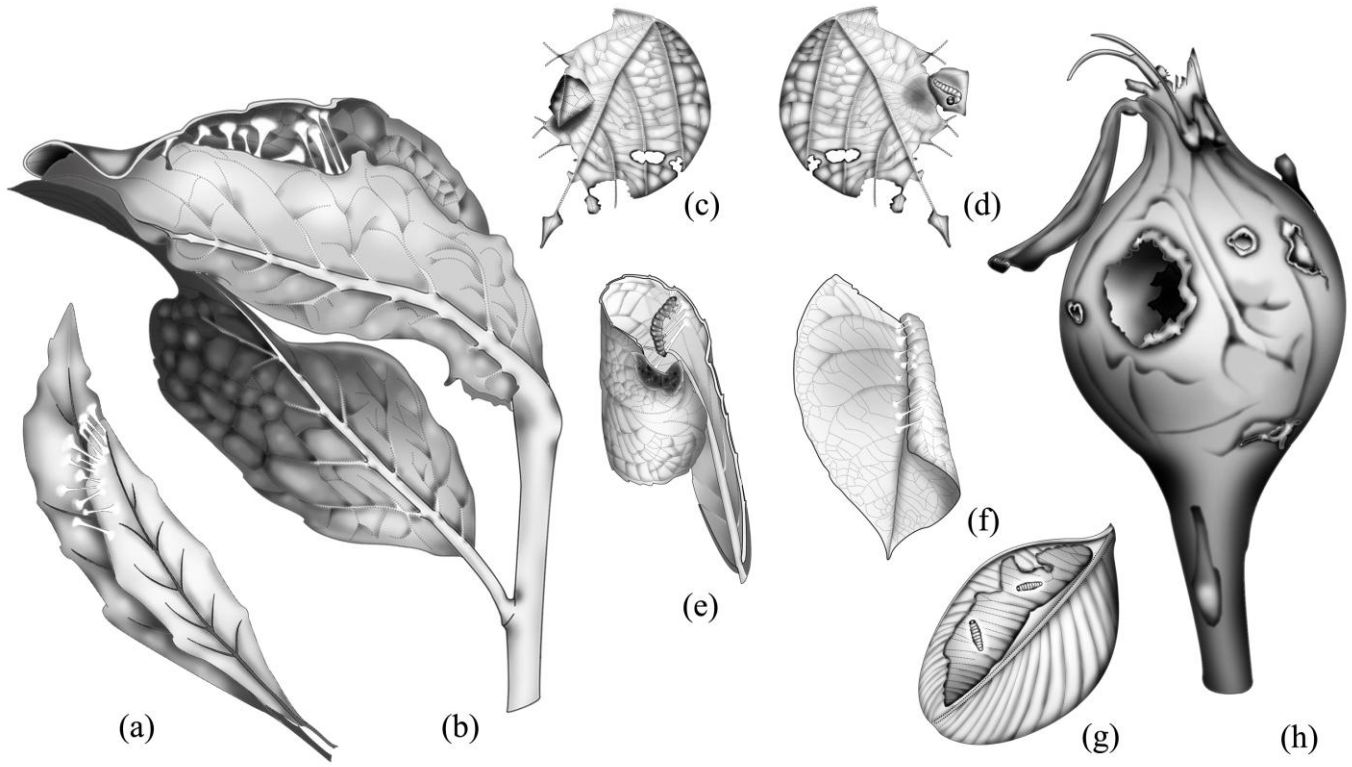


Fig 1.

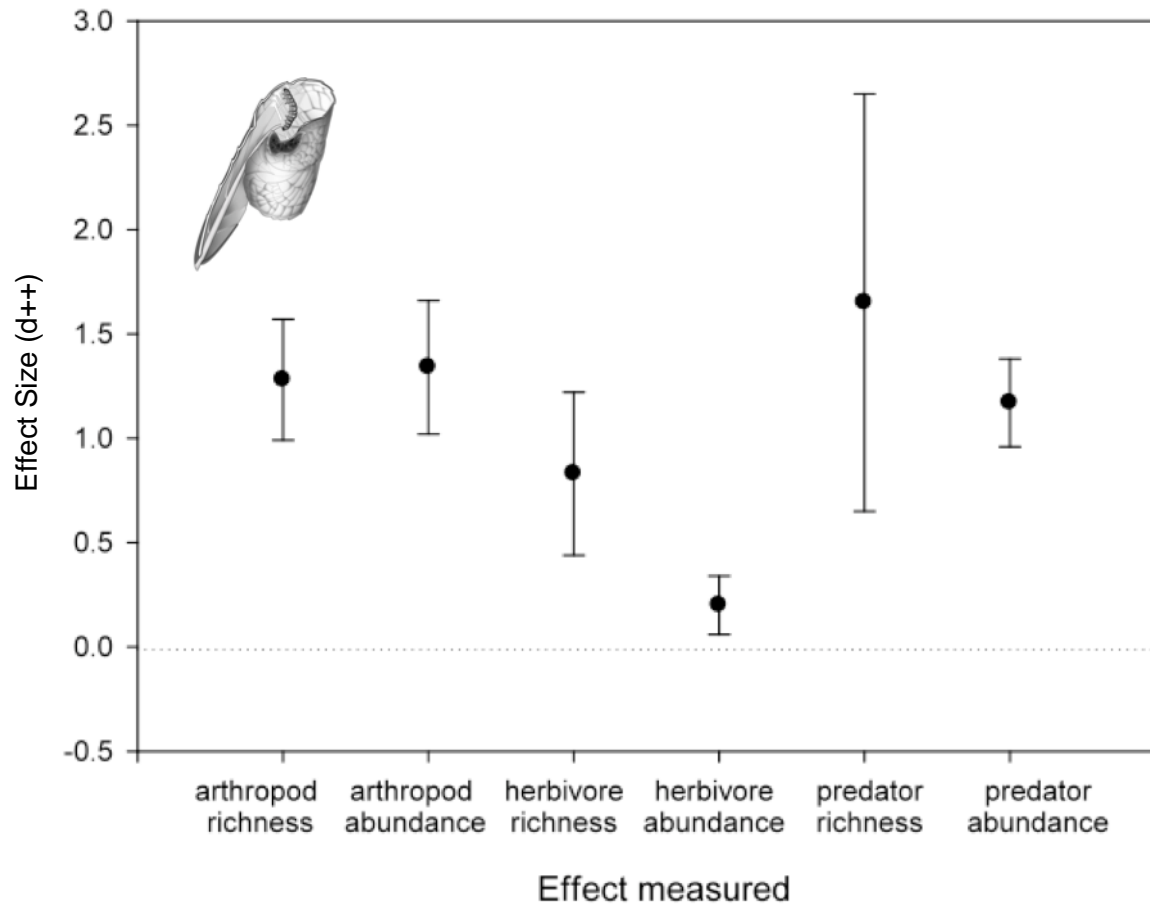


Fig 2.

**Capítulo 2: Lepidópteros construtores de abrigos foliares como
engenheiros de ecossistemas: uma abordagem experimental**

Resumo

Engenheiros de ecossistemas são organismos que direta ou indiretamente determinam a disponibilidade de recursos para outros organismos, através de mudanças físicas em fatores bióticos e abióticos. Por suas atividades, engenheiros de ecossistemas modificam, mantêm, ou criam novos habitats. Este estudo teve como objetivo avaliar o papel de *Pandemis* sp. (Lepidóptera, Tortricidae) - uma lagarta construtora de abrigos foliares em plantas de *Trigonía rotundifolia* (Trigoniaceae) - na comunidade de artrópodes. Nossos objetivos foram verificar se (i) a presença dos abrigos foliares aumenta a frequência de ocorrência, a riqueza e a diversidade de artrópodes nas plantas, (ii) se o tipo de abrigo - natural ou artificial - interfere na colonização de artrópodes, e se (iii) plantas com abrigos foliares presentes apresentam menor taxa de herbivoria foliar. No primeiro experimento realizamos o levantamento de artrópodes em dois grupos de plantas: 1) controle (abrigos ausentes) e 2) plantas com dois abrigos foliares artificiais adicionados. Cada grupo amostral foi avaliado em três censos quinzenais. Neste experimento encontramos maior abundância e riqueza de artrópodes em plantas com abrigos foliares artificiais. No segundo experimento realizamos o levantamento de artrópodes em plantas de grupos 1) controle, 2) plantas com um abrigo artificial e 3) plantas com um abrigo natural. Plantas em cada grupo amostral foram avaliadas em três censos quinzenais. Neste experimento, observou-se que apenas a riqueza de artrópodes diferiu entre os três tratamentos. Para avaliar se a taxa de herbivoria em *Trigonía* varia de acordo com a quantidade de abrigos foliares presentes por planta, calculamos a porcentagem média de área foliar removida. Plantas com dois cilindros apresentaram maior taxa de remoção foliar quando comparadas as plantas que não possuíam abrigos. Realizou-se também análises de similaridade para comparar a composição de artrópodes e guildas de herbívoros nos AFs e fora dos AFs. Observou-se que, nos dois experimentos, não houve diferença significativa na composição específica de artrópodes em plantas com AFs e sem AFs. Nossos resultados demonstraram que a comunidade de artrópodes em plantas pode ser indiretamente afetada por lagartas construtoras de abrigos foliares, revelando seu papel como engenheiras de ecossistemas em área de cerrado no Brasil.

Palavras-chave: Abrigos foliares; construtores de abrigos; abrigos artificiais; engenheiros de ecossistemas; facilitação indireta.

Abstract

Ecosystem engineers are organisms that directly or indirectly control resource availability to other organisms, by physical changes in biotic and abiotic factors. By their activities, ecosystem engineers modify, maintain, or create new habitats. The objective of this experimental study to evaluate the role of *Pandemis* spp. (Lepidoptera, Tortricidae) -a leaf-rolling caterpillar in plant *Trigonia rotundifolia* (Trigoniaceae) - on arthropod community. Our objectives were to determine whether (i) the presence of leaf shelters increases the frequency of occurrence, the richness and diversity of arthropods in plants, (ii) the type of shelter - natural or artificial - interfere with the colonization of arthropods, and (iii) plants with leaf present shelters have a lower rate of leaf herbivory. In the first experiment we conducted a survey of arthropods in two plant groups: 1) control (absent shelters) and 2) plants with two artificial leaf shelters added. Each sample group was evaluated in three fortnightly censuses. In this experiment found higher abundance and richness of arthropods in plants with artificial leaf shelters. In the second experiment carried out the survey of arthropods in plant groups 1) control, 2) plants with an artificial shelter and 3) plants with a natural shelter. Plants in each sample group were evaluated in three fortnightly censuses. In this experiment, it was observed that only the richness of arthropods differ among treatments. In order to evaluate whether the herbivore rate on *Trigonia* varies according to the number of leaf shelter per plant was calculate the average percentage of leaf area removed. Plants with two cylinders shown a larger leaf removal rate compared plants that did not have shelters. It was also conducted to compare the similarity analysis of the composition guild arthropods and herbivores in plants with and without leaf shelters. It was observed that in both experiments, there was no significant difference in the species composition of arthropods in plants with and without shelters. Our results demonstrated that the arthropod community in plants can be indirectly affected by leaf-rolling caterpillar, revealing their role as ecosystem engineers in Brazilian Cerrado.

Key words: leaf shelters; shelter maker; artificial shelter; ecosystem engineers; indirect facilitation.

Introdução

Uma espécie considerada engenheira de ecossistemas tem a capacidade de causar modificações estruturais no ambiente (Jones *et al.* 1994, 1997, Wright *et al.* 2006), e pode controlar direta ou indiretamente a disponibilidade de recursos para outros indivíduos por meio de transformações físicas nos componentes abióticos ou bióticos (Jones *et al.* 1997, Wright *et al.* 2002). Os engenheiros de ecossistemas podem ser classificados em autogênicos, quando são organismos que transformam o ambiente por processos endógenos (e. g., árvores, recifes de coral, biofilmes bacterianos), ou em alogênicos quando alteram o ambiente físico, porém não fazem parte da matéria transformada (e.g., castores) (Jones *et al.* 1994, 1997, 2010). As mudanças estruturais causadas por engenheiros no ambiente podem envolver acúmulo (e.g., galhos de árvores revolvidos por castores formando represas) remoção (e.g., terra para construção de tocas), reconfiguração (e.g., folhas enroladas por lagartas), e redistribuição (e.g., formação de tocas para ninhadas) (Jones *et al.* 2010). Quando essas estruturas persistem no ambiente após o abandono ou morte do engenheiro podem ser reocupadas.

Vários insetos herbívoros tem a capacidade de modificar estruturas das plantas através da construção de abrigos em folhas (AFs), criando por exemplo, microambientes mais favoráveis à sua sobrevivência (Fukui 2001). Quando as estruturas criadas ou modificadas pelos engenheiros não sofrem a ação de deterioração tanto por variáveis bióticas (e.g. decomposição de estruturas vegetais), quanto abióticas (e.g. erosão eólica), estas podem ser reocupadas por usuários secundários. A presença de AFs afeta a distribuição de utilizadores secundários que podem ser predadores ou herbívoros, que por sua vez podem ou não coexistir com o construtor do abrigo (Fukui 2001). Quando predadores estão presentes nas plantas, a taxa de herbivoria pode ser reduzida (Gastreich

et al. 1999, Ruhem & Handel 1999), ou aumentada no caso de ocupantes herbívoros (Fukui 2001). As vantagens para os usuários secundários de abrigos incluem a ausência de custo energético e gasto de tempo na construção de abrigos que podem ser assim investidos em crescimento e outros atributos de performance.

A engenharia de ecossistemas é um processo frequente em comunidades de artrópodes que habitam plantas terrestres. Os abrigos foliares são construídos tanto por guildas de artrópodes (e.g., predadores, parasitas), quanto por guildas de herbívoros (e.g., galhadores, enroladores e minadores) (Fukui 2001, Larsson *et al.* 1997, Martinsen *et al.* 2000, Lill & Marquis 2003, Nakamura & Ohgushi 2003, Kagata & Ohgushi 2004, Vieira & Romero 2013). Vários estudos têm demonstrado os efeitos positivos da presença de abrigos foliares em plantas de diversas espécies. Atlegrim (1989), por exemplo, mostrou que abrigos foliares protegem as larvas de Tortricidae contra a predação por pássaros. Efeitos positivos indiretos dos AFs foram observados por Vieira & Romero (2013) e Martinsen *et al.* (2000) com o aumento da diversidade de artrópodes em AFs comparado a folhas não manipuladas. Através da facilitação (Stachowicz 2001), pelo menos uma espécie é beneficiada e não há prejuízo para outras espécies e assim a engenharia de ecossistemas por construtores de AFs pode ser avaliada dentro do contexto ecológico da facilitação. A influência da facilitação em virtude da ação do engenheiro pode variar, sendo influenciada por fatores como o estresse ambiental, a sazonalidade, o risco de predação e o tamanho do habitat. Além disso, esses fatores podem variar de acordo com a complexidade arquitetônica da estrutura e densidade da engenharia (Jones *et al.* 1997).

Estima-se que pelo menos 18 famílias de Lepidoptera podem ser consideradas engenheiras dos ecossistemas (Lill & Marquis 2007). Várias espécies de mariposas e borboletas são capazes de construir abrigos foliares em plantas (Nakamura & Ohgushi

2003, Martinsen *et al.* 2000, Fukui 2001, Lill & Marquis 2004, 2007), e estes abrigos conferem proteção e sítios de forrageamento para a larva construtora (Lill *et al.* 2007). Estudos já relataram que a construção destes abrigos foliares construídos por lepidópteros permite a ocupação secundária por várias espécies de artrópodes após o abandono do construtor (Lill & Marquis 2003, 2004, Marquis & Lill 2006, Vieira & Romero 2013). Os colonizadores secundários podem ser classificados em espécies de vida livre – aquelas que não constroem o próprio abrigo - ou em construtores potenciais de abrigos foliares (coespecíficos ou heterospecíficos) (Fukui 2001). Os AFs podem ter formatos variados, como o de cilindro, funil, dobras e sanduíches (Fukui 2001, Lill *et al.* 2007). Os principais artrópodes hospedeiros secundários encontrados nestes abrigos pertencem às ordens Araneae, Coleoptera, Dermaptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Isopoda, Lepidoptera e Orthoptera (exemplos em Lawton 1982, Fukui 2001, Woodcock *et al.* 2007, Vieira & Romero 2013) e pertencentes as guildas de predadores, herbívoros, detritívoros e omnívoros. Outro fator que pode influenciar a colonização de abrigos foliares pode ser a variação sazonal, sendo que a ocupação pode ser intensificada no período seco, pois esses abrigos representariam microambientes favoráveis de proteção contra a radiação solar e dessecação dos artrópodes colonizadores (Fukui 2001).

Este estudo objetivou avaliar o papel de engenheiros de ecossistemas em uma área florestal urbana no município de Ituiutaba, no Triângulo Mineiro. Estudos-piloto conduzidos em 2009 identificaram a presença de uma espécie engenheira de ecossistema que constrói abrigos foliares em lianas da espécie *Trigonia rotundifolia* e esta foi experimentalmente avaliada para identificar o seu papel neste ecossistema.

Objetivo

Neste estudo, objetivou-se avaliar o efeito das lagartas *Pandemis* sp. (Lepidóptera, Tortricidae) que constroem cilindros foliares em plantas de *Trigonia rotundifolia* (Trigoniaceae) em um fragmento de floresta estacional semidecídua. Objetivou-se assim verificar se (i) a presença dos AFs aumenta a frequência de ocorrência, a riqueza e a diversidade de artrópodes nas plantas, (ii) se o tipo de AF - natural ou artificial - interfere na colonização de artrópodes, e se (iii) plantas com AFs presentes apresentam menor taxa de herbivoria foliar nos cilindros.

Metodologia

Área de estudo

Este estudo foi realizado no Parque Dr. Petrônio Rodrigues Chaves, popularmente conhecido como Parque do Goiabal (19°0'24"S e 49°27'06"W), um fragmento de aproximadamente 33.0 ha, localizado próximo ao perímetro urbano da cidade de Ituiutaba, Minas Gerais. O parque possui visitação controlada e está sob responsabilidade da Prefeitura Municipal de Ituiutaba. O fragmento abriga áreas de cerrado e floresta estacional semidecídua, fitocenoses definidas segundo classificação vegetacional de Veloso (1992). O clima, segundo a classificação de Köppen, é tropical com inverno seco de maio a setembro, e um período chuvoso entre outubro e abril (Aw). O solo do Parque do Goiabal é latossolo vermelho, o mesmo tipo edáfico predominante no município de Ituiutaba.

Sistema de estudo

O gênero *Trigonia* (Trigoniaceae) possui 24 espécies, divididas em arvoretas, arbustos e lianas, que são encontradas no sul do México, leste do Paraguai, no sul e sudeste do Brasil (Lleras 1978). A liana *Trigonia rotundifolia* Lleras. é uma espécie nativa do Brasil encontrada em áreas de Mata Atlântica (Negrelle, 2001). No local do estudo as plantas de *Trigonia* apresentaram danos foliares causados principalmente por mastigadores, minadores e galhadores. As lagartas de uma espécie de Lepidoptera do gênero *Pandemis* (Tribo: Archipini; Família: Tortricidae) constroem abrigos foliares enrolando as folhas da superfície abaxial para a adaxial onde se desenvolvem, alimentando-se das folhas de *T. rotundifolia* dentro dos abrigos (Figura 1).

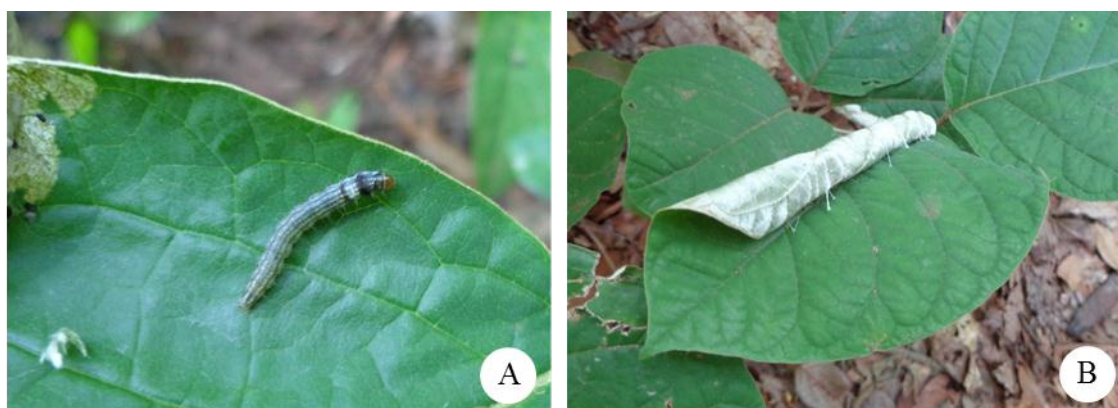


Fig. 1. A) Lagarta *Pandemis* sp. (Tribo: Archipini; Família: Tortricidae) e B) Abrigo foliar abandonado após a metamorfose da lagarta.

Coleta de dados

Levantamento de artrópodes em plantas com folhas expandidas e enroladas artificialmente

O levantamento dos artrópodes foi realizado em indivíduos de *T. rotundifolia* que ocorrem nas margens das trilhas do parque. Neste levantamento 2 grupos de plantas foram marcados, sendo 15 plantas naturalmente sem AFs (controle) e 15 plantas com dois

abrigos artificiais por planta. Os abrigos artificiais em formato de cilindro foram construídos utilizando clips antioxidantes e cada cilindro media aproximadamente 1,0 cm de diâmetro, respeitando o padrão de construção das lagartas observado em campo. Os abrigos encontrados em campo possuem em média $0,8 \pm 0,3$ cm de diâmetro ($n=30$). As plantas foram monitoradas de fevereiro a abril de 2014 com intervalos de observação de 15 dias para o levantamento de todos os artrópodes no caule e folhas. O objetivo deste levantamento foi avaliar o efeito da presença dos cilindros na abundância e riqueza total de artrópodes sobre toda a planta. Cada planta passou por inspeção visual de 10 minutos, a fim de registrar a presença de possíveis artrópodes. Os espécimes coletados foram acondicionados em frascos plásticos com álcool 70% e posteriormente morfoespeciados e classificados em guildas tróficas de acordo com Carrano-Moreira 2015 e Brescovit *et al.* 2007.

Efeito da presença de abrigos foliares naturais e artificiais na comunidade de artrópodes

Para avaliar o efeito da presença de AFs naturais e artificiais na comunidade de artrópodes realizou-se um experimento com 30 plantas de *T. rotundifolia* com mais de 5 folhas e distantes pelo menos 2.0 metros uma das outras. Neste experimento definiu-se três tratamentos com 10 plantas cada. As plantas do grupo controle não possuíam AFs, as plantas do grupo natural possuem um AF construído pela lagarta, e as plantas do grupo artificial possuíam um AF artificialmente criado em uma folha da planta. Os AFs artificiais cilíndricos foram construídos utilizando clips antioxidantes, como descrito anteriormente. Cada cilindro media aproximadamente 1,0 cm de diâmetro, respeitando o padrão de construção das lagartas observado em campo. Os abrigos encontrados em campo possuem em média $0,8 \text{ cm} \pm 0,3$ ($n=30$) de diâmetro (Figura 1. B). Neste experimento cada planta

também passou por inspeção visual de 10 minutos, a fim de registrar-se a presença de possíveis artrópodes, e a cada 15 dias foram realizadas novas inspeções visuais e coletas de todos os artrópodes no caule e demais folhas de cada planta experimental. Ao total realizou-se três coletas entre janeiro e fevereiro de 2015. Os espécimes coletados foram acondicionados em frascos plásticos com álcool 70% e posteriormente morfoespeciados e classificados em guildas tróficas.

Taxa de remoção foliar em função da ocorrência dos abrigos foliares

Mesmo que os engenheiros causem danos iniciais na planta hospedeira, seus cilindros podem servir de abrigo para outros herbívoros e predadores (e.g., aranhas), que podem diminuir a abundância e riqueza de artrópodes herbívoros. Para verificar se a ocorrência dos AFs interfere nas taxas de herbivoria das plantas de *T. rotundifolia*, 21 indivíduos com abrigos ausentes e presentes foram amostrados. Quatro folhas expandidas por planta em cada grupo foram fotografadas em campo e, portanto, não foram removidas. Posteriormente as fotografias digitais tiveram a área foliar perdida por herbivoria calculada utilizando-se o software UTHSCA Image Tool. O percentual de área foliar removida por herbívoros mastigadores foi calculada através da razão da área foliar perdida pela área foliar total. Foram avaliadas 84 folhas expandidas e as coletas foram realizadas em novembro de 2014.

Análise de dados

Para verificar se a riqueza, abundância, e ocorrência de guildas de artrópodes diferem entre os três tratamentos (plantas com abrigos naturais, artificiais e controle) as médias dos dados das três coletas quinzenais foram comparadas utilizando-se análises de

covariância, onde os fatores representam os tratamentos e o número de folhas por planta representa a covariável. A normalidade dos dados foi testada através do teste de Liliefors, a homocedasticidade de variâncias foi avaliada através do teste de Bartlett.

Para verificar diferenças nas taxas de herbivoria em função da ocorrência do número de abrigos foliares foi utilizada uma análise de variância simples, utilizando as taxas de remoção média de 4 folhas coletadas por indivíduo e os 21 indivíduos como réplicas.

Para comparar a composição de morfoespécies e guildas nos diferentes tratamentos utilizou-se a análise de similaridade (ANOSIM). A análise de similaridade (ANOSIM) usa um teste de aleatorização com 999 permutações para testar a significância do “R Global” e calcular as dissimilaridades par a par entre tratamentos e a dissimilaridade dentro de cada tratamento individual (Clarke & Warkick 1994). O valor de R Global varia entre +1 e -1, onde os valores maiores que zero representam maior dissimilaridade entre as comunidades ou dentro das comunidades individuais. As análises foram realizadas no *software* PAST.

Resultados

Levantamento de artrópodes em plantas com folhas expandidas e enroladas artificialmente

No período de fevereiro a abril de 2014 foram encontrados 229 artrópodes distribuídos em 61 morfoespécies em *Trigonia*. Tais artrópodes pertencem às ordens Hymenoptera (39,74%), Hemiptera (18,34%), Diptera (16,59%), Araneae (13,54%), Lepidoptera (4,80%), Collembola (4,37%), Blattaria (0,44%), Orthoptera (0,87%), Coleoptera (0,44%), Mantodea (0,44%) e Odonata (0,44%).

A abundância média de artrópodes encontrados em plantas de *T. rotundifolia* foi 2,2 vezes maior nas plantas com abrigos foliares artificiais comparado às plantas do grupo controle (abrigos foliares ausentes) (Figura 2). Semelhantemente, a riqueza de artrópodes foi 1,5 vezes maior em plantas com abrigos que plantas sem abrigos (abundância: $F_{1,27}=6,841$; $P=0,014$; riqueza: $F_{1,27}=7,922$; $P=0,009$).

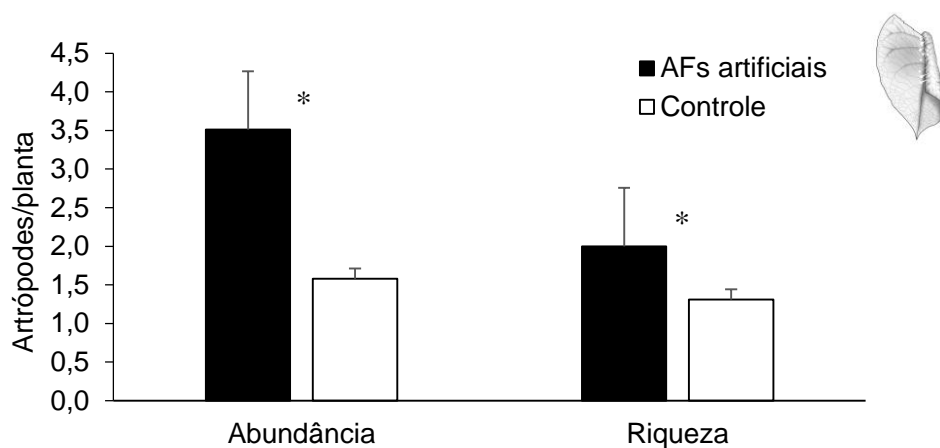


Fig. 2. Média da abundância e riqueza total de artrópodes nas plantas controle e com abrigos foliares artificiais (AFs). Barras de erros representam ± 1 EP (* representa diferença estatística $P<0.05$; ANCOVA).

Entre as guildas, apenas a abundância média de omnívoros foi maior em plantas com abrigos foliares artificiais ($F_{1,27}=6,025$; $P=0,021$). As demais guildas como predadores ($F_{1,27}=0,900$; $P=0,351$), herbívoros ($F_{1,27}=1,701$; $P=0,203$) e detritívoros ($F_{1,27}=1,456$; $P=0,238$) não diferiram entre os tratamentos.

Efeito da presença de cilindros foliares naturais e artificiais na comunidade de artrópodes

No período entre janeiro e fevereiro de 2015 foram amostrados durante as três coletas 406 artrópodes, distribuídos em 75 morfoespécies. Apenas 6 morfoespécies são comuns ao primeiro experimento, sendo elas 4 morfoespécies de Formicidae, uma

morfoespécie de Hemiptera e *Pandemis* sp. Os artrópodes encontrados pertencem às ordens Hymenoptera (58,87%), Araneae (12,32%), Hemiptera (11,33%), Diptera (6,16%), Collembola (5,17%), Lepidoptera (3,20%), Blattaria (0,99%), Coleoptera (0,74%), Orthoptera (0,74%) e Thysanoptera (0,49%).

A riqueza média de artrópodes diferiu entre os três grupos ($F_{2,26}=4,735$; $P=0,017$) (Figura 3). Por outro lado, quando abrigos artificiais e naturais foram comparados ao controle, a abundância média não diferiu entre os três grupos ($F_{2,26}=0,847$; $P=0,439$).

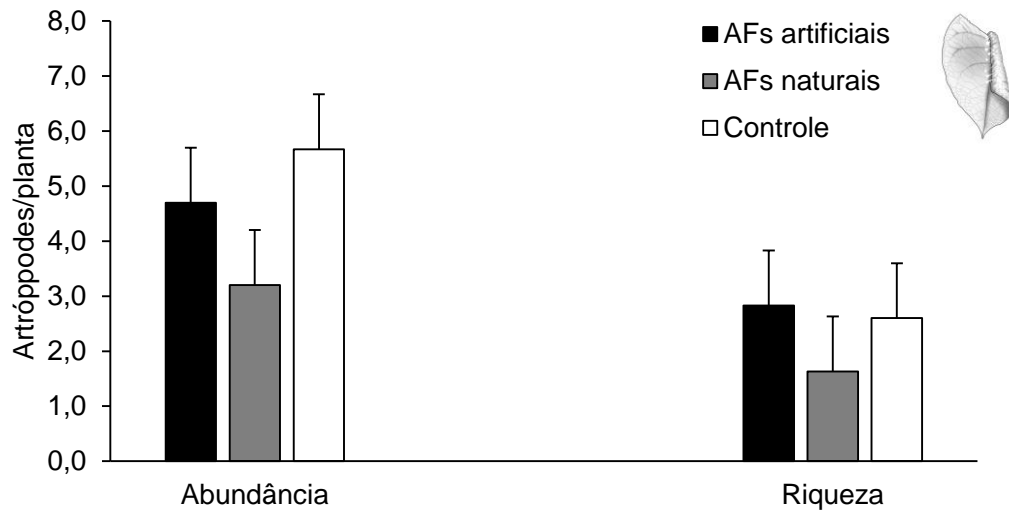


Fig. 3. Média da abundância e riqueza total de artrópodes nas plantas controle, com abrigos foliares naturais e abrigos foliares artificiais. Barras de erros representam ± 1 EP.

Entre as guildas, apenas a abundância média de herbívoros foi maior em plantas com abrigos foliares artificiais ($F_{2,26}=3,485$; $P=0,045$). As demais guildas de predadores ($F_{2,26}=1,467$; $P=0,249$), detritívoros ($F_{2,26}=2,593$; $P=0,094$) e omnívoros ($F_{2,26}=0,906$; $P=0,416$) não diferiram entre os tratamentos.

Taxa de remoção foliar em função da ocorrência dos abrigos foliares

A porcentagem de remoção foliar diferiu entre os três grupos amostrados ($F_{2,15}=6,323$; $P=0,010$) e a porcentagem média de área foliar removida em plantas com dois AFs foi 2,3 vezes maior que plantas sem AFs (Figura 4).

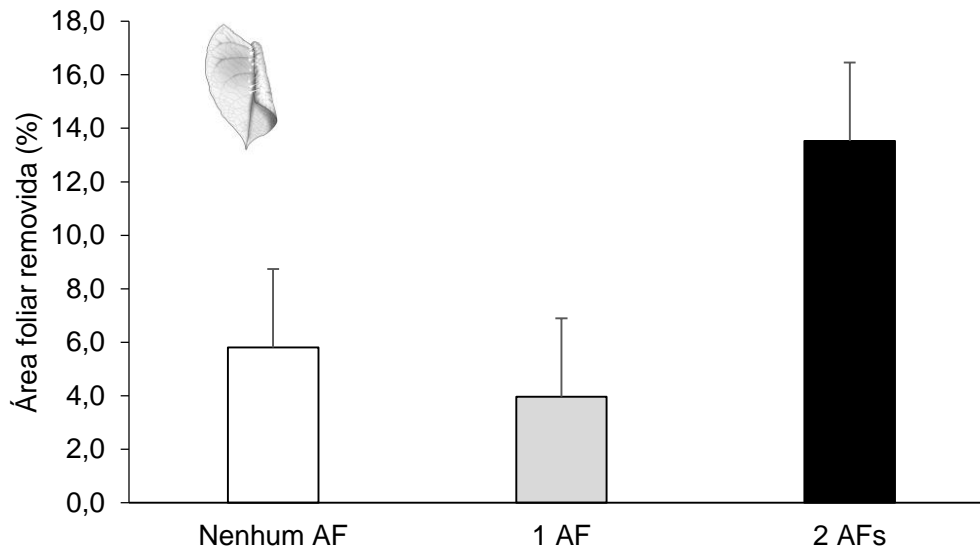


Fig.4. Porcentagem média de área foliar removida por folívoros em plantas de *Trigonía rotundifolia* em três tratamentos, abrigos foliares (AF) ausentes, um abrigo foliar e dois abrigos foliares. Barras de erros representam ± 1 EP.

Comparação da composição de artrópodes e guildas em plantas com folhas expandidas, com abrigos artificiais e abrigos naturais.

A composição da fauna de artrópodes (ANOSIM, Global $R= -0,259$; $P=0,882$) e de guildas (ANOSIM, Global $R=0,555$; $P=0,087$) não difere no primeiro experimento onde foram comparadas plantas com folhas expandidas e plantas com abrigos artificiais. No segundo experimento onde comparou-se plantas com folhas expandidas e plantas com abrigos artificiais e naturais tanto a composição da fauna (ANOSIM, Global $R=0,102$,

P=0,235), quanto a composição de guildas não diferiu entre os três tratamentos (ANOSIM, Global R=0,2181, P=0,101).

Discussão

A presença de AFs construídos em *Trigonía* afeta a ocorrência de artrópodes nas plantas, um indicativo de que *Pandemis* sp. atua como engenheira de ecossistema através do efeito positivo indireto das lagartas construtoras de abrigos foliares como amplificadoras da riqueza e abundância de artrópodes em plantas.

Aproximadamente 130 morfoespécies foram amostradas entre 2014 e 2015, indicando a alta riqueza de espécies na comunidade associada à *Trigonía*, incluindo morfotipos representantes de herbívoros, predadores e onívoros. Kilca *et al.* (2013), por exemplo, em um dos poucos trabalhos realizados em ambientes tropicais, também demonstraram a importância de AFs construídos pela lagarta *Gonioterma* (Lepidoptera: Elachistiidae) em *Roupala montana* (Proteaceae) encontrando números semelhantes aos encontrados neste trabalho. Em *Roupala* foram amostrados por exemplo, 81 indivíduos em 43 morfoespécies e 76% dos AFs amostrados apresentavam artrópodes em seu interior, com baixa frequência de encontro de cilindros abandonados vazios. Vieira & Romero (2013) avaliando o impacto de AFs naturais e artificiais em *Croton floribundus* (Euphorbiaceae) encontraram 393 artrópodes em 10 ordens, mas a composição específica diferiu entre cilindros de *Anae* sp. (Lepidoptera: Nymphalidae) e folhas completamente estendidas da planta hospedeira.

Os resultados deste estudo demonstram ainda a eficiência da construção de abrigos artificiais, que mesmo sem a presença da espécie de lagarta engenheira, influenciaram positivamente a riqueza e a abundância de espécies de artrópodes que

colonizaram tais AFs quando AFs naturais não estavam disponíveis em *Trigonia* em 2014. Quando comparou-se AFs naturais e AFs artificiais em 2015, o padrão de aumento da riqueza de espécies nos abrigos se manteve em relação ao controle e observou-se ainda maior abundância de artrópodes herbívoros nos AFs, indicando que tal grupo deve se beneficiar da presença de abrigos naturais vazios e abrigos artificiais. Resultados semelhantes foram encontrados em sistemas temperados (e.g., Martinsen *et al.* 2000 estudando *Populus* e Lill & Marquis 2003 estudando carvalhos), demonstrando a importância dos AFs como estrutura física no ecossistema para colonização secundária. Várias hipóteses têm sido levantadas para explicar a evolução da construção de abrigos em Lepidóptera e a colonização preferencial de abrigos foliares em relação a tecidos expandidos por artrópodes secundários, mas a preferência dos artrópodes por abrigos artificiais indica que eles são colonizados principalmente para abrigo, com a vantagem de economia de energia por parte dos inquilinos.

Apesar de maior riqueza e abundância em abrigos comparado a folhas controle, observamos que as plantas com AFs apresentavam artrópodes tanto no interior dos abrigos, quanto em outras partes da planta indicando extensão do efeito dos engenheiros de ecossistemas para toda a planta. Lill & Marquis (2007) sugerem a hipótese de Extensão da Diversidade, em que artrópodes seriam atraídos primeiramente pelos abrigos presentes nas plantas e quando estes abrigos estão totalmente ocupados esses artrópodes seriam forçados a colonizar outras partes da planta. No primeiro experimento 26 % dos AFs artificiais amostrados estavam ocupados, e mesmo que a taxa de ocupação aparentemente pareça baixa foi suficiente para aumentar a riqueza e abundância de artrópodes em *T. rotundifolia*. No segundo experimento 16% dos AFs naturais e 70% dos AFs artificiais estavam ocupados, o que pode indicar que AFs artificiais são um recurso mais acessível

que os naturais, uma vez que os ocupantes secundários têm que conviver com a lagarta engenheira. Uma vez que AFs podem ser colonizados por diversas guildas de artrópodes, espera-se redução das taxas de herbivoria em plantas com abrigos *versus* plantas sem abrigos quando a proporção de artrópodes predadores é maior que a proporção de artrópodes herbívoros na comunidade. Quando essa relação é inversa, com maior frequência de ocorrência de folívoros, espera-se aumento no dano foliar em plantas com AFs. Nossos resultados mostraram maior abundância de artrópodes herbívoros em plantas com cilindros naturais e artificiais (experimento 2) e maior área foliar perdida em plantas com dois AFs naturalmente criados por *Pandemis*, indicando que a atração de outros herbívoros como ocupante secundários podem ser responsáveis por este resultado. A área foliar perdida por herbivoria neste tratamento está dentro dos limites observados para áreas florestais (entre 8 e 15%, Metcalfe et al. 2014) e indica que os próprios herbívoros presentes na comunidade devem ser responsáveis pelo dano foliar em *Trigonia*. Dentre os artrópodes predadores amostrados, formigas e aranhas foram os grupos mais frequentes (em torno de 40 e 15% respectivamente, dos espécimes amostrados) nas amostragens dos dois anos, mas a pressão de predação não foi suficiente para reduzir as taxas de herbivoria das plantas hospedeiras. A predação não foi diretamente avaliada neste estudo e são necessárias observações da dieta destes dois grupos mais frequentes para avaliar seu real papel como predadores neste sistema. Alguns autores reportam ainda que os predadores muitas vezes usam os abrigos não como sítio de forrageamento, mas somente como abrigo contra intempéries climáticas e/ou sítios de repouso (Lill & Marquis 2007).

Durante os dois experimentos observou-se ainda a colonização secundária dos abrigos foliares artificiais por lagartas enroladoras de *Pandemis* sp., mas também por

outra espécie não determinada. Fukui (2001) sugere que esses abrigos foliares artificiais podem favorecer outras lagartas de lepidópteras co-específicas ou não da construtora primária. Uma das razões sugeridas para tal comportamento de colonização de abrigos foliares pré-existentes seria a ausência do custo energético associado à construção de seu próprio abrigo e as vantagens associadas de redução da exposição à variáveis climáticas como a radiação e alta temperatura, além da redução de impactos de inimigos naturais como predadores e parasitóides. Assim, essa estrutura artificial fornece um benefício individual por não terem que investir na construção do abrigo reduzindo o alto custo energético associado por exemplo à produção da seda, que é secretada várias vezes durante o desenvolvimento para garantir a eficiência na selagem das estruturas cilíndricas.

Estudos que avaliem os efeitos das lagartas engenheiras de ecossistemas têm importante papel no entendimento dos padrões de organização das comunidades e nas interações entre insetos e plantas, além do potencial de influenciarem processos ecossistêmicos locais por seus efeitos na biodiversidade. São estruturas sutis, mas com importante papel nas comunidades terrestres, como demonstrado neste e em outros estudos (e.g., Nakamura & Ohgushi 2003, Wang et al. 2012, Lima et al. 2013). Para os cerrados brasileiros, Diniz & Morais (1997) demonstraram que cerca de 65% das lagartas amostradas são construtoras de abrigos foliares, e de acordo com Dyer *et al.* (2007) a incidência destes abrigos é maior em regiões tropicais do que regiões temperadas. A carência de estudos do papel destas lagartas construtoras de AFs em biomas tropicais ainda impede as generalizações sobre os efeitos na riqueza e abundância de colonizadores secundários e efeitos finais nas taxas de herbivoria nas plantas hospedeiras.

Referências

- Atlegrim O (1989) Exclusion of birds from bilberry stands: impact on insect larval density and damage to the bilberry. *Oecologia (Berl)* 79:136–139.
- Badano EI, Cavieres LA (2006) Ecosystem engineering across ecosystems: do engineer species sharing common features have generalized or idiosyncratic effects on species diversity? *Journal of Biogeography* 33: 304–313.
- Badano EI, Marquet PA (2008) Ecosystem engineering affects ecosystem functioning in high-Andean landscapes. *Oecologia* 155: 821–829.
- Brescovit AD, Rheims CA, Bonaldo AB (2007) Chave de Identificação para Famílias de Aranhas Brasileiras. Instituto Butantan.
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18 (3): 119-125.
- Carrano-Moreira AF (2015) Insetos: Manual de coleta e identificação, Rio de Janeiro: Technical Books Editora, p.369.
- Clarke KR, Warwick RM (1994) Change in marine communities – An approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, UK. p. 144.
- Crain CM , Bertness MD (2006) Ecosystem engineering across environmental gradients: implications for conservation and management. *BioScience* 56: 211– 218.
- Cuddington K, Hastings A (2004) Invasive engineers. *Ecological Modelling* 178: 335–347.
- Cuddington K, Hastings A (2007) Balancing the engineer-environment equation: the current legacy. In: Cuddington K, Byers JE, Wilson WG, Hastings A (eds) *Ecosystem Engineers: Plants to Protists*, New York: Academic Press, Amsterdam, p. 253–274.

- Cuddington K, Wilson WG, Hastings A (2009) Ecosystem engineer: Feedback and Population Dynamics. *The American Naturalist* 173(4): 488-498.
- Diniz IR, Morais HC (1997) Lepidopteran caterpillar fauna of cerrado host plants. *Biodiversity and Conservation* 6: 817–836.
- Dyer LA, Singer MS, Lill JT, Stireman JO, Gentry GL, Marquis RJ, Ricklefs RE, Greeney HF, Wagner DL, Morais HC, Diniz IR, Kursar TA, Coley PD (2007) Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448: 696-699.
- Fukui A (2001) Indirect interactions mediated by leaf shelter in animal-plant communities. *Population Ecology* 43: 31-40.
- Gastreich KR (1999) Trait-mediated indirect effects of a theridiid spider on an ant–plant mutualism. *Ecology* 80:1066–1070.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946–1957.
- Jones CG, Gutiérrez JL, Byers JE, Crooks JA, Lambrinos JG, Talley TS (2010) A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. *Oikos* 119: 1862–1869.
- Kagata H, Ohgushi T (2004) Leaf miner as a physical ecosystem engineer: secondary use of vacant leaf-mines by other arthropods. *Annals of the Entomological Society of America*. 97: 923-7.
- Kilca RV, Tizo-Pedroso E, Zanini RR (2013) Diversidade de artrópodes nos abrigos foliares produzidos por *Gonioterma* sp. (Lepidoptera) em ramos de *Roupala*

- montana Aubl. (Proteaceae) no cerrado do Brasil central. *Rev. Biol. Neotrop.* 10 (2): 25-32.
- Larsson S, Häggström HE, Denno RF (1997) Preference for protected feeding site by larvae of the willow-feeding leaf beetle *Galerucella lineola*. *Ecological Entomology* 22: 445–452.
- Lawton JH (1982) Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28: 23-39.
- Lill JT, Marquis RJ (2003) Ecosystem engineering by caterpillars increases insect herbivore diversity on white oak. *Journal of the Lepidopterists Society* 84: 682-690.
- Lill JT, Marquis RJ (2004) Leaf ties colonization sites for forest arthropods: an experimental study. *Ecological Entomology* 29: 300-308.
- Lill JT, Marquis RJ (2007.) Microhabitat manipulation: ecosystem engineering by shelter-building insects, p 107-138. In Cuddington K, Byers JE, Hastings A. and Wilson WG (eds.). *Ecosystem Engineers: Plants to Protists*. New York, Academic Press, Elsevier, 405p.
- Lima VO, Demite PR, Vieira C, Feres RJF, Romero GQ (2013) Contrasting engineering effects of leaf-rolling caterpillars on a tropical mite community. *Ecological Entomology* 38:193–200.
- Lleras E (1978) Monograph of Trigoniaceae. *Flora Neotropica*, 19:1-73.
- Lleras E (2014) Trigoniaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB14968>>. Acesso em: 11 Mar. 2014

- Martinsen GD, Floate KD, Waltz AM, Wimp GM, Whitham TG (2000) Positive interactions between leafrollers and other arthropods enhance biodiversity on hybrid cottonwoods. *Oecologia (Berl)* 123:82–89.
- Metcalfé DB et al. (2014). Herbivory makes major contributions to ecosystem carbon and nutrient cycling in tropical forests. *Ecology Letters* 17: 324-332.
- Moore JW (2006) Animal ecosystem engineers in streams. *BioScience* 56: 237–246.
- Morais HC, Diniz IR, Silva DMS (1999) Caterpillar seasonality in a Central Brazilian cerrado. *Revista de Biologia Tropical* 47: 1025-1033.
- Nakamura M, Ohgushi T (2003) Positive e negative effects of leaf shelters on herbivorous insects: linking multiple herbivores on a willow. *Oecologia* 136: 445-449.
- Negrele RRB (2002) The Atlantic forest in the Volta Velha Reserve: a tropical rain forest site outside the tropics. *Biodiversity and Conservation* 11: 887–919.
- Ruhren S, Handel AN (1999) Jumping spiders (Salticidae) enhance the seed predation of a plant with extrafloral nectaries. *Oecologia (Berl)* 119:227–230.
- Stachowicz JJ (2001) Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *Bioscience* 51: 235-246.
- Veloso HP (1992) Sistema fitogeográfico. In: Manual técnico da vegetação brasileira. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, p. 9-38.
- Vieira C, Romero GQ (2013) Ecosystem engineers on plants: indirect facilitation of arthropod communities by leaf-rollers at different scales. *Ecology* 94 (7): 1510–1518.
- Wang HG, Marquis RJ, Baer CS (2012) Both host plant and ecosystem engineer identity influence leaf-tie impacts on the arthropod community of *Quercus*. *Ecology* 93(10): 2186–2197.

Wilby A (2002) Ecosystem engineering: A trivialized concept? *Trends in Ecology and Evolution* 17: 307.

Woodcock BA, Potts SG, Westbury DB, Ramsay AJ, Lambert M, Harris SJ, Brown VK (2007) The importance of sward architectural complexity in structuring predatory and phytophagous invertebrate assemblages. *Ecological Entomology* 32: 302-311.

Apêndices

Apêndice 1. Lista das morfoespécies amostradas na planta *Trigonía rotundifolia* em diferentes tratamentos no primeiro experimento.

Tratamento	Ordem	Morfoespécie	Guilda	Número de indivíduos
Controle	Araneae	Araneae sp. 23	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 26	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 27	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 30	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 32	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 34	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 37	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 38	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 45	Predador	0
Controle	Araneae	Araneae sp. 46	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 47	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 48	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 49	Predador	1
Controle	Blattaria	Blattaria sp. 1	Detritívoro	1
Controle	Collembola	Collembola sp. 3	Detritívoro	2
Controle	Diptera	Diptera sp. 8	Detritívoro	3
Controle	Diptera	Diptera sp. 9	Detritívoro	4
Controle	Diptera	Diptera sp. 10	Parasita	8
Controle	Diptera	Diptera sp. 12	Detritívoro	3
Controle	Hemiptera	Hemiptera sp. 6	Hebívoro	2
Controle	Hemiptera	Hemiptera sp. 10	Hebívoro	1
Controle	Hemiptera	Hemiptera sp. 15	Hebívoro	1
Controle	Hemiptera	Hemiptera sp. 19	Hebívoro	1
Controle	Hemiptera	Cicadellidae sp. 4	Hebívoro	1
Controle	Hymenoptera	Formicidae sp. 1	Onívoro	2
Controle	Hymenoptera	Formicidae sp. 2	Onívoro	19
Controle	Hymenoptera	Formicidae sp. 5	Onívoro	1
Controle	Hymenoptera	Formicidae sp. 6	Onívoro	2
Controle	Hymenoptera	Formicidae sp. 7	Onívoro	1
Controle	Lepidoptera	<i>Pandemis</i> sp. 1	Hebívoro	2
Controle	Mantodea	Mantodea sp. 1	Herbívoro	1
Controle	Odonata	Odonata sp. 1	Predador	1
Controle	Orthoptera	Orthoptera sp. 4	Onívoro	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 24	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 25	Predador	1

Tratamento	Ordem	Morfoespécie	Guilda	Número de indivíduos
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 29	Predador	2
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 30	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 31	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 33	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 36	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 39	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 40	Predador	2
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 41	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 42	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 43	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 44	Predador	1
Abrigos artificiais	Coleoptera	Silphidae sp. 1	Detritívoro	1
Abrigos artificiais	Collembola	Collembola sp. 3	Detritívoro	8
Abrigos artificiais	Diptera	Diptera sp. 9	Detritívoro	3
Abrigos artificiais	Diptera	Diptera sp. 10	Predador	4
Abrigos artificiais	Diptera	Diptera sp. 11	Detritívoro	1
Abrigos artificiais	Diptera	Diptera sp. 12	Detritívoro	7
Abrigos artificiais	Hemiptera	Hemiptera sp. 6	Herbívoro	1
Abrigos artificiais	Hemiptera	Hemiptera sp. 11	Herbívoro	1
Abrigos artificiais	Hemiptera	Hemiptera sp. 12	Herbívoro	1
Abrigos artificiais	Hemiptera	Hemiptera sp. 16	Herbívoro	1
Abrigos artificiais	Hemiptera	Hemiptera sp. 17	Herbívoro	1
Abrigos artificiais	Hemiptera	Hemiptera sp. 18	Herbívoro	1
Abrigos artificiais	Hemiptera	Hemiptera sp. 20	Herbívoro	1
Abrigos artificiais	Hemiptera	Hemiptera sp. 21	Herbívoro	1
Abrigos artificiais	Formicidae	Formicidae sp. 1	Onívoro	1
Abrigos artificiais	Formicidae	Formicidae sp. 2	Onívoro	53
Abrigos artificiais	Formicidae	Formicidae sp. 5	Onívoro	6
Abrigos artificiais	Formicidae	Formicidae sp. 6	Onívoro	3
Abrigos artificiais	Formicidae	Formicidae sp. 8	Onívoro	1
Abrigos artificiais	Lepidoptera	Pandemis sp. 1	Herbívoro	9
Abrigos artificiais	Orthoptera	Gryllidae sp. 1	Onívoro	1

Apêndice 2. Lista das morfoespécies amostradas na planta *Trigonia rotundifolia* em diferentes tratamentos no segundo experimento.

Tratamento	Ordem	Morfoespécie	Guilda	Número de indivíduos
Controle	Araneae	Anyphaenidae sp. 1	Predador	3
Controle	Araneae	Anyphaenidae sp. 2	Predador	1
Controle	Araneae	Anyphaenidae sp. 3	Predador	1
Controle	Araneae	Pholcidae sp. 1	Predador	3
Controle	Araneae	Araneae sp. 1	Predador	3
Controle	Araneae	Araneae sp. 2	Predador	3
Controle	Araneae	Araneae sp. 4	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 6	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 10	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 12	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 15	Predador	15
Controle	Araneae	Araneae sp. 16	Predador	1
Controle	Araneae	Araneae sp. 21	Predador	1
Controle	Blattaria	Blatellidae sp. 2	Detritívoro	1
Controle	Collembola	Collembola sp. 1	Detritívoro	2
Controle	Diptera	Diptera sp. 2	Detritívoro	8
Controle	Diptera	Diptera sp. 3	Detritívoro	1
Controle	Diptera	Diptera sp. 7	Detritívoro	1
Controle	Hemiptera	Australcmena sp. 1	Predador	1
Controle	Hemiptera	Cicadellidae sp. 1	Herbívoro	1
Controle	Hemiptera	Hemiptera sp. 3	Herbívoro	2
Controle	Hemiptera	Hemiptera sp. 6	Herbívoro	3
Controle	Hemiptera	Hemiptera sp. 8	Herbívoro	3
Controle	Hemiptera	Membracidae sp. 1	Herbívoro	1
Controle	Hymenoptera	Formicidae sp. 1	Onívoro	61
Controle	Hymenoptera	Formicidae sp. 3	Onívoro	3
Controle	Hymenoptera	Formicidae sp. 4	Onívoro	48
Controle	Hymenoptera	Formicidae sp. 5	Onívoro	2
Controle	Hymenoptera	Vespidae sp. 1	Predador	1
Controle	Lepidoptera	Lepidoptera sp. 4	Herbívoro	1
Controle	Lepidoptera	Lepidoptera sp. 7	Herbívoro	2
Controle	Lepidoptera	Lepidoptera sp. 9	Herbívoro	1
Controle	Lepidoptera	<i>Pandemis</i> sp. 1	Herbívoro	1
Controle	Orthoptera	Orthoptera sp. 1	Onívoro	1
Controle	Orthoptera	Orthoptera sp. 3	Onívoro	1
Abrigos artificiais	Araneae	Anyphaenidae sp. 1	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 1	Predador	3
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 3	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 7	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 8	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 9	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 11	Predador	1

Tratamento	Ordem	Morfoespécie	Guilda	Número de indivíduos
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 16	Predador	2
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 17	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 18	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Araneae sp. 19	Predador	1
Abrigos artificiais	Araneae	Pholcidae sp. 1	Predador	1
Abrigos artificiais	Blattaria	Blattellidae sp. 1	Detritívoro	1
Abrigos artificiais	Coleoptera	Coccinellidae	Predador	1
Abrigos artificiais	Collembola	Collembola sp. 1	Detritívoro	13
Abrigos artificiais	Collembola	Collembola sp. 2	Detritívoro	5
Abrigos artificiais	Diptera	Diptera sp. 2	Detritívoro	4
Abrigos artificiais	Diptera	Diptera sp. 6	Detritívoro	1
Abrigos artificiais	Diptera	Diptera sp. 7	Detritívoro	1
Abrigos artificiais	Hemiptera	Cicadellidae sp. 1	Herbívoro	3
Abrigos artificiais	Hemiptera	Cicadellidae sp. 3	Herbívoro	1
Abrigos artificiais	Hemiptera	Hemiptera sp. 1	Herbívoro	3
Abrigos artificiais	Hemiptera	Hemiptera sp. 3	Herbívoro	3
Abrigos artificiais	Hemiptera	Hemiptera sp. 4	Herbívoro	1
Abrigos artificiais	Hemiptera	Hemiptera sp. 5	Herbívoro	2
Abrigos artificiais	Hemiptera	Hemiptera sp. 6	Herbívoro	3
Abrigos artificiais	Hemiptera	Hemiptera sp. 8	Herbívoro	3
Abrigos artificiais	Hemiptera	Rediviidae sp. 1	Predador	1
Abrigos artificiais	Hymenoptera	Formicidae sp. 1	Onívoro	52
Abrigos artificiais	Hymenoptera	Formicidae sp. 2	Onívoro	3
Abrigos artificiais	Hymenoptera	Formicidae sp. 3	Onívoro	2
Abrigos artificiais	Hymenoptera	Formicidae sp. 4	Onívoro	2
Abrigos artificiais	Hymenoptera	Formicidae sp. 6	Onívoro	2
Abrigos artificiais	Lepidoptera	Lepidoptera sp. 2	Herbívoro	1
Abrigos artificiais	Lepidoptera	Lepidoptera sp. 3	Herbívoro	1
Abrigos artificiais	Lepidoptera	Lepidoptera sp. 5	Herbívoro	1
Abrigos artificiais	Lepidoptera	Lepidoptera sp. 6	Herbívoro	1
Abrigos artificiais	Lepidoptera	Lepidoptera sp. 7	Herbívoro	2
Abrigos artificiais	Lepidoptera	Lepidoptera sp. 8	Herbívoro	2
Abrigos artificiais	Orthoptera	Orthoptera sp. 2	Onívoro	1
Abrigos artificiais	Thysanoptera	Phlaeothripidae sp. 1	Herbívoro	1
Abrigos naturais	Araneae	Araneae sp. 1	Predador	5
Abrigos naturais	Araneae	Araneae sp. 2	Predador	1
Abrigos naturais	Araneae	Araneae sp. 14	Predador	1
Abrigos naturais	Araneae	Araneae sp. 20	Predador	1
Abrigos naturais	Araneae	Pholcidae sp. 1	Predador	2
Abrigos naturais	Araneae	Pholcidae sp. 2	Predador	1
Abrigos naturais	Blattaria	Blattellidae sp. 1	Detritívoro	1
Abrigos naturais	Coleoptera	Chrysomelidae sp. 1	Herbívoro	1
Abrigos naturais	Coleoptera	Coleoptera sp. 1	Herbívoro	1
Abrigos naturais	Collembola	Collembola sp. 1	Detritívoro	1
Abrigos naturais	Collembola	Collembola sp. 2	Detritívoro	1
Abrigos naturais	Diptera	Diptera sp. 1	Detritívoro	1

Tratamento	Ordem	Morfoespécie	Guilda	Número de indivíduos
Abrigos naturais	Diptera	Diptera sp. 4	Detritívoro	1
Abrigos naturais	Diptera	Diptera sp. 5	Detritívoro	1
Abrigos naturais	Hemiptera	Cicadellidae sp. 1	Herbívoro	1
Abrigos naturais	Hemiptera	Cicadellidae sp. 2	Herbívoro	1
Abrigos naturais	Hemiptera	Hemiptera sp. 2	Herbívoro	1
Abrigos naturais	Hemiptera	Hemiptera sp. 6	Herbívoro	6
Abrigos naturais	Hemiptera	Hemiptera sp. 7	Herbívoro	1
Abrigos naturais	Hemiptera	Hemiptera sp. 9	Herbívoro	1
Abrigos naturais	Hymenoptera	Formicidae sp. 1	Onívoro	40
Abrigos naturais	Hymenoptera	Formicidae sp. 2	Onívoro	12
Abrigos naturais	Hymenoptera	Formicidae sp. 4	Onívoro	5
Abrigos naturais	Thysanoptera	Phlaeothripidae sp. 1	Herbívoro	1