

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, CONSERVAÇÃO E
MANEJO DA VIDA SILVESTRE



WESLEY DUARTE DA ROCHA

**FORMIGAS E BROMÉLIAS EPÍFITAS EM UM MOSAICO
AGROFLORESTAL: PADRÕES ECOLÓGICOS E REDE DE INTERAÇÕES**

Belo Horizonte
2016

WESLEY DUARTE DA ROCHA

**FORMIGAS E BROMÉLIAS EPÍFITAS EM UM MOSAICO AGROFLORESTAL: PADRÕES
ECOLÓGICOS E REDE DE INTERAÇÕES**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida
Silvestre do Instituto de Ciências Biológicas da
Universidade Federal de Minas Gerais, como
requisito parcial para obtenção do título de
Doutor em Ecologia, Conservação e Manejo da
Vida Silvestre.

Orientador: Prof. Dr. Frederico de Siqueira Neves (UFMG)
Co-orientadores: Prof. Dr. Jacques Hubert Charles Delabie (UESC) &
Prof. Dr. Geraldo Wilson Fernandes (UFMG)

Belo Horizonte
2016

Prefácio

Esta Tese contém uma introdução e conclusão geral e três capítulos. O capítulo I é uma revisão que foi publicada no livro *As formigas poneromorfas do Brasil*, Ilhéus p.295-312, 2015, e os capítulos II e III são apresentados na forma de manuscritos. As figuras e tabelas estão inseridas no corpo dos manuscritos para facilitar a leitura. As referências estão inseridas ao final de cada seção.

O capítulo II aceito para publicação na revista *Forest Ecology and Management*.

O capítulo III está escrito nas normas da revista *Biodiversity and Conservation*.

**Dedico essa tese à minha esposa Julia, meus filhos Luca e Tomas, pelo constante apoio, incentivo e paciência.
À minha família!**

AGRADECIMENTOS

Gostaria de manifestar meus agradecimentos sinceros a todos que contribuíram para a realização dessa tese. Esperando não esquecer ninguém injustamente, aqui agradeço a alguns coletivamente e a outros faço menção do nome:

À Universidade Federal de Minas Gerais, ao Departamento de Ciências Biológicas e ao Programa de Pós Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre pela oportunidade de ensino de qualidade. E aos seus professores da ECMVS pelos ensinamentos.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de Doutorado sem a qual esse trabalho não poderia ser realizado. E a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) pelo apoio com recurso para execução do estudo.

Ao meu orientador, Prof. Frederico Siqueira Neves, que muito contribuiu para minha formação profissional, confrontando minhas dificuldades e incentivando minha caminhada como pesquisador. Um grande amigo!

Aos meus co-orientadores, Prof. Geraldo Wilson Fernandes (GW), que me aceitou prontamente em seu laboratório (LEEB), permitindo minha chegada e caminhada no Doutorado. Serei sempre muito grato pelo apoio! Ao Prof. Jacques HC Delabie, a quem agradeço pelo convívio desde a minha chegada à Bahia, e pela orientação profissional ainda quando mestrando. E pela amizade ao longo desses anos!

Ao Prof. Sérgio P Ribeiro, quem despertou em mim o fascínio pela Ecologia de Dossel!

Aos membros da banca Dr. Marcilio Fagundes (UNIMONTES), Dr. Carlos Sperber (UFV), Dr. Fernando Goulart (UFMG) e Dr. Marcel Coelho (UFMG), por terem participado da minha banca e pelas críticas e sugestões fundamentais para o melhoramento da tese.

A todos os colegas e amigos do Laboratório de Ecologia de Insetos – LEI e do Laboratório de Ecologia Evolutiva e Biodiversidade – LEEB, e a essa galera massa e divertidíssima da Vila Parentoni. Foram excelentes os momentos de convivência... deixa saudades!

Um obrigado especial aos amigos que fiz nos meus longos períodos em BH: Falcones (Luiz Falcão) e Beirones (Marina Beirão), simplesmente fantástico o convívio (sempre disponibilizaram um “canto” para minhas temporadas em BH). Obrigado pelo apoio, incentivo e pela amizade!!! Aos amigos Rambo (Samuel Novais) e ao Dudu (Luís Macedo-Reis), pelas conversas e trocas ideias... amigos sempre dispostos a colaborar! Obrigado Amolla (Reuber Antoniazzi), pelas proveitosas trocas de ideias relacionadas à tese e claro paralelas a ela. À Gramps (Fernanda Costa), meu muito obrigado pelas importantíssimas sugestões. E ao grande Rafael Almeida, muito grato pelas conversas sempre esclarecedoras, valeu!

Aos especialistas botânicos, Prof. Talita Fontoura e José Lima (UESC), que contribuíram na identificação do material botânico. As amigas Nayara Cardoso e Michaela Pessoa, pelo socorro as demandas repentinas!! Gabi (Gabriela Duarte), obrigado pela colaboração e suporte na preparação do mapa!

Um grande obrigado aos colegas e amigos que participaram das inúmeras e intermináveis coletas: Jonathas Lisboa, Rafael Neiva, Rambo, Juliana Martins, Thalles Pereira, Itanna Fernandes, Leonny Santos, Iasmyn Guimarães, Letícia Oliveira, Túlio Chaves e ao grande Bila. E a outra equipe importantíssima que colaborou com a triagem e montagem das “poucas” formigas coletadas: Ana Flávia, Marcela Marega e Josafá, obrigado.

À todos amigos e colegas do *Laboratório de Mirmecologia* (CEPEC) meu muito obrigado pelos momentos de convivência descontraída!!

À minha irmã Welca, ao Oscar Romero e as sobrinhas Paula e Laura pelo convívio nos longos períodos de hospedagem durante minhas atividades acadêmicas na UFMG. E um grande obrigado ao amigo Emmanuel Brant (Rei) e sua mãe, também pelo convívio nos períodos que fiquei em Belo Horizonte.

À minha família, os DaRocha e os Nüscheler, que foram e são importantíssimos para minha caminhada. Em especial à Julia Nüscheler, minha esposa, com a qual tenho dois filhos maravilhosos (Luca e Tomas), e que ao longo desses anos tem compreendido os sacrifícios pela pesquisa, seu apoio foi fundamental. Grande Mulher e Mãe!

SUMÁRIO

RESUMO	viii
ABSTRACT	ix
INTRODUÇÃO GERAL	1
REFERÊNCIAS	5

CAPÍTULO 1

FATORES QUE DETERMINAM A OCORRÊNCIA DE FORMIGAS, EM PARTICULAR

PONEROMORFAS, NO DOSSEL DE FLORESTAS TROPICAIS	15
Resumo	17
Abstract	18
Introdução.....	19
Influência do microclima nas comunidades de formigas do dossel	22
Importância da estrutura do habitat nas comunidades de formigas arbóreas.....	24
Recursos alimentares determinando as comunidades de formigas no dossel	32
<i>Nectários extraflorais</i>	33
<i>Insetos trofobiontes</i>	34
<i>Predação</i>	35
<i>Mosaico: as comunidades de formigas arbóreas estruturam-se através das interações entre formigas territorialmente dominantes</i>	35
Referências	36

CAPÍTULO 2

EPIPHYTIC BROMELIADS AS KEY COMPONENTS FOR MAINTENANCE OF ANT DIVERSITY AND ANT-BROMELIAD INTERACTIONS IN AGROFORESTRY SYSTEM CANOPIES

Abstract	46
Introduction	47
Material and Methods.....	49
<i>Study sites</i>	49
<i>Epiphyte sampling</i>	51
<i>Sample design</i>	52
<i>Epiphyte and associated ant fauna collection</i>	54

<i>Statistical analyses and network topology</i>	54
Results	56
Discussion	63
Conclusions	66
References	67
<i>Supplementary material – Appendix 1</i>	74
<i>Supplementary material – Appendix 2</i>	77
CAPÍTULO 3	
COPAS GRANDES CONTRIBUEM PARA A MANUTENÇÃO DE FORMIGAS E BROMÉLIAS E DE SUAS INTERAÇÕES NOS DOSSÉIS DO AGROECOSSISTEMA CACAUEIRO	83
Resumo	85
Introdução	86
Métodos	88
<i>Área de estudo</i>	88
<i>Delineamento amostral</i>	89
<i>Análises estatísticas</i>	92
Resultados	93
Discussão	98
Referências	102
<i>Material suplementar – Apêndice A1</i>	112
<i>Material suplementar – Apêndice A2</i>	115
Conclusão geral	119
Anexo 1	121
Anexo 2	139
Anexo 3	149

RESUMO

A complexidade dos sistemas florestais tropicais deve-se às múltiplas interações existentes entre os organismos e o habitat. Tais interações dependem da natureza dos organismos envolvidos em distintas escalas espaço-temporais. Alguns aspectos, tais como estrutura do habitat, são importantes para determinar a composição específica das comunidades. A copa de uma árvore contribui para manter determinadas condições microclimáticas e de microhabitat que favorecem a diversidade de animais que habitam o dossel, bem como a da flora epifítica. A intensificação do uso da terra tem aumentado a pressão sobre as florestas naturais tropicais, e matrizes agroecológicas têm adquirido uma importância cada vez maior na manutenção da biodiversidade. Desta forma, a conservação da biodiversidade em áreas de uso agrícola tornou-se objeto de uma série de estudos nas paisagens onde ocorrem remanescentes de florestas tropicais. O objetivo do capítulo I foi de entender os mecanismos que sustentam a estrutura da comunidade de formigas arbóreas, visando inferir sobre os padrões possíveis de diversidade de formigas nos dosséis tropicais. Apontamos que a estrutura da comunidade de formigas arborícolas está fortemente associada a alguns fatores climáticos, tais como amplitude térmica elevada e umidade relativa baixa, em contraste com formigas de serapilheira. No capítulo II avaliamos o papel de diferentes sistemas agroflorestais cacauzeiros na manutenção da estrutura da comunidade de formigas e das interações entre formigas e bromélias epífitas. Verificamos que a presença de bromélias epífitas, independentemente do sistema e/ou da escala, mantêm uma diversidade de formigas no dossel dos sistemas agroflorestais semelhante ao da floresta nativa. Utilizando métricas derivadas da teoria de gráfico, encontramos um alto nível de especialização sobre interações formiga-bromélias em floresta nativa, com uma diminuição gradual na especialização com a homogeneização ambiental. Finalmente, no capítulo III, investigamos os efeitos das características estruturais das árvores hospedeiras (forófitos) e do dossel sobre a presença de bromélias e sobre a rede de interações entre formigas e bromélias em áreas de floresta e em sistemas agroflorestais. Demonstramos que, para a manutenção de bromélias e da rede de interações bromélias-formigas em florestas ou sistemas agroflorestais, a presença de árvores com grandes copas é fundamental, independentemente da origem da planta, que seja nativa ou exótica. Contudo, salientamos que a introdução gradual por plantio de espécies arbóreas exóticas pode levar à perda da diversidade da flora nativa e de suas interações nos agroecossistemas ao longo do tempo.

ABSTRACT
ANTS AND EPIPHYTIC BROMELIADS IN AN AGROFORESTRY
LANDSCAPE MOSAIC.

The complexity of tropical forest systems is due to multiple interactions between organisms and habitat. These interactions depend on the nature of the organisms involved in different spatio-temporal scales. Some aspects, such as habitat structure, are important to determine the specific composition of communities. The canopy of a tree helps maintaining certain microclimatic and microhabitat conditions favoring the diversity of animals inhabiting it, as well as the epiphytic flora. The intensification of land use has increased the pressure on natural tropical forests, and agroecological systems arrays acquired increasing importance in maintaining biodiversity. Thus, the conservation of biodiversity in areas of agricultural use has become the subject of a series of studies in landscapes where occur tropical forest remnants. The goal of chapter I was to understand the mechanisms that underlie community structure of arboreal ants, aiming to infer the possible patterns of ant diversity in tropical canopies. Thus, we point out that the structure of the arboreal ants' community is strongly associated with some climatic factors, such as high temperature range and low relative humidity in relation to litter. In Chapter II we evaluated the role of different cocoa agroforestry systems in maintaining the ant community structure and interactions between ants and epiphytic bromeliads. We found that the occurrence of epiphytic bromeliads, regardless of the system and / or scale, maintain a diversity of ants in the canopy of agroforestry systems similar to native forest. Using metrics derived from graph theory, we found a high level of specialization in ant-bromeliads interactions in native forest, with a gradual decrease in specialization correlated to environmental homogenization. Finally, in Chapter III we investigated the effects of structural characteristics of host trees (phorophytes) and canopy over the occurrence of bromeliads and on the network of interactions between ants and bromeliads in forest areas and in agroforestry systems. We show that, for the maintenance of bromeliads and for the interaction network bromeliads/ants in forests or agroforestry, the presence of trees with large canopies is crucial, regardless of plant origin, being native or exotic. However, we emphasize that the gradual introduction by planting of exotic tree species can lead to loss off diversity of native flora and its interactions in agroecosystems over time.

INTRODUÇÃO GERAL

Frente à elevada taxa de supressão das florestas observada nas últimas décadas, modelos de desenvolvimento sócio-econômico baseados em práticas agroflorestais têm sido cada vez mais indicados como uma estratégia para a conservação de recursos naturais nos trópicos (Izac and Sanchez 2001; Schroth et al. 2004a). O cacaueteiro é um cultivo tradicionalmente plantado em varias regiões tropicais sob um dossel de árvores nativas após o raleamento da floresta (Rice and Greenberg 2000; Ruf and Schroth 2004). Devido à grande extensão de terras cultivadas e importância econômica de seu produto, cacauais sombreados por árvores nativas são citados entre as práticas agroflorestais de maior potencial para conciliar desenvolvimento sócio-econômico e conservação da biodiversidade (Rice and Greenberg 2000; Schroth et al. 2004a; Schroth and Harvey 2007).

No sul da Bahia, o cacaueteiro começou a ser cultivado desde o século XVIII, mas sua maior produção aconteceu nas décadas de 1960 e 1970. As recomendações técnicas para a lavoura cacaueteira naqueles anos eram de corte integral das árvores nativas com posterior plantio de espécies exóticas (por exemplo *Erythrina* sp.), ou raleamento das árvores nativas a 25-30 indivíduos por hectare, técnicas indicadas pela Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueteira (CEPLAC) (Alvim 1966; Alvim and Nair 1986).

O menor custo da implantação do cultivo com raleamento parcial da floresta, geralmente mantendo-se uma densidade de árvores nativas superiores aquela recomendada pela CEPLAC, e plantio direto dos cacaueteiros, teve como resultado a formação do sistema agroflorestal conhecido como cabruca, onde o componente arbóreo nativo é parcialmente mantido (Alger and Caldas 1994; Johns 1999). Essas plantações são bastante heterogêneas por possuírem características distintas umas das outras no que se refere às espécies de árvores nativas presentes. Segundo Sambuichi (2006), a densidade de árvores nativas nas cabrukas varia de 35 a 133 indivíduos por hectare, chegando a 355 indivíduos por hectare em plantações onde as práticas de manejo foram abandonadas levando espécies pioneiras a se instalar. Além de grande variação na densidade de árvores, cada cabruca possui características distintas no que se refere às espécies de árvores nativas presentes, consequência tanto da diversidade de árvores presentes na floresta a partir da qual foi formada, quanto do manejo recebido durante e posterior a sua implantação.

Ainda que bastante depauperados, quando comparados às florestas intocadas ou com baixa perturbação, os sistemas agroflorestais contribuem para manutenção de uma grande fração da cobertura de dossel. O dossel, é composto por um conjunto heterogêneo de copas de árvores que diferem, no que diz respeito à espécie, em tamanho, arquitetura, fenologia e idade (Hallé et al. 1978; Lawton 1983; Bell et al. 1999; Moffett 2013), além de toda a estrutura associada a estas, como madeiras vivas e mortas, folhas, epífitas, lianas, solos suspensos e microclimas (Basset et al. 2003; Yanoviak 2015). Dentro de uma mesma árvore, os diferentes micro-habitats são criados e modificados ao longo do tempo formando uma estratificação vertical, e estabelecendo condições particulares para o estabelecimento de diversas espécies, incluindo numerosas epífitas (Benzing 1990).

Cerca de 10% de todas as plantas vasculares são epífitas e a grande maioria dessas é restrita a florestas tropicais (Nieder et al. 2001). Diferentes fatores ambientais influenciam a distribuição das epífitas (Gentry and Dodson 1987; Winkler et al. 2005). O estabelecimento de bromélias é determinado localmente por fatores como luminosidade e umidade (Benzing 1995), arquitetura do forófito, que determina a interceptação da chuva (Benzing 1990), tamanho, idade, inclinação dos ramos, textura e estabilidade do ritidoma (Ingram and Nadkarni 1993; Zotz and Vollrath 2003), forma de reprodução das epífitas, dispersão e fixação das sementes ao substrato, germinação (García-Franco and Rico-Gray 1988; Zotz and Vollrath 2002), crescimento e sobrevivência de suas plântulas (Hietz 1997). Desta maneira, a composição e a abundância de bromélias epifíticas adultas e plântulas pode variar em função da cobertura do dossel e da estrutura arquitetônica dos forófitos (Winkler et al. 2005; Werner 2011). Comunidades de epífitas possuem um importante papel para numerosos organismos nas florestas, fornecendo nectários, frutos, folhas e abrigo para muitos artrópodes e vertebrados do dossel (Benzing 1990; Nadkarni et al. 2001; Primack and Corlett 2005).

No sudeste da Bahia, a presença de grandes áreas de cultivo de cacau no sistema cabruca contribui para manter uma estrutura florestal simplificada utilizável como habitat por grande parte da fauna (Delabie et al. 2007). O cacau-cabruca, forma de cultivo utilizada por agricultores a mais de 200 anos, é um modelo absolutamente único de agricultura tropical sustentável. A contribuição das agroflorestas cacauceiras para a manutenção da biodiversidade está associada com a composição florística, bem como à estrutura da paisagem (Schroth and Harvey 2007; Cassano et al. 2008; Schroth et al.

2011; Novais et al. 2016a). Muitas vezes, a manutenção da biodiversidade associada ao dossel está associada à manutenção de epífitas (Cruz-Angón and Greenberg 2005; Hietz 2005; Cruz-Angón et al. 2009). Estes sistemas atuam também na manutenção de uma grande variedade de organismos que regulam naturalmente as populações de insetos pragas das plantas que vivem nas plantações sombreadas (como os cacauais) e suas redondezas (Gras et al. 2016) em particular, formigas (Delabie et al. 2007; DaRocha et al. 2015b).

As formigas, dentre os animais presentes no dossel, se destacam devido a sua elevada diversidade e biomassa. A diversidade elevada das formigas arbóreas é notória na Região Neotropical (Wilson 1987; Tobin 1995; DaRocha et al. 2015b). A biomassa desses organismos no dossel de florestas tropicais é superior a de vertebrados e pode representar entre 20 e 40% da biomassa total dos artrópodes (Hunt 2003). Para as formigas que habitam o dossel dos sistemas agrofloretais, as epífitas presentes na copa das árvores são importantes estruturas que permitem a manutenção de uma grande diversidade em uma única árvore (DaRocha et al 2015) e em diferentes tipos de agrofloretas (DaRocha et al em preparação). No entanto, pouco se sabe sobre os efeitos de características das árvores emergentes sobre a ocorrência de bromélias e a manutenção da rede de interações entre formigas em bromélias.

Uma análise recente da cobertura vegetal e de uso do solo indica que a cacauicultura ainda ocupa grandes extensões das terras no litoral sul da Bahia, aproximadamente 6.000 Km² (Landau 2003). Estudos realizados no sul da Bahia e em outras regiões tropicais onde o cacauéiro é cultivado no sistema tradicional, indicam que espécies da flora e fauna nativas podem ser encontrada nessas plantações (Delabie et al. 2007; Faria et al. 2007; Sambuichi and Haridasan 2007). Entretanto, estudos recentes indicam que a contribuição efetiva de tais agroecossistemas para a conservação da biodiversidade está relacionada com a estrutura, composição e manejo das plantações, com a quantidade e qualidade dos remanescentes de habitat nativo, com a localização dos diferentes tipos de habitats na paisagem, variando também de acordo com os organismos, ou grupos de organismos-alvo, da conservação (Alves 1990; Pardini 2004; Faria et al. 2007).

O mosaico formado por remanescentes florestais em vários estágios de sucessão, e as áreas de cultivo do cacau trazem possibilidades particularmente interessantes de manejo da paisagem considerando-se a estratégia de implementação de corredores ecológicos (Ayres et al. 2005).

Essa tese está estruturada em três capítulos. O Capítulo 1 aborda fatores microclimáticos, estrutura do habitat e recursos alimentares que afetam a ocorrência de formigas no dossel de florestas tropicais, em especial as poneromorfas. O capítulo 2 diz respeito ao estudo das bromélias epífitas como componente chave para manutenção da diversidade de formigas e das interações formigas-bromélias no dossel dos sistemas agroflorestais. Por fim, no Capítulo 3, investigamos os efeitos das características estruturais das árvores hospedeiras (forófitos) e do dossel associado sobre a ocorrência de bromélias e sobre a rede de interações entre formigas e bromélias em florestas intocadas/pouco perturbadas e em sistemas agroflorestais.

REFERÊNCIAS

- Alger K, Caldas M (1994) The declining cocoa economy and the Atlantic forest of Southern Bahia, Brazil: conservation attitudes of cocoa planters. *The Environmentalist* 14:107–119.
- Almeida-Neto M, Guimarães PR, Guimarães-Jr PR, et al (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117:1227–1239.
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, et al (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Z* 22:711–728. doi: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- Alves MC (1990) The role of cacao plantations in the conservation of the Atlantic forest of southern Bahia, Brazil. Master Thesis, University of Florida
- Alvim PT (1966) Problemas do sombreamento do cacau. *Cacau Atual* 3:3–5.
- Alvim R, Nair PKR (1986) Combination of cacao with other plantation crops: an agroforestry system in Southeast Bahia, Brazil. *Agrofor Syst* 4:3–15.
- Armbruster P, Hutchinson RA, Cotgrave P (2002) Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. *Oikos* 96:225–234.
- Arnan X, Bosch J, Comas L, et al (2011) Habitat determinants of abundance, structure and composition of flying Hymenoptera communities in mountain old-growth forests. *Insect Conserv Divers* 4:200–211. doi: 10.1111/j.1752-4598.2010.00123.x
- Ayres JM, Fonseca GAB, Rylands AB, et al (2005) Os corredores ecológicos das florestas tropicais do Brasil. Sociedade Civil Mamirauá, Belém, PA
- Bascompte J, Jordano P, Meliá CJ (2003) The nested assembly of plant – animal mutualistic networks. *100:9383–9387*.
- Bascompte J, Jordano P, Olesen JM (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431–433. doi: 10.1126/science.1123412
- Baselga A, Orme CDL (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol Evol* 3:808–812. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x
- Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL (2003) Arthropods of tropical forests - spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom
- Bastolla U, Fortuna MA, Pascual-García A, et al (2009) The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458:1018–20. doi: 10.1038/nature07950
- Bell AD, Bell A, Dines TD (1999) Branch construction and bud defence status at the canopy surface of a West African rainforest. 481–499.

- Benzing DH (1995) Vascular epiphytes. In: Lowman MD, Nadkarni NM (eds) *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego, California, pp 225–254
- Benzing DH (1990) *Vascular epiphytes. General biology and related biota*. Cambridge University Press, Cambridge
- Benzing DH (2000) *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Bestelmeyer BT, Agosti D, Alonso LE, et al (2000) Field techniques for the study of ground-living ants: an overview, description, and evaluation. In: Agosti D, Majer JD, Tennant LA, Schultz TR (eds) *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., pp 122–144
- Bhagwat SA, Willis K, Birks H, Whittaker R (2008) Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? *Trends Ecol Evol* 23:261–267.
- Blüthgen N (2010) Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic Appl Ecol* 11:185–195. doi: 10.1016/j.baae.2010.01.001
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol* 6:12–18. doi: 10.1186/1472-6785-6-9
- Brandão CRF, Silva RR, Delabie JHC (2009) Formigas (Hymenoptera). In: Panizzi AR, Parra JRP (eds) *Bioecologia e nutrição de insetos: base para o manejo integrado de pragas*. Emrapa Tecnológica, Brasília, pp 1–56
- Brown WLJ (1976) Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, subtribal characters. *Genus Odontomachus*. *Stud Entomol* 19:67–171.
- Campos RI, Vasconcelos HL, Ribeiro SP, et al (2006) Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. *Ecography* 29:442–450. doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04520.x
- Cardelús CL, Chazdon R (2005) Inner-crown microenvironments of two emergent tree species in a lowland Wet Forest. *Biotropica* 37:238–244. doi: 10.1111/j.1744-7429.2005.00032.x
- Cassano CR, Schroth G, Delabie JHC, et al (2014) Desafios e recomendações para a conservação da biodiversidade na região cacaueteira do sul da Bahia. *Bol. Téc.* 205:54.
- Cassano CR, Schroth G, Faria D, et al (2008) Landscape and farm scale management to enhance biodiversity conservation in the cocoa producing region of southern Bahia, Brazil. *Biodivers Conserv* 18:577–603. doi: 10.1007/s10531-008-9526-x
- Catenacci LS, De Vleeschouwer K, Nogueira-Filho SLG (2009) Seed dispersal by Golden-headed Lion Tamarins *Leontopithecus crysomelas* in Southern Bahian Atlantic Forest, Brazil. *Biotropica* 41:744–750.

- Chao A, Chiu C-H, Hsieh TC (2012) Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93:2037–2051.
- Clough Y, Barkmann J, Jührbandt J, et al (2011) Combining high biodiversity with high yields in tropical agroforests. *Proc Natl Acad Sci U S A* 108:8311–8316.
- Clough Y, Faust H, Tschardt T (2009) Cacao boom and bust: sustainability of agroforests and opportunities for biodiversity conservation. *Conserv Lett* 2:197–205.
- Crawley MJ (2013) *The R book*. John Wiley & Sons Ltd, London, UK
- Cruz-Angón A, Baena ML, Greenberg R (2009) The contribution of epiphytes to the abundance and species richness of canopy insects in a Mexican coffee plantation. *J Trop Ecol* 25:453–463. doi: 10.1017/S0266467409990125
- Cruz-Angón A, Greenberg R (2005) Are epiphytes important for birds in coffee plantations? An experimental assessment. *J Appl Ecol* 42:150–159. doi: 10.1111/j.1365-2664.2004.00983.x
- DaRocha WD, Delabie JHC, Neves FS, Ribeiro SP (2015a) Fatores que determinam a ocorrência de formigas, em particular poneromorfas, no dossel de florestas tropicais. In: Delabie JHC, Feitosa RM, Serrão JE, et al. (eds) *As formigas poneromorfas do Brasil*. Editus, Ilhéus, pp 285–301
- DaRocha WD, Ribeiro SP, Neves FS, et al (2015b) How does bromeliad distribution structure the arboreal ant assemblage (Hymenoptera: Formicidae) on a single tree in a Brazilian Atlantic forest agroecosystem? *Myrmecol News* 21:83–92.
- Dáttilo W, Díaz-Castelazo C, Rico-Gray V (2014) Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant–plant networks. *Biol J Linn Soc* 113:405–414. doi: 10.1111/bij.12350
- Dáttilo W, Dyer L (2014) Canopy openness enhances diversity of ant–plant interactions in the Brazilian Amazon rainforest. *Biotropica* 46:712–719. doi: 10.1111/btp.12157
- Davidson DW, Cook SC, Snelling RR, Chua TH (2003) Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300:969–972.
- Delabie JHC, Jahyny B, Nascimento IC, et al (2007) Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic forest fauna of southern Bahia, Brazil. *Biodivers Conserv* 16:2359–2384. doi: 10.1007/s10531-007-9190-6
- Dormann CF, Fründ J, Blüthgen N, Gruber B (2009) Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. 7–24.
- Erwin TL (1983) Tropical forest canopies: the last biotic frontier. *Bull Entomol Soc Am* 29:14–19.

- Falcão JCF, Dáttilo W, Izzo TJ (2015) Efficiency of different planted forests in recovering biodiversity and ecological interactions in Brazilian Amazon. *For Ecol Manag* 339:105–111.
- Faria D, Paciência MLB, Dixo M, et al (2007) Ferns, frogs, lizards, birds and bats in forest fragments and shade cacao plantations in two contrasting landscape in the Atlantic Forest, Brazil. *Biodivers Conserv* 16:2335–2357.
- Fontoura T, Cazetta E, Catenacci L, et al (2010) Diurnal frugivores on the Bromeliaceae *Aechmea depressa* L.B. Sm. from Northeastern Brazil: the prominent role taken by a small forest primate. *Biota Neotropica* 10:351–354.
- García-Franco JG, Rico-Gray V (1988) Experiments on seed dispersal and deposition patterns of epiphytes. The case of *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae). *Phytologia* 65:73–78.
- Gentry AH, Dodson CH (1987) Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Ann Mo Bot Gard* 74:205–233.
- Gibson RH, Knott B, Eberlein T, Memmott J (2011) Sampling method influences the structure of plant-pollinator networks. *Oikos* 120:822–831. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18927.x
- Gouda EJ, Butcher D, Gouda CS (2012) Encyclopaedia of Bromeliads. *Encycl. Bromel.*
- Gouvêa JBS, Silva LAM, Hori M (1976) Fitogeografia. In: Diagnóstico socioeconômico da região cacauera, Recursos Florestais. CEPLAC/IICA, Ilhéus, pp 1–7
- Gramacho ICP, Magno AES, Mandarinino EP, Matos A (1992) Cultivo e beneficiamento do cacau na Bahia. CEPLAC, Ilhéus
- Gras P, Tschardt T, Maas B, et al (2016) How ants, birds and bats affect crop yield along shade gradients in tropical cacao agroforestry. *J Appl Ecol*. doi: 10.1111/1365-2664.12625
- Guimarães-Jr PR, Guimarães PR (2006) Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environ Model Softw* 21:1512–1513.
- Guimerà R, Sales-Pardo M, Amaral LAN (2004) Modularity from fluctuations in random graphs and complex networks. *Phys Rev E* 70:025101.
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB (1978) Tropical trees and forests, an architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin
- Hietz P (1997) Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *J Ecol* 85:767–775.
- Hietz P (2005) Conservation of vascular epiphyte diversity in Mexican coffee plantations. *Conserv Biol* 19:391–399.

- Hietz-Seifert U, Hietz P, Guevara S (1995) Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biol Conserv* 75:103–111.
- Hunt JH (2003) Cryptic herbivores of the rainforest canopy. *Science* 300:916–917.
- Hylander K, Nemomissa S (2008) Home garden coffee as a repository of epiphyte biodiversity in Ethiopia. *Front Ecol Environ* 6:524–528. doi: 0.1890/080001
- Ingram SW, Nadkarni NM (1993) Composition and distribution of epiphytic organic matter in a Neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 25:370–383.
- Izac A-MN, Sanchez PA (2001) Towards a natural resource management paradigm for international agriculture: the example of agroforestry research. *Agric Syst* 69:5–25.
- Johns ND (1999) Conservation In Brazils chocolate forest: the unlike persistence of the traditional cocoa agroecosystem. *Environ Manage* 23:31–47.
- Karp DS, Rominger AJ, Zook J, et al (2012) Intensive agriculture erodes beta-diversity at large scales. *Ecol Lett* 15:963–970.
- Ker JC (1994) Latossolos do Brasil: uma revisão. *Geonomos* 5:17–40.
- Klimes P, Idigel C, Rimandai M, et al (2012) Why are there more arboreal ant species in primary than in secondary tropical forests? *J Anim Ecol* 81:1103–1112.
- Landau EC (2003) Padrões de ocupação espacial da paisagem na Mata Atlântica do sudeste da Bahia, Brasi. In: Corredor de biodiversidade da Mata Atlântica do sul da Bahia. IESB/CI/CABS/UFMG/UNICAMP, CD-ROM, Ilhéus,
- Lassau SA, Hochuli DF (2004) Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27:157–164.
- Lawton JH (1983) Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annu Rev Entomol* 28:23–39.
- Leakey RRB (2014) The role of trees in agroecology and sustainable agriculture in the tropics. *Annu Rev Phytopathol* 52:113–133. doi: 10.1146/annurev-phyto-102313-045838
- Luther HE (2012) An Alphabetical List of Bromeliad Binomials, 13th edn. Marie Selby Botanical Gardens & the Bromeliad Society International, Sarasota, Florida
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Marquitti FMD, Guimarães PR, Pires MM, Bittencourt LF (2014) MODULAR: Software for the autonomous computation of modularity in large network sets. *Ecography* 37:221–224.

- Martinelli G, Vieira CM, Gonzalez M, et al (2008) Bromeliaceae da Mata Atlântica: lista de espécies, distribuição e conservação. *Rodriguésia* 59:209–258.
- Mello MAR, Marquitti FMD, Guimarães PR, et al (2011) The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia* 167:131–140. doi: 10.1007/s00442-011-1984-2
- Moffett MW (2013) Comparative canopy biology and the structure of ecosystems. In: Lowman MD, Devy S, Ganesh T (eds) *Treetops at risk: challenge of global canopy*. Springer New York, New York, NY,
- Moguel P, Toledo VM (1999) Biodiversity conservation in traditional coffee systems fo Mexico. *Conserv Biol* 13:11–21.
- Mondragón D, Valverde T, Hernández-Apolinar M (2015) Population ecology of epiphytic angiosperms: A review. *Trop Ecol* 56:01–39.
- Moorhead LC, Philpott SM, Bichier P (2010) Epiphyte biodiversity in the coffee agricultural matrix: canopy stratification and distance from forest fragments. *Conserv Biol* 24:737–746. doi: 10.1111/j.1523-1739.2009.01430.x
- Mori SA (1989) Eastern extra-amazonian Brasil. In: Campbell DG, Hammond HD (eds) *Floristic inventory of tropical countries: the status of plant systematics, collections, and vegetation, plus recommendations for the future*. The New York Botanical Garden, New York, pp 427–455
- Myers N, Mittermeier RE, Mittermeier CG, et al (2000) Biodiversity hotspot for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- Nadkarni NM, Merwin MC, Nieder J (2001) Forest canopies, plant diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity*, Academic P. pp 27–40
- Nadkarni NM, Schafer D, Matelson TJ, Solano R (2004) Biomass and nutrient pools of canopy and terrestrial components in a primary and a secondary montane cloud forest, Costa Rica. *For Ecol Manag* 198:223–236. doi: 10.1016/j.foreco.2004.04.011
- Neves FS, Sperber CF, Campos RI, et al (2013) Contrasting effects of sampling scale on insect herbivores distribution in response to canopy structure. *Rev Biol Trop* 61:125–137.
- Newbold T, Hudson LN, Hill SLL, et al (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520:45–50. doi: 10.1038/nature14324
- Nieder J, Prosperi J, Michaloud G (2001) Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecol* 153:51–63.
- Nöske NM, Hilt N, Werner FA, et al (2008) Disturbance effects on epiphytes and moths in a montane forest in Ecuador. *Basic Appl Ecol* 9:4–12.

- Novais SMA, Macedo-Reis LE, DaRocha WD, Neves FS (2016a) Contrasting effects of habitat management on different feeding guilds of herbivorous insects in cacao agroforestry systems. *Rev Biol Trop* in press.
- Novais SMA, Macedo-Reis LE, Neves FS (2016b) Predatory beetles in cacao agroforestry systems in Brazilian Atlantic Forest: a test of the natural enemy hypothesis. *Agrofor Syst* 1–9. doi: 10.1007/s10457-016-9917-z
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, et al (2013) *vegan: Community Ecology Package*.
- Olesen JM, Bascompte J, Elberling H, Jordano P (2008) Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology* 89:1573–1582.
- Oliveira LC, Neves LG, Raboy BE, Dietz JM (2011) Abundance of jackfruit (*Artocarpus heterophyllus*) affects group characteristics and use of space by golden-headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*) in cabruca agroforest. *Environ Manage* 48:248–262.
- Paoletti MG, Taylor RAJ, Stinner BR, et al (1991) Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a Venezuelan cloud forest. *J Trop Ecol* 7:373–383.
- Pardini R (2004) Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic forest landscape. *Biodivers Conserv* 13:2567–2586. doi: 10.1023/B:BIOC.0000048452.18878.2d
- Perfecto I, Rice RA, Greenberg R, van der Voort ME (1996) Shade Coffee: A Disappearing Refuge for Biodiversity. *BioScience* 46:598–608.
- Perry DR (1978) A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10:155–157. doi: 10.2307/2388019
- Poltz K, Zotz G (2011) Vascular epiphytes on isolated pasture trees along a rainfall gradient in the lowlands of Panama. *Biotropica* 43:165–172. doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00669.x
- Primack RB, Corlett R (2005) *Tropical rain forests: an ecological and biogeographical comparison*. Blackwell Publishing Ltda, Oxford, UK
- Ramírez-Morillo IM, Carnevali G, Cetzal-Ix W (2010) *Hohenbergia mesoamericana* (Bromeliaceae), first record of the genus for Mesoamerica. *Rev Mex Biodivers* 81:21–26.
- R Core Team R (2015) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing
- Ribas CR, Schoereder JH, Pic M, Soares SM (2003) Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecol* 28:305–314. doi: 10.1046/j.1442-9993.2003.01290.x
- Ribeiro SP, Espírito Santo NB, Delabie JHC, Majer JD (2013) Competition, resources and the ant (Hymenoptera: Formicidae) mosaic: a comparison of upper and lower canopy. *Myrmecol News* 18:113–120.

- Rice RA, Greenberg R (2000) Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio* 29:167–173.
- Richardson BA (1999) The Bromeliad Microcosm and the Assessment of Faunal Diversity in a Neotropical Forest. *Biotropica* 31:321–336.
- Rodgers DJ, Kitching RL (2011) Rainforest Collembola (Hexapoda: Collembola) and the insularity of epiphyte microhabitats. *Insect Conserv Divers* 4:99–106. doi: 10.1111/j.1752-4598.2010.00104.x
- Ruf F, Schroth G (2004) Chocolate forests and monocultures - an historical review of cocoa growing and its conflicting role in tropical deforestation and forest conservation. In: Schroth G, da Fonseca GAB, Harvey CA, et al. (eds) *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press, Washington D.C., pp 107–134
- Saldarriaga JG, Uhl C (1991) Recovery of forest vegetation following slash-and-burn agriculture in the upper Rio Negro. In: Gomez-Pompa A, Whitmore TC, Hadley M (eds) *Tropical rain forest: regeneration and management*. Blackwell, New York, pp 303–312
- Sambuichi RHR (2006) Estrutura e dinâmica do componente arbóreo em área de cabruca na região cacauera do sul da Bahia, Brasil. *Acta Botânica Bras* 20:943–954.
- Sambuichi RHR, Haridasan M (2007) Recovery of species richness and conservation of native Atlantic forest trees in the cacao plantations of southern Bahia in Brazil. *Biodivers Conserv* 16:3681–3701. doi: 10.1007/s10531-006-9017-x
- Sambuichi RHR, Vidal DB, Piasentin FB, et al (2012) Cabruca agroforests in southern Bahia, Brazil: tree component, management practices and tree species conservation. *Biodivers Conserv* 21:1055–1077.
- Santos GMM, Dáttilo W, Presley SJ (2014) The seasonal dynamic of ant-flower networks in a semi-arid tropical environment. *Ecol Entomol* 39:674–683. doi: 10.1111/een.12138
- Sáyago R, Lopezaraiza-Mikel M, Quesada M, et al (2013) Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte–phorophyte network. *Proc R Soc Biol Sci B* 280:20122821. doi: 10.1098/rspb.2012.2821
- Schroth G, da Fonseca GAB, Harvey CA, et al (2004a) *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press, Washington D.C.
- Schroth G, Faria D, Araujo M, et al (2011) Conservation in tropical landscape mosaics: the case of the cacao landscape of southern Bahia, Brazil. *Biodivers Conserv* 20:1635–1654. doi: 10.1007/s10531-011-0052-x
- Schroth G, Garcia E, Griscom BW, et al (2015) Commodity production as restoration driver in the Brazilian Amazon? Pasture re-agro-forestation with cocoa (*Theobroma cacao*) in southern Pará. *Sustain Sci*. doi: 10.1007/s11625-015-0330-8

- Schroth G, Harvey CA (2007) Biodiversity conservation in cocoa production landscapes. *Biodivers Conserv* 16:2237–2244.
- Schroth G, Harvey CA, Vincent G (2004b) Complex agroforests: their structure, diversity, and potential role in landscape conservation. In: Schroth G, da Fonseca GAB, Harvey CA, et al. (eds) *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press, Washington D.C., pp 227–260
- Solar RR de C, Barlow J, Ferreira J, et al (2015) How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecol Lett* 18:1108–1118. doi: 10.1111/ele.12494
- Souza VF, Bomfim JA, Fontoura T, Cazetta E (2015) Richness and abundance of *Aechmea* and *Hohenbergia* (Bromeliaceae) in forest fragments and shade cocoa plantations in two contrasting landscapes in southern Bahia, Brazil. *Trop Conserv Sci* 8:58–75.
- Sperber CF, Nakayama K, Valverde MJ, Neves FDS (2004) Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cacao agroforestry. *Basic Appl Ecol* 5:241–251. doi: 10.1016/j.baae.2004.04.001
- Steffan-Dewenter I, Kessler M, Barkmann J, et al (2007) Tradeoffs between income, biodiversity, and ecosystem functioning during tropical rainforest conversion and agroforestry intensification. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:4973–4978.
- Stein A, Gerstner K, Kreft H (2014) Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol Lett* 17:866–880.
- Stuntz S, Linder C, Linsenmair KE, et al (2003) Do non-myrmecophilic epiphytes influence community structure of arboreal ants? *Basic Appl Ecol* 4:363–374.
- Talaga S, Dézerald O, Carteron A, et al (2015) Tank bromeliads as natural microcosms: A facultative association with ants influences the aquatic invertebrate community structure. *C R Biol* 338:696–700. doi: 10.1016/j.crv.2015.05.006
- Tobin JE (1995) Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. In: Lowman MD, Nadkarni NM (eds) *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego, California, pp 129–147
- Werner FA (2011) Reduced growth and survival of vascular epiphytes on isolated remnant trees in a recent tropical montane forest clear-cut. *Basic Appl Ecol* 12:172–181. doi: 10.1016/j.baae.2010.11.002
- Werner FA, Homeier J, Gradstein SR (2005) Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of southern Ecuador. *Ecotropica* 11:21–40.
- Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 12:213–251.
- Wilson EO (1987) The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. *Biotropica* 19:245–251. doi: 10.2307/2388342

- Winkler M, Hülber K, Hietz P (2005) Effect of canopy position on germination and seedling survival of epiphytic bromeliads in a Mexican Humid Montane Forest. *Ann Bot* 95:1039–1047. doi: 10.1093/aob/mci115
- Woods CL, Cardelús CL, DeWalt SJ (2015) Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. *J Ecol* 103:421–430. doi: 10.1111/1365-2745.12357
- Yanoviak SP (2015) Effects of lianas on canopy arthropod community structure. In: Schnitzer SA, Bongers F, Burnham RJ, Putz FE (eds) *Ecology of lianas*. John Wiley & Sons Ltda, UK, pp 345–361
- Yanoviak SP, Berghoff SM, Linsenmair KE, Zotz G (2011) Effects of an epiphytic orchid on arboreal ant community structure in Panama. *Biotropica* 43:731–737.
- Yanoviak SP, Walker H, Nadkarni NM (2004) Arthropod assemblages in vegetative vs. humic portions of epiphyte mats in a neotropical cloud forest. *Pedobiologia* 48:51–58. doi: 10.1016/j.pedobi.2003.07.003
- Yusah KM, Foster WA (2016) Tree size and habitat complexity affect ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in the high canopy of Bornean rain forest. *Myrmecol News* 23:15–23.
- Zotz G, Vollrath B (2003) The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* - correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. *J Trop Ecol* 19:81–90. doi: 10.1017/S0266467403003092
- Zotz G, Vollrath B (2002) Substrate preferences of epiphytic bromeliads: an experimental approach. *Acta Oecologica* 23:99–102.

Capítulo 1

FATORES QUE DETERMINAM A OCORRÊNCIA DE FORMIGAS, EM PARTICULAR PONEROMORFAS, NO DOSSEL DE FLORESTAS TROPICAIS

Fatores que determinam a ocorrência de formigas, em particular poneromorfos, no dossel de florestas tropicais

Wesley Duarte DaRocha^{1,2}, Jacques Hubert Charles Delabie², Frederico Siqueira Neves³
e Sérgio Pontes Ribeiro⁴

Endereços:

1 Pós-Graduação ECMVS, Laboratório de Ecologia de Insetos/LEI, ICB, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte – MG; Email: wd.darocho@gmail.com

2 Laboratório de Mirmecologia UESC / CEPLAC, Centro de Pesquisa do Cacau, C.P. 7, 45600-900, Ilhéus, BA, Brasil. Email: jacques.delabie@gmail.com

3 Laboratório de Ecologia de Insetos/LEI, ICB, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte - MG, Email: fred.neves@gmail.com

4 Laboratório de Ecologia Evolutiva de Insetos de Dossel e Sucessão natural/LEEIDSN, DEBIO/ICEB, Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto – MG - 35400-000, Email: spribeiro@iceb.ufop.br

*O capítulo está formatado conforme as normas do corpo editorial do livro *As formigas Poneromorfos do Brasil (ver anexo 2)*

Resumo

O dossel das florestas tropicais abriga grande parte da diversidade animal. Nesse, as formigas se destacam devido a sua biomassa e diversidade que são notavelmente elevadas na Região Neotropical. A biomassa desses organismos no dossel das florestas é superior a de vertebrados e pode representar entre 20 e 40% da biomassa dos artrópodes. A diversidade e grupos funcionais é encontrada nos sistemas agroflorestais. Além de interagir com numerosos organismos, plantas e animais, do próprio dossel, as formigas da copa das árvores podem espécies que vivem no solo, principalmente em agro- ou ecossistemas com árvores baixas. Estudos comparativos sobre os ambientes da serapilheira e do dossel vêm buscando entender os padrões para os mecanismos que estruturam as assembleias de formigas arborícolas comparativamente às que habitam o solo. Em particular, as poneromorfas arborícolas foram até então negligenciadas em estudos de comunidades de formigas arbóreas, apesar de ser um grupo quase tão diverso nesse ambiente quanto na serapilheira. As espécies arborícolas desse grupo são, em sua maioria, de grande tamanho corpóreo e apresentam grande resistência à dessecação comparadas às espécies menores que vivem no mesmo habitat, que é caracterizado por elevadas temperaturas, elevada amplitude térmica e baixa umidade relativa. Seu comportamento, principalmente predador, e com colônias de relativamente poucos indivíduos, inclui forrageio solitário durante o qual uma área extensa pode ser visitada. Esses aspectos comportamentais, suas exigências nutricionais e sua morfologia fazem com que essas formigas sejam exigentes quanto aos lugares de nidificação e forrageio, com uma frequência elevada em dosséis que mantêm epífitas e cupinzeiros abandonados. Várias hipóteses sobre o gradiente de condições e de recursos entre dossel e serapilheira têm sido examinadas para explicar esses padrões. Este capítulo faz uma revisão em que compara os aspectos ecológicos estruturais abióticos e bióticos dos ambientes de dossel comparados à serapilheira, mostrando como os aspectos microclimáticos, estruturadores de habitat e as condições nutricionais são determinantes para a sobrevivência de poneromorfas no dossel. As hipóteses apresentadas aqui visam entender a estruturação da comunidade de formigas que vivem em ambientes de dossel e serapilheira, com consequências sobre a morfologia dos próprios insetos.

Abstract

Factors determining the occurrence of ants, in particular poneromorphs, in the tropical forest canopy - The canopy of tropical forests houses much of animal diversity. Here, the ants stand out due to their high biomass and diversity, particularly so in the Neotropical Region. The biomass of these organisms in the forest canopy is higher than that of vertebrates and may represent between 20 - 40% of that of arthropods. Similar diversities and functional groups can be found in many Neotropical agroforestry systems. Besides interacting with numerous organisms, plants or animals, and the canopy itself, the ants from the treetops may be under the influence of species living in or on the ground, especially in agroecosystems or ecosystems with low trees. Comparative studies on litter and canopy environments are seeking to understand the mechanisms that structure the arboreal ant assemblages compared to those inhabiting the ground. In particular, arboreal poneromorphs have been neglected in most of the studies on tree ant assemblages, despite this being a group that is almost as diverse in this environment as in the litter. The arboreal species from this group are mostly of large body size and have good resistance to desiccation compared to smaller species living in the same habitat, which is characterized by high temperatures, high thermal amplitudes and low relative humidity. Their behaviour is mostly predatory, and their colonies are of relatively few individuals, generally exhibiting solitary foraging during which a large area can be visited. These behavioral aspects, their nutritional requirements and their morphology tend to dictate the favourability of their nesting and foraging places. A high frequency of poneromorph nests is found in canopies with epiphytes and abandoned termite nests, as these are extremely favourable for the installation of their colonies. Several hypotheses aiming to study the gradient of conditions and resources between canopy and litter have been examined to explain these patterns. This chapter gives a brief review of the abiotic, structural and ecological aspects of the canopy habitats in comparison to that of the litter, indicating how microclimate, habitat structuring and nutritional conditions could be decisive for poneromorph survival in the canopy. The hypotheses presented here aim to help us to understand the structure of the ant community living in canopy and litter environments, and the consequences for the morphology of the insects themselves.

Introdução

A copa das árvores (o dossel) das florestas tropicais pode abrigar grande parte da diversidade de animais de uma floresta (ERWIN, 1982; NOVOTNY et al., 2002) dentre os animais presentes no dossel, as formigas se destacam devido a sua elevada diversidade e biomassa. A diversidade elevada das formigas arbóreas é notória na Região Neotropical (WILSON, 1987; TOBIN, 1995; YANOVIK et al., 2011). A biomassa desses organismos no dossel de florestas tropicais é superior a de vertebrados (WILSON, 1987) e pode representar entre 20 e 40% da biomassa total dos artrópodes (TOBIN, 1995).

O termo dossel corresponde por definição à região superior de uma floresta, constituído pelo conjunto das copas de árvores, diferindo em termos de espécies, tamanho, arquitetura, fenologia (perenes, floração, etc.) e idade (HALLÉ; OLDEMAN; TOMLINSON, 1978; LAWTON, 1983; BELL; BELL; DINES, 1999), além de toda a estrutura associada a estas, como madeiras vivas e mortas, folhas, epífitas, lianas, solos suspensos e microclimas (NADKARNI, 1995; PAOLETTI et al., 1991; BASSET et al., 2003; YANOVIK et al., 2011; YANOVIK, 2015).

No dossel das florestas tropicais uma grande diversidade de espécies que compõem diferentes grupos funcionais (ver ANDERSEN, 1995; NEVES et al., 2013; BRANDÃO et al., 2012) da comunidade de formigas divide o espaço formado pelo dossel: o primeiro é constituído pelas formigas arborícolas *sensu stricto*, que dependem sobretudo da árvore hospedeira e dos recursos encontrados nela; o segundo corresponde às espécies que vivem associadas às epífitas que retêm nas suas raízes matéria orgânica em decomposição, estruturando um substrato que constitui um verdadeiro solo, o “solo suspenso” (ver PAOLETTI et al., 1991; DELABIE, 2003; DaROCHA et al., 2015); o terceiro é formado pela fauna que vive nos “jardins de formigas” (YU, 1994; DELABIE; OSPINA; ZABALA, 2003; DEJEAN et al., 2007), considerado, às vezes, uma simples variante do caso anterior. De fato, cada um desses grupos funcionais é o produto da adaptação de um segmento distinto da mirmecofauna que influencia a comunidade local de formigas. Nesses segmentos, as formigas participam de vários níveis da cadeia trófica, como predadoras, detritívoras, herbívoras de forma direta, como as formigas cortadeiras, ou indireta através da utilização de exsudatos açucarados liberados por insetos herbívoros trofobiontes ou recursos presentes nas árvores como os nectários extra-florais (NEFs) (HUNT, 2003).

As assembleias de invertebrados e vertebrados que vivem sobre as árvores podem ser afetadas pelas características estruturais da planta hospedeira sob diferentes formas. Alguns estudos demonstram que o desenvolvimento da planta hospedeira afeta diretamente a distribuição dos insetos (VASCONCELOS; DAVIDSON, 2000; LAWRENCE; POTTS; WHITHAM, 2003; FONSECA; BENSON, 2003; DJIÉTO-LORDON, 2004; CAMPOS et al., 2006; CONCEIÇÃO et al., 2014). Assim, as mudanças que ocorrem nas copas das árvores quando essas atingem os estratos superiores da vegetação podem causar modificações nas condições do habitat afetando a fauna de insetos associados (BASSET; ABERLENC; DELVARE, 1992; CAMPOS et al., 2006; NEVES et al., 2013, 2014). No entanto, o efeito do aumento da disponibilidade de alimentos e abrigos específicos sobre a mirmecofauna em relação ao crescimento da planta ainda é pouco estudado, e o conhecimento correspondente é restrito a mirmecófitas (VASCONCELOS; DAVIDSON, 2000; CAMPOS et al., 2006; COSTA et al., 2012).

As associações formiga-planta já motivaram alguns dos estudos sobre possíveis mutualismos (BENSON, 1985; DAVIDSON; MACKAY, 1993; JOVILET, 1996). Embora o grau de dependência recíproca varie de uma associação à outra, em situações extremas, as formigas podem retirar toda sua alimentação da planta hospedeira na forma de néctar, rico em carboidrato, além de a mesma lhes oferecer locais de nidificação. As formigas, em troca, defendem as plantas contra herbívoros e fornecem nutrientes na forma de rejeitos orgânicos e fezes, ricos em ureia, além de as auxiliarem na dispersão de suas sementes. Em raríssimos casos, as formigas podem também atuar como polinizadoras (BEATTIE, 1985; FONSECA, 1994; TOBIN, 1995).

Estas associações entre formigas e plantas se tornam mais complexas em dosséis florestais do que em agrossistemas. Componentes sutis do habitat e que derivam da ontogênese da planta hospedeira aparentemente determinam a riqueza e abundância das espécies de formigas, conjuntamente com a presença de estruturas mirmecófilas e recursos alimentares (CAMPOS et al., 2006; DELABIE et al., 2010; FEITOSA et al., 2012; REIS et al., 2013; CONCEIÇÃO et al., 2014). Em contrapartida, as formigas, bem como outros invertebrados, transportam nutrientes e detritos para bifurcações de troncos, fustes e outros locais da copa. No entanto, o solo suspenso é formado, sobretudo, pela acumulação natural de detritos orgânicos oferecendo recursos para diversos organismos (ver PAOLETTI et al., 1988). Este transporte é responsável pelo estabelecimento de diversas espécies de epífitas ou por um mecanismo de

enriquecimento de microhabitat quando já ocorrem epífitas associadas (PAOLETTI et al., 1988; DaROCHA et al., 2015).

Essa grande diversidade de espécies e os mesmos grupos funcionais são também encontrados nos sistemas agroflorestais (LESTON, 1978; MAJER; DELABIE; SMITH, 1994; DaROCHA et al., 2015). Esses sistemas possuem uma dinâmica baseada na prática de manejo dos recursos naturais, o que diversifica a produção e aumenta os benefícios sociais, econômicos e ambientais através da integração do uso e do manejo das árvores e outras plantas lenhosas nas atividades típicas de produção da fazenda e nas paisagens agrícolas (ICRAF 2000). Na Região Neotropical, encontramos como exemplos de sistemas agroflorestais os cacauais do sudeste da Bahia. Grandes extensões de terra abrigam predominantemente esses sistemas que mantêm parte das árvores remanescentes da mata nativa para sombreamento da lavoura cacaueteira, conhecidos regionalmente como cabruca (DELABIE et al., 2007; CASSANO et al., 2009). As cabrucas têm um importante papel na conservação da biodiversidade regional e constituem ótimos habitats para estudar esses componentes que interagem de forma complexa e que participam na estruturação do mosaico de espécies de formigas presentes no dossel (LESTON, 1978; MAJER; DELABIE; SMITH, 1994; RIBEIRO et al., 2013). Com alta diversidade nesses agrossistemas (PERFECTO et al., 1996; DELABIE et al., 2007), as formigas arborícolas são frequentemente predadores generalistas ou especializados, ou ainda simples espécies oportunistas que podem atuar como agentes de controle biológico na regulação das populações de fitófagos que se alimentam das plantas cultivadas, pela predação direta ou outros mecanismos (WAY; KHOO, 1992; ROBERTS; COOPER; PETIT, 2000).

Além das interações que ocorrem no dossel, a fauna de formigas associada à copa das árvores pode estar sob influência das formigas presentes no solo, principalmente em sistemas que apresentam árvores baixas (MARTINEZ, 2015). Estudos comparativos nos diferentes ambientes da serapilheira e do dossel vêm buscando entender os padrões que estruturam as assembleias de formigas arborícolas comparativamente às das que vivem no solo (BASSET et al., 2012). Várias hipóteses para estudar o gradiente de condições e recursos entre dossel e serapilheira têm sido examinadas para explicar esses padrões. A Tabela 20.I apresenta hipóteses consistentes para a estruturação da comunidade de formigas que vivem em ambientes de dossel e serapilheira, e isso inclui também consequências sobre a morfologia dos próprios insetos.

Tabela 20.1. Hipóteses testadas, não mutualmente exclusivas, para explicar os padrões observados nas assembleias de formigas em estudos comparativos entre os ambientes de dossel e serapilheira.

Hipóteses	Referências
1. Condições do clima	(WEISER et al., 2010; KASPARI et al., 2014)
2. Estrutura do habitat	(YANOVIK; KASPARI, 2000; YANOVIK et al., 2012)
3. Limitação por nutrientes	(KASPARI; YANOVIK, 2001, 2009)

Dentre as formigas presentes no dossel de florestas tropicais ou agroecossistemas, ainda se conhece pouco a respeito da distribuição das espécies do grupo das poneromorfas e dos mecanismos determinantes dessa distribuição. A escassez de informações sobre essas formigas de comportamento principalmente predador (JIMÉNEZ et al., 2008) se deve sobretudo à dificuldade de acesso dos pesquisadores ao estrato dossel. Porém, estudos específicos para alguns gêneros arborícolas e das particularidades das formigas que utilizam os microhabitats bromelícolas presentes no dossel (DaROCHA et al., 2015) têm contribuído ao conhecimento da ecologia das poneromorfas arborícolas.

Assim, entender o papel potencial de alguns mecanismos, microclima, estrutura do habitat e disponibilidade de nutrientes, sobre a distribuição da comunidade de formigas de dossel é essencial para prever futuros padrões da diversidade nos dosséis tropicais, assim como de determinados grupos de formigas ainda pouco estudados, como, por exemplo, as poneromorfas.

Influência do microclima nas comunidades de formigas do dossel

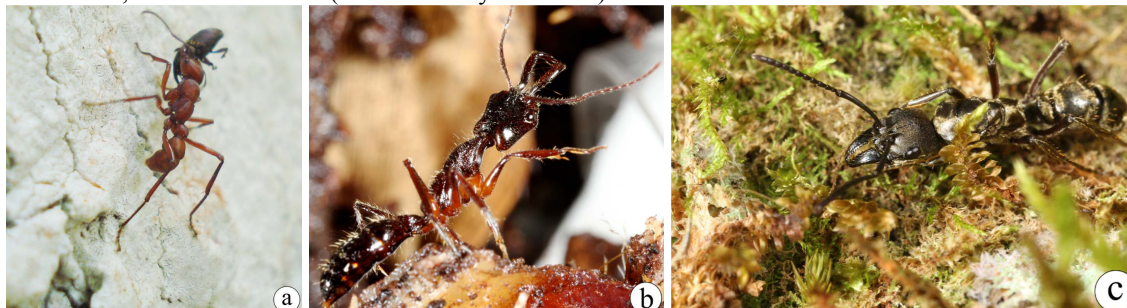
O dossel das florestas tropicais apresenta condições microclimáticas drasticamente diferentes dos estratos inferiores, como a serapilheira. Na serapilheira existe uma relação entre microclima e biodiversidade, enquanto que, no dossel, essa relação difere em função dos táxons considerados. O microclima está correlacionado com a diversidade de formigas, e temperatura e precipitação representam frequentemente os dois mecanismos que melhor determinam a diversidade de formigas que vivem na serapilheira (KASPARI; WARD; YUAN, 2004; DUNN et al., 2009). Entretanto, o dossel florestal apresenta temperaturas mais elevadas e umidade relativa baixa, e segundo Hood e Tschinkel (1990), as formigas arborícolas são mais expostas às variações climáticas do que as formigas que forrageiam na serapilheira. Portanto, a comunidade de formigas associada às copas das arbóreas pode estar mais fortemente

associada às variações de precipitação e temperatura do que a de formigas presentes na serapilheira (KASPARI et al., 2014).

Aspectos relacionados à desidratação foram levantados nos estudos de HOOD e TSCHINKEL (1990), que comparam a perda de água e resistência à dessecação entre as formigas arborícolas e as do deserto, sugerindo que o habitat arbóreo é ao menos tão estressante como o do deserto. Diante de panorama da dessecação, espécies maiores parecem apresentar uma maior resistência à desidratação e uma ampla tolerância térmica (WEISER et al., 2010; KASPARI et al., 2014). No ambiente de dossel é comum observar formigas de grande e médio portes forrageando e caminhando rapidamente sobre troncos e galhos em busca de alimento, mesmo em períodos quentes, enquanto que, nos estratos inferiores, as espécies são em geral menores (KASPARI et al., 2014). Em diferentes estudos, a correlação entre morfologia das formigas (tamanho corporal) e as condições climáticas (por exemplo, temperatura) apontam para uma relação positiva, sendo que as formigas do dossel são em média quatro vezes maiores que as espécies presentes nos estratos inferiores (KASPARI et al., 2014).

Dentro da comunidade de formigas arbóreas, o complexo poneromorfas inclui espécies de maior tamanho corporal como, por exemplo, *Gnamptogenys concinna* (Fr. Smith, 1858) (Figura 20.1a), *Anochetus hohenbergiae* Feitosa; Delabie, 2012 (Figura 20.1b) e *Neoponera villosa* (Fabricius, 1804) (Figura 20.1c), que, segundo a literatura, são as mais bem adaptadas a viver nesse ambiente com elevada amplitude térmica. Por sua vez, o gradiente de umidade não tem efeito aparente sobre o tamanho corporal das formigas (ver KASPARI, 1993) e as formigas de maior tamanho corporal forrageiam indiferentemente da variação de umidade: elas são generalistas microclimáticas. Por sua vez, as espécies menores utilizam estruturas como túneis ou ocos de galhos como trilhas para manter a atividade de forrageio em microclimas secos.

FIGURA 20.1 – Poneromorfas arborícolas: (a) - *Gnamptogenys concinna* transportando uma presa (Curculionidae) a 34 metros de altura na copa de uma gindiba (*Sloanea obtusifolia*, Elaeocarpaceae), Parque Estadual Serra do Conduru, Uruçuca, Bahia, março de 2009; (b) – operária de *Anochetus hohenbergiae* observada na base de uma bromélia epífita (gênero *Hohenbergia*, Bromeliaceae), dossel de uma árvore de sombreamento do agrossistema cacauzeiro (“cabruças”), Una-Bahia, outubro de 2014; e (c) - *Neoponera villosa*, fêmea forrageando na copa de um cacauzeiro (*Theobroma cacao*, Sterculiaceae), Una-Bahia, fevereiro de 2015 (Fotos: Wesley DaRocha).



Importância da estrutura do habitat nas comunidades de formigas arbóreas

Aspectos estruturais de um ambiente podem ser tratados como mecanismos determinantes de uma comunidade. Em particular, cada componente estrutural de um habitat, por exemplo, galhos, lianas e epífitas, são fundamentais para a estruturação da comunidade de formigas arbóreas (YANOVIK et al., 2011, 2012; YANOVIK, 2015), assim como os troncos caídos (DELABIE et al., 1997), folhas e espessura da serapilheira (KASPARI; WEISER, 1999) são para as formigas da serapilheira. Assim, os mecanismos estruturadores das assembleias de formigas do dossel são diferentes dos da serapilheira. A serapilheira em uma floresta tropical úmida é um ambiente onde os recursos são mais variáveis e bastante heterogêneos em micro escala. O substrato é extremamente acidentado em pequena escala (“rugoso”), formado pelo acúmulo de folhas, detritos vegetais, com numerosos obstáculos sendo favorável, sobretudo, às formigas pequenas que forrageiam e nidificam nesse mesmo habitat. Também é favorável àquelas espécies hipogeicas que nidificam e buscam recursos no subsolo, por exemplo, ou aquelas que forrageiam em galerias abertas por outros organismos e que muitas vezes são cegas ou com poucos recursos visuais (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Já o dossel de uma floresta tropical úmida é um ambiente que apresenta recursos menos variáveis. Sua constância resulta em previsibilidade espacial; no entanto, os recursos podem ser sazonais como, por exemplo, nas florestas tropicais estacionais. Assim, são animais de grande porte que vivem no dossel e que usam a visão para forragear pelos troncos e galhos (HÖLLDOBLER, 1980). O substrato arbóreo formado

pelos troncos, galhos, ramos e até mesmo epífitas pode ser considerado “linear” comparado ao substrato serapilheira, bem mais “tridimensional” comparativamente, o que permite a formação de trilhas lineares ou até a eliminação de trilhas quando as espécies fazem uso da visão (ver HÖLLDOBLER, 1980) (Figura 20.2). Várias operárias de espécies de formigas neotropicais arbóreas apresentam adaptações morfológicas que lhes permite o deslocamento vertical através de planagem na direção do tronco da árvore hospedeira após uma queda ou quando fugindo de algum predador (YANOVIK; FISHER; ALONSO, 2008; YANOVIK; DUDLEY; KASPARI, 2005).

FIGURA 20.2 – Visão da estrutura da serapilheira (a) formada pela deposição de folhas e gravetos sobre a superfície do solo de uma agrofloresta, e vista em perspectiva da copa de uma árvore de uma agrofloresta a partir de sua base (Fotos: Wesley DaRocha (a) e Jacques Delabie (b)).

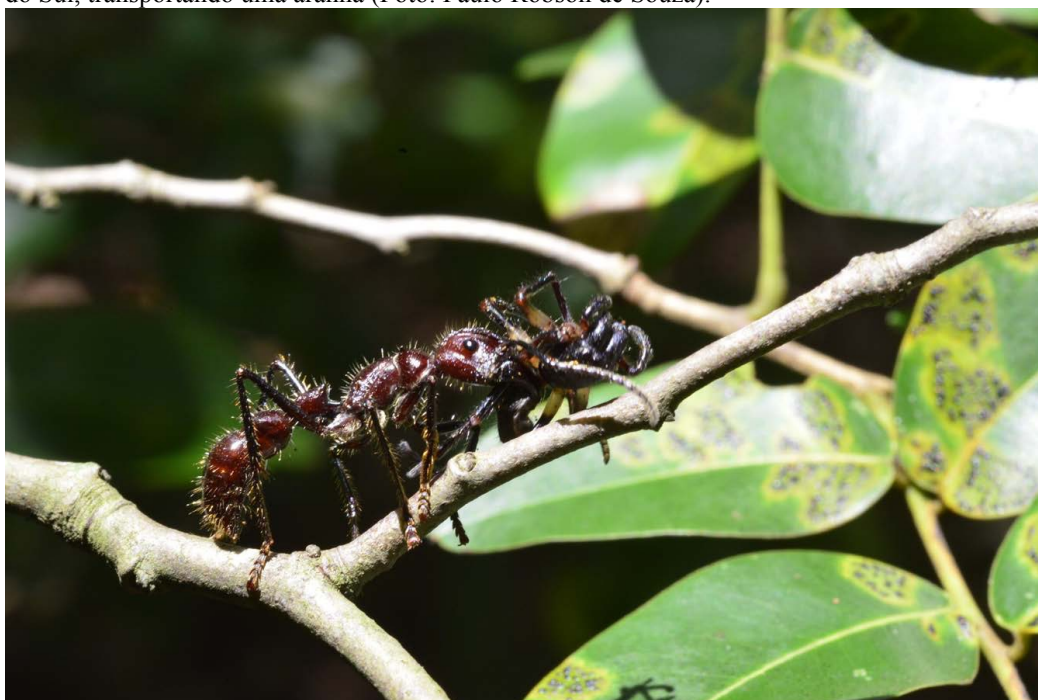


Características morfológicas e estruturais da vegetação, tais como diâmetro do galho, rugosidade da casca e tamanho da árvore, são de grande importância para determinar a distribuição local e o uso dos recursos por diversas espécies de formigas arbóreas. Isso se dá em função de seus atributos morfológicos, tais como tamanho corporal, ou ainda em função das suas necessidades de nidificação, tais como ninhos instalados em galhos ocos ou construídos com matéria orgânica e encostados a um galho (DELABIE et al., 1991). Segundo Yanoviak et al. (2012), formigas de tamanhos distintos visitam tanto galhos rugosos ou lisos, visto que formigas pequenas podem se deslocar pelos sulcos dos galhos rugosos enquanto que as formigas maiores caminham sobre eles. Portanto, a natureza da casca dos galhos não pode ser considerada um filtro limitante em relação ao tamanho corporal. No entanto, Yanoviak et al. (2012) observaram que, por sua vez, o diâmetro dos galhos funciona como um filtro que limita o tamanho corporal das formigas que ali transitam, mas apenas para formigas maiores.

Essas considerações permitem inferir que diversas poneromorfas arborícolas, tais como *Paraponera clavata* (Fabricius, 1775) (Figura 20.3) ou *N. villosa*, juntamente com outras formigas não poneromorfas de grande tamanho corporal, por exemplo, *Camponotus cacticus* Emery, 1903 ou *Cephalotes atratus* (Linnaeus, 1758), utilizam sistematicamente galhos e lianas acima de certo tamanho para se deslocar entre estratos do sub-bosque e do dossel para acessar os recursos.

No dossel estruturas como galhos e lianas são fatores facilitadores para o forrageio de formigas maiores, em especial as poneromorfas. Essas estruturas servem de pontes de acesso para a exploração de numerosos recursos, tais como nectários extraflorais (NEFs), “honeydew”, ou mesmo alcançar presas. Esses elementos estruturais do dossel, como lianas, galhos, epífitas, frutos e mesmo as folhas, conferem uma maior complexidade ao habitat e têm efeito sobre as áreas de ocupação das espécies dominantes e a organização da comunidade de formigas em geral. Entretanto, como os acessos podem ser restritos como descrito acima, há poucas alternativas de uso do dossel como caminho para grandes espécies. Esta limitação resulta em uma menor disponibilidade de recursos e uma maior probabilidade de encontros entre espécies, e assim aumenta a probabilidade de ocorrer interações agonísticas no dossel onde formigas maiores seriam favorecidas diante de uma hipotética competição (YANOVIK; KASPARI, 2000; ESPÍRITO-SANTO et al., 2012).

FIGURA 20.3 – *Paraponera clavata* (conhecida regionalmente como “tocandira”, ou em inglês como “Bullet Ant”) registrada sobre ramos da vegetação arbórea no bioma cerrado, Mato Grosso do Sul, transportando uma aranha (Foto: Paulo Robson de Souza).



No dossel, as lianas têm uma importância especial como elementos que aumentam a heterogeneidade e diversidade e atuam como estruturas físicas que favorecem o acesso aos recursos para diversos animais, através do estabelecimento de conexões entre copas de árvores (DIAL et al., 2006; YANOVIK; SCHNITZER, 2013; YANOVIK, 2015), possibilitando o acesso aos nectários, presas e locais de nidificação (YANOVIK; SCHNITZER, 2013). As conexões físicas entre copas de árvores vizinhas, proporcionadas por lianas, permitem a transposição dos espaços, às vezes estreitos, que existem entre as copas das árvores e que são conhecidos como “timidez de dossel” (ver NG, 1977; PUTZ et al., 1984). Além disso, lianas facilitam a conexão do dossel com os estratos inferiores como o sub-bosque e até mesmo a serapilheira. Estudos experimentais de remoção das lianas (YANOVIK, 2015) demonstram que a ausência destas tem efeito negativo sobre a riqueza de espécies (com uma redução de 22% da riqueza média de formigas), comparativamente às áreas experimentais controle, sem remoção das lianas. Foi atribuído às Ponerinae que ocupam as árvores o papel de reguladoras da mudança na estrutura da assembleia após a remoção das lianas, principalmente através da redução da conexão física entre árvores. Esses predadores mais ou menos especializados utilizam essas conexões entre as copas, e suas distribuições locais e áreas de forrageio passam a ser dependentes dos acessos a áreas mais amplas que esses corredores entre árvores permitem alcançar.

Além das lianas, epífitas são particularmente frequentes no dossel das florestas tropicais (KITCHING et al., 1997; STUNTZ et al., 2002; YANOVIK et al., 2004) e inúmeros estudos destacam a importância dessas plantas para a estruturação das comunidades de formigas arbóreas (DEJEAN; OLMSTEAD; SNELLING, 1995; YANOVIK et al., 2003; DAVIDSON et al., 2003; YANOVIK et al., 2006; YANOVIK et al., 2011; DaROCHA et al., 2015), assim como para a formação de um dos principais microhabitats dos dosséis florestais tropicais. As epífitas apresentam-se como recursos oferecidos para nidificação de formigas arborícolas dependentes dos abrigos e dos recursos nutricionais que podem fornecer e, com isso, contribuem para a manutenção de uma riqueza elevada de formigas nas florestas neotropicais (YANOVIK et al., 2011; DaROCHA et al., 2015).

Segundo DaROCHA (2010) e DaROCHA et al. (2015), estudos realizados no dossel da floresta tropical úmida apontam que a assembleia de formigas poneromorfas corresponde a uma parcela importante da comunidade de formigas arbóreas, representando de 20% a 30% de todas as formigas presentes nas bromeliáceas epífitas.

Em DaROCHA et al. (2015), as poneromorfas amostradas em uma única copa de árvore representam 21,3% das espécies coletadas e 33% dos gêneros (Tabela 20.II). Em um estudo comparativo realizado em sistemas agroflorestais cacauzeiros e Mata Atlântica (DaROCHA, 2010) foi observada a seguinte representatividade para as espécies e gêneros de poneromorfas: 40%-34,8% (Agrofloresta com dossel entre 20 e 25m de altura), 21%-28% (Agrofloresta com dossel superior a 25m), 14,3%-21,7% (Agrofloresta de sombreamento monoespecífica com cerca 20 e 25m de altura) e 31%-35,3% (Floresta secundária madura, dossel com cerca 25-30m de altura) (Tabela 20.II). Com exceção de duas espécies de *Prionopelta*, as demais espécies são todas de grande tamanho corporal. Ressalta-se a importância das bromélias entre as epífitas devido ao seu tamanho que facilita a nidificação de grandes espécies de poneromorfas (por exemplo, *N. villosa* e *A. hohenbergiae*). Essas espécies possuem colônias com relativamente poucos indivíduos (entre 50- 500 operárias), porém de grande tamanho corporal quando comparadas às grandes colônias de formigas não poneromorfas com pequenos e numerosos indivíduos dos gêneros *Azteca* (subfamília Dolichoderinae) ou *Crematogaster* (Myrmicinae), às vezes com mais de um milhão de operárias.

Essas relações entre plantas e formigas são diversas, influenciando umas às outras direta ou indiretamente. Algumas plantas podem apresentar estruturas capazes de abrigar colônias de formigas. Estruturas importantes disponíveis para formigas nidificarem, tais como as domácias que existem em plantas de diversas famílias, promovem as interações mutualísticas ou mesmo neutras entre formigas e plantas (ROSUMEK et al., 2009). Um caso clássico de domácia primária na Região Neotropical (BENSON, 1984) é o das umbaúbas (ou embaúbas), árvores do gênero *Cecropia* spp., e de sua associação mutualística com formigas Dolichoderinae do gênero *Azteca* (JOLIVET, 1986; HARADA; BENSON, 1988; DAVIDSON; FISHER, 1991). As formigas ocupam cavidades naturais do tronco das umbaúbas após ter perfurado orifícios em determinadas áreas mais finas das paredes internas e do tronco da planta. *Neoponera insignis* (MACKAY; MACKAY, 2010), na Costa Rica, e *Neoponera luteola* (Roger, 1861), no Peru, são exemplos de Ponerinae especializadas em nidificar em troncos de *Cecropia* (DAVIDSON; FISHER, 1991; MACKAY; MACKAY, 2010). Na América Central, diversas espécies de *Pseudomyrmex* constroem seus ninhos em cavidades pré-existentes nos espinhos de várias espécies de leguminosas do gênero *Acacia* (WARD, 1991, 1993). Diferentes tipos de domácias primárias podem existir em raízes, bulbos, tubérculos, como nas pteridófitas do gênero *Solenopteris*, ou espinhos,

como nas *Acacia* da América Central. Em muitos casos, as domácias são cobertas por numerosos pêlos compridos, chamados *tricômios*, destinados, segundo certas interpretações, a limitar o acesso à domácia para formigas acima de certo padrão de tamanho (DAVIDSON; MCKEY, 1993). A coevolução com as plantas, traduzida pela formação de domácias por estas, parece ter ocorrido no gênero *Pseudomyrmex* pelo menos 12 vezes de forma independente (plantas dos gêneros *Acacia*, *Tachigali* e *Triplaris*), enquanto ocorreu pelo menos duas vezes no gênero *Azteca* (LONGINO, 1991; WARD, 1991; DAVIDSON; MCKEY, 1993a; THOMPSON, 1994). Esse fenômeno é conhecido como *coevolução difusa* (WARD, 1991), gerando mudanças evolutivas recíprocas entre os grupos de espécies. Portanto, as plantas implicadas exercitam pressão seletiva sobre as formigas que as habitam e vice-versa. Como exemplo de *domácias secundárias* (BENSON, 1984), pode ser citada a formação de uma bolsa, ou dobra laminar, na base das folhas ou nas suas laterais, como em algumas Melastomataceae (SOLANO et al., 2003). Outras estruturas particulares da planta podem, secundariamente, oferecer abrigos para populações de formigas, como as vagens de algumas leguminosas ou formas de galhas, mas não podem ser consideradas como verdadeiras domácias. Em geral, as poneromorfas encontradas em domácias de plantas da Região Neotropical podem ser consideradas como ocupantes secundárias.

Tabela 20.II - Formicidae coletados em Bromeliaceae ocorrendo em uma única copa de árvore (*Erythrina fusca*) e em árvores de quatro sítios de coleta, RBU - Reserva Biológica de Una; CM - Fazenda Ararauna, Una; Fazenda Bonfim, Ilhéus; CABRUC - Fazenda Vera Cruz, Una; Fazenda Santa Rita, Ilhéus; DT - Derruba total, Centro de Pesquisa do Cacau, Ilhéus, Bahia.

SUBFAMÍLIA	Espécies	Sítios de coleta				
		<i>Erythrina</i> <i>a</i>	RBU	CM	CABRU -CA	DT
DOLICHODERINAE						
	<i>Azteca chartifex</i> (Emery 1896)			X	X	
	<i>Azteca instabilis</i> (F. Smith, 1862)	X				
	<i>Azteca</i> sp.2			X	X	X
	<i>Dolichoderus attelaboides</i> (Fabricius, 1775)					X
	<i>Dolichoderus bidens</i> (Linnaeus, 1758)					X
	<i>Dolichoderus lutosus</i> (Smith F., 1858)			X	X	
	<i>Dolichoderus voraginosus</i> (MacKay, 1993)			X		
	<i>Linepithema anathema</i> Wild, 2007	X	X	X	X	
	<i>Linepithema humile</i> (Mayr, 1868)	X				
	<i>Tapinoma</i> sp.1			X	X	
FORMICINAE						
	<i>Camponotus (Myrmobrachys)</i> sp.12			X	X	X
	<i>Camponotus (Myrmobrachys)</i> sp.7				X	X

<i>Camponotus (Pseudocolobopsis) sp.1</i>					X
<i>Camponotus (Tanaemyrmex) sp.1</i>				X	
<i>Camponotus atriceps</i> (Smith F., 1858)			X	X	
<i>Camponotus balzani</i> Emery, 1894	X		X	X	X
<i>Camponotus cingulatus</i> (Mayr, 1862)		X		X	X
<i>Camponotus claviscapus</i> Forel, 1899	X				
<i>Camponotus crassus</i> Mayr, 1862	X		X	X	X
<i>Camponotus egregius</i> (Smith F., 1858)		X			
<i>Camponotus fastigatus</i> (Roger, 1863)		X	X	X	X
<i>Camponotus rectangularis</i> (Emery, 1890)		X			
<i>Camponotus sexguttatus</i> (Fabricius, 1793)	X			X	X
<i>Camponotus sp.11</i>			X		
<i>Camponotus trapezoideus</i> (Mayr, 1870)			X	X	X
<i>Nylanderia fulva</i> (Mayr, 1862)	X	X	X	X	X
<i>Nylanderia sp.1</i>	X		X	X	X
<i>Nylanderia sp.3</i>		X	X	X	X
MYRMICINAE					
<i>Apterostigma sp.1</i>		X		X	X
<i>Apterostigma sp.2</i>				X	
<i>Cephalotes atratus</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X	X	X
<i>Cephalotes goeldii</i> (Forel, 1912)	X				
<i>Cephalotes minutus</i> (Fabricius, 1804)			X		X
<i>Cephalotes pavonii</i> (Latreille, 1809)				X	
<i>Cephalotes pusillus</i> (Klug, 1824)	X				
<i>Cephalotes sp.2</i>				X	X
<i>Cephalotes umbraculatus</i> (Fabricius, 1804)	X		X		X
<i>Crematogaster acuta</i> (Fabricius, 1804)	X		X	X	X
<i>Crematogaster curvispinosa</i> (Mayr, 1862)			X		
<i>Crematogaster erecta</i> Mayr, 1866	X		X	X	X
<i>Crematogaster longispina</i> (Emery, 1890)			X	X	X
<i>Crematogaster nigropilosa</i> Mayr, 1870	X	X	X	X	
<i>Cyphomyrmex</i> gp. <i>Rimosus</i>		X	X	X	X
<i>Cyphomyrmex</i> gp. <i>Strigatus</i>				X	
<i>Cyphomyrmex transversus</i> Emery, 1894	X				
<i>Eurhopalothrix sp.1(nova)</i>	X				
<i>Eurhopalothrix sp.2</i>		X	X	X	X
<i>Lachnomyrmex victori</i> (Feitosa & Brandão, 2008)					X
<i>Monomorium floracula</i> (Jerdon, 1852)				X	
<i>Nesomyrmex tristani</i> (Emery, 1896)	X		X		X
<i>Pheidole asperithorax</i> Emery, 1894	X				
<i>Pheidole</i> gp. <i>Flavens sp.2</i>	X				
<i>Pheidole</i> gp. <i>Flavens sp.3</i>	X				
<i>Pheidole prox. cardinalis</i>	X				
<i>Pheidole sp.1</i>				X	X
<i>Pheidole sp.2</i>			X	X	
<i>Pheidole sp.3</i>			X		
<i>Pheidole sp.4</i>			X		X
<i>Pheidole sp.5</i>		X		X	
<i>Pheidole sp.6</i>					X

<i>Pheidole</i> sp.7				X	
<i>Pheidole</i> sp.8				X	
<i>Pheidole</i> sp.9		X		X	
<i>Pheidole</i> sp.10		X		X	X
<i>Pheidole</i> sp.11		X		X	X
<i>Pheidole</i> sp.12				X	X
<i>Pheidole</i> sp.13				X	
<i>Procryptocerus convergens</i> (Mayr, 1887)					X
<i>Procryptocerus hylaeus</i> (Kempf, 1951)	X			X	
<i>Procryptocerus spiniperdus</i> Forel, 1899	X				
<i>Rogeria besucheti</i> (Kugler, 1994)			X	X	X
<i>Rogeria foreli</i> Emery, 1894	X				
<i>Rogeria</i> sp.2				X	
<i>Sericomyrmex</i> sp.1			X	X	
<i>Solenopsis</i> sp.1	X		X	X	X
<i>Solenopsis</i> sp.2	X	X	X	X	X
<i>Solenopsis</i> sp.3	X	X		X	X
<i>Strumigenys dolichognata</i> (Weber, 1934)	X				X
<i>Strumigenys elongata</i> (Roger, 1863)	X			X	
<i>Strumigenys smithii</i> (Forel, 1886)	X	X	X		X
<i>Strumigenys smithii</i> Forel, 1886	X				
<i>Strumigenys</i> sp.1					X
<i>Strumigenys</i> sp.2				X	
<i>Wasmannia</i> sp.1			X	X	X
<i>Xenomyrmex</i> sp.1					X
PSEUDOMYRMECINAE					
<i>Pseudomyrmex elongatus</i> (Mayr, 1870)					X
<i>Pseudomyrmex</i> gp. <i>Pallidus</i> sp.1	X				
<i>Pseudomyrmex</i> gp. <i>Oculatus</i> sp.1(nova)			X		X
<i>Pseudomyrmex</i> gp. <i>Sericeus</i>					X
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804)	X			X	X
<i>Pseudomyrmex oculatus</i> (Smith F., 1855)		X	X	X	
<i>Pseudomyrmex schuppi</i> (Forel, 1901)			X		
<i>Pseudomyrmex tenuis</i> (Fabricius, 1804)	X				X
<i>Pseudomyrmex tenuissimus</i> (Emery, 1906)				X	
<i>Pseudomyrmex termitarius</i> (F. Smith, 1855)	X				
**PONEROMORFAS					
AMBLYOPONINAE					
<i>Prionopelta punctulata</i>					X
<i>Prionopelta</i> sp.2			X		
ECTATOMMINAE					
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier 1792)		X	X	X	
<i>Gnamptogenys haenschii</i> (Emery, 1902)		X			
<i>Gnamptogenys moelleri</i> Forel, 1912	X			X	
PONERINAE					
<i>Anochetus hohenbergiae</i> Feitosa & Delabie, 2012	X		X		
<i>Hypoponera opacior</i> (Forel, 1893)	X				
<i>Hypoponera</i> sp.1	X	X			
<i>Hypoponera</i> sp.2			X	X	

<i>Hypoponera</i> sp.3			X		
<i>Hypoponera</i> sp.4		X			
<i>Hypoponera</i> sp.5		X	X	X	X
<i>Hypoponera</i> sp.6			X		
<i>Leptogenys arcuata</i> (Roger, 1861)			X		
<i>Neoponera apicalis</i> (Latreille, 1802)			X		X
<i>Neoponera</i> gp. Foetida sp.8			X	X	
<i>Neoponera inversa</i> (Smith F., 1858)	X	X	X	X	
<i>Neoponera moesta</i> (Mayr, 1870)	X				
<i>Neoponera unidentata</i> (Mayr, 1862)					X
<i>Neoponera venusta</i> (Forel, 1912)		X			X
<i>Neoponera villosa</i> (Fabricius, 1804)	X		X	X	X
<i>Odontomachus haematodus</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X	X	X
<i>Pachycondyla</i> gp. <i>Harpax</i> sp.1		X		X	
<i>Pachycondyla</i> gp. <i>Harpax</i> sp.2			X	X	X
<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)	X				
<i>Platythyrea pilosula</i> (Smith F., 1858)				X	
<i>Platythyrea sinuata</i> (Roger, 1860)	X				
<i>Pseudoponera gilberti</i> (Kempf, 1960)			X		
Total de espécies Poneromorfas	10 (21,3%)	9 (31%)	15 (39,5%)	11 (21%)	8 (14,3%)
Total gêneros Poneromorfas	7 (33%)	6 (35,3%)	9 (37,5%)	7 (28%)	5 (21,7%)
Total de espécies	47	29	38	52	56
Total de gêneros	21	17	24	25	23

Recursos alimentares determinando as comunidades de formigas no dossel

Os recursos alimentares são vistos como importantes mecanismos reguladores da diversidade presente nos gradientes de dossel a serapilheira (OKSANEN et al., 1981; KASPARI, YANOVIK, 2000). Segundo Kaspari e Yanoviak (2001), as comunidades de formigas arbóreas apresentam uma maior carência de recursos ricos em proteínas, por isso apresentam preferência por iscas proteicas se forem ofertadas simultaneamente com carboidratos. Já as formigas de serapilheira utilizam igualmente as fontes de recursos ricos em proteínas e açúcares. Essa preferência se deve ao tipo de recurso encontrado em cada habitat. No dossel existe uma disponibilidade de recursos ricos em carboidratos, como nectários extraflorais e insetos trofobiontes, e recursos nitrogenados são ativamente procurados tais como fezes de aves, porque são ricos em ureia. Já na serapilheira, as formigas encontram em seu habitat tanto recursos ricos em proteínas, tais como carcaças de animais, quanto recursos ricos em carboidratos, tais como frutos caídos no solo.

Assim, a produtividade primária elevada encontrada no dossel por ser uma região de intenso crescimento da vegetação resulta em elementos altamente favoráveis para a sobrevivência e estabelecimento de formigas. Seja por espécies de grande tamanho corporal ou espécies pequenas com enormes colônias (como as *Azteca* da subfamília Dolichoderinae), o dossel oferece condições térmicas, recursos alimentares ricos em carboidratos e presas em abundância para sustentar espécies dominantes e manipuladoras de territórios amplos (BLÜTHGEN; STORK, 2007; RIBEIRO et al., 2013).

Algumas das fontes de alimentos presentes na copa das árvores são:

Nectários extraflorais

Os nectários extraflorais (NEF's) estão entre os principais recursos estruturadores da comunidade de organismos nos estudos de interação inseto-plantas. O néctar é uma solução aquosa rica em mono- e dissacarídeos concentrados com funções nutritivas e é secretado por algumas plantas (HEIL, 2015); esse termo designa também as excreções açucaradas de alguns insetos (DELABIE, 2001). As fontes de carboidratos ofertadas pelas plantas com NEF's e por esses insetos são recursos alimentares importantíssimos e previsíveis para as comunidades de formigas arbóreas. Isso vale para as poneromorfas que apenas forrageiam nesse ambiente, por exemplo, a Ectatomminae *Ectatomma tuberculatum* (Olivier, 1792) (Figura 20.4a), bem como para as que habitam o dossel, por exemplo, *N. villosa*. *Ectatomma tuberculatum* tem seu local de nidificação no solo e a entrada para o ninho é um “túnel” construído na base do tronco de uma árvore, com cerca de 20cm (Figura 20.4b). Porém, apesar de nidificar no solo abaixo da serapilheira, a formiga é encontrada forrageando na copa de árvores de diferentes alturas, seja na vegetação arbustiva ou no estrato superior de dossel onde, com frequência, fica “à espreita” de pequenos artrópodes (DELABIE, 1990; DaROCHA et al., 2015). No dossel superior tropical úmido ela pode ser encontrada forrageando em epífitas da família Bromeliaceae (DaROCHA et al., 2015).

FIGURA 20.4 – (a) - *Ectatomma tuberculatum* patrulhando Membracidae, ocorrendo na copa de um cacauzeiro (*Theobroma cacao*), (b) estrutura em chaminé encostada no tronco construída por *E. tuberculatum* para acessar o formigueiro localizado no solo, Una- Bahia, fevereiro de 2015 (Foto: Wesley DaRocha).



Insetos trofobiontes

O forrageio na busca por recursos ricos em carboidratos por algumas espécies de formigas também se dá na visitação a insetos produtores de exsudatos com os quais as formigas mantêm interações mutualísticas. As mais estudadas são as relações entre Formicidae-Hemiptera, conhecidas como trofobioses (DELABIE, 2001). Os excretas dos hemípteros de numerosas famílias das subordens Sternorrhyncha e Auchenorrhyncha são conhecidos como “*honeydew*”, e são importantes fontes de nitrogênio para as formigas (ver capítulo 24). A trofobiose ocorre em diferentes subfamílias de Formicidae, sendo de grande importância para as formigas arbóreas territorialmente-dominantes, que constituem o mosaico de formigas arbóreas (DEJEAN et al., 2007). Essas relações podem ser observadas nas subfamílias Myrmicinae, Formicinae e Dolichoderinae em que as espécies predominantemente consomem alimentos líquidos. Algumas poneromorfas também procuram esse tipo de recurso, tais como *E. tuberculatum* (Figura 20.4a) (DELABIE, 1990; HORA et al., 2005) e muitas Ponerinae do gênero *Neoponera*. Entretanto, essas poneromorfas permanecem predominantemente predadoras.

Assim como para os hemípteros mirmecófilos, esse tipo de interação também é conhecido entre Formicidae e larvas de Lepidoptera. Porém, apesar do antagonismo (ex. predação, agressão) ser grande parte da interação existente entre formigas e larvas de lepidópteros (SALAZAR; WHITMAN, 2001; ANDO; OHGUSHI, 2008), para as borboletas da Região Neotropical, a mirmecofilia é amplamente presente em apenas duas famílias (Lycaenidae e Riodinidae) (PIERCE et al., 2002; KAMINSKI et al.,

2009). As secreções das larvas dessas famílias também são fontes energéticas atrativas para algumas espécies de formigas, por exemplo, a africana *Oecophylla longinoda* (Latreille, 1802). Isso faz com que algumas espécies de formigas levem as larvas de lepidópteros para dentro da colônia onde lhes são ofertados alimentos e proteção contra potenciais predadores e parasitas (DEJEAN; BEUGNON, 1996) em troca dessas secreções. Portanto, os NEF's e a presença destes organismos (Hemiptera e larvas de Lepidoptera) promovem a visitação das formigas sobre a vegetação. Isso, indiretamente, traz um benefício de defesa para a planta hospedeira. A manutenção dessas relações se facultativas ou obrigatórias é altamente benéfica para as larvas mirmecófilas (DeVRIES, 1991; KAMINSKI, 2008). Nestas simbioses, ambos, Hemiptera e Lepidoptera, obtêm proteção das espécies de formigas com que se relacionam contra potenciais predadores e parasitoides. Desta maneira, as interações formigas-hemípteros e formiga-lepidópteros presentes nos dosséis florestais são carreadoras do zoneamento da comunidade de formigas, isto é, mosaico.

Predação

Um aspecto ainda negligenciado quanto aos recursos de dossel são as presas, normalmente herbívoros ou outros organismos visitantes foliares. Embora toda a literatura apresente a formiga como um mutualista da planta por expulsar potenciais herbívoros (ROSUMEK et al, 2009), quase nada foi feito para entender o quanto os insetos encontrados são utilizados como recurso alimentar para as formigas territoriais. Lourenço et al. (2015) demonstraram que a riqueza e abundância de herbívoros onde há espécies de formigas territoriais é menor do que onde não ocorrem essas formigas. Neste estudo, a elevada frequência de locais vazios de diversidade de insetos no dossel foi claramente associada à presença de espécies dominantes, assim como estes locais foram inversamente relacionados com a diversidade de espécies de formigas não predadoras e não territoriais (RIBEIRO et al., 2013). Segundo Gonçalves et al. (2005) e Campos et al. (2006a,b), existe um padrão inversamente proporcional de formigas e presas potenciais, inclusive térmitas, no dossel de uma área de Mata Atlântica. Entretanto, pouco foi feito de fato para entender a pressão de predação exercitada pelas formigas sobre a diversidade de artrópodes de dossel, além da descrição dos padrões de distribuição.

Mosaico: as comunidades de formigas arbóreas estruturam-se através das interações entre formigas territorialmente dominantes

Numerosos estudos foram feitos sobre a estrutura das assembleias de formigas arborícolas, em particular em cacauais da África e da Região Neotropical e mais recentemente em áreas de florestas (LESTON, 1973; MAJER et al., 1994; RIBEIRO et al., 2013; CONCEIÇÃO et al., 2014) evidenciando que diversas espécies de formigas arborícolas formam o que foi batizado de mosaico de espécies dominantes. Nesses mosaicos, espécies dominantes, tais como a poneromorfa *E. tuberculatum*, mantêm o controle permanente sobre um amplo território (no caso, amplas extensões de plantações) através de estratégias de nidificação, de uso de recursos e de reprodução, próprias a cada espécie que compõe o mosaico (MAJER et al., 1994; HORA et al., 2005). A possibilidade de estabelecimento de mosaicos de territórios de espécies dominantes pressupõe a ocorrência de recursos alimentares previsíveis altamente energéticos que motiva o forrageio contínuo ao longo do ano e a perenização da nidificação dessas formigas (BLÜTHGEN; STORK 2007; RIBEIRO et al., 2013). Além disso, o estabelecimento de mosaicos afeta a estrutura e riqueza da mirmecofauna encontrada na copa das árvores jovens ou velhas (MAJER et al., 1994; CAMPOS et al., 2006; CONCEIÇÃO et al., 2014).

Agradecimentos

Wesley DaRocha reconhece sua modalidade de bolsa do CNPq (processo 141751/2012-6). Jacques HC Delabie, Frederico S Neves e Sérgio P Ribeiro reconhecem suas modalidades de bolsas de pesquisa do CNPq e apoio FAPESB - FAPEMIG.

Referências

BASSET, Y.; NOVOTNY, V.; MILLER, S. E.; KITCHING, R. L. **Arthropods of Tropical Forests - Spatio-Temporal Dynamics and Resource use in the Canopy**. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 2003.

BASSET, Y.; ABERLENC, H. P.; DELVARE, G. Abundance and stratification of foliage arthropods in lowland rain forest of Cameroon. **Ecological Entomology**, v. 17, p. 310–318, 1992.

BELL, A. D.; BELL, A.; DINES, T. D. Branch construction and bud defence status at the canopy surface of a West African rainforest. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 26, p. 481–499, 1999.

BENSON, W. W. Amazon ant-plants. In: PRANCE, G. T.; LOVEJOY, T. E. (Eds.). **Key Environments - Amazonia**. Oxford, UK: Pergamon Press, 1985. p. 239–266.

BLONDEL, J. (Ed.). **Biogéographie, Approche Écologique et Évolutive**. Paris: Masson, 1995.

- BRANDÃO, C. R. F.; SILVA, R. R.; DELABIE, J. H. C. Neotropical ants (Hymenoptera) functional groups: nutritional and applied implications. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Eds.). **Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management**. CRC, Boca Raton, 2012. p. 213–236.
- BROWN, J. H. Geographical ecology of desert rodents. In: CODY, M. L.; DIMOND, J. M. (Eds.). **Ecology and Evolution of Communities**. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press, 1975. p. 315–341.
- BROWN, J. H.; LOMOLLINO, M. V. (Eds.). **Biogeography**. 2. ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc, Publishers, 1998.
- CAMPOS, R. I.; VASCONCELOS, H. L.; RIBEIRO, S. P.; NEVES, F. S.; SOARES, J. P. Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. **Ecography**, v. 29, n. 3, p. 442–450, 2006.
- CONCEIÇÃO, E. S.; DELABIE, J. H. C.; DELLA LUCIA, T. M. C.; COSTA NETO, A. O.; MAJER, J. D. Structural changes in arboreal ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) in an age sequence of cocoa plantations in the south-east of Bahia, Brazil. **Austral Ecology**, v. 55, n. 3, 2014.
- DaROCHA, W. D. **As Formigas Associadas às Plantas Epífitas e sua Contribuição ao Manejo dos Cacauais do Sudeste da Bahia**. [s.l.] Universidade de Santa Cruz, 2010.
- DaROCHA, W. D.; RIBEIRO, S. P.; NEVES, F. S.; FERNANDES, G. W.; LEPONCE, M.; DELABIE, J. H. C. How does bromeliad distribution structure the arboreal ant assemblage (Hymenoptera: Formicidae) on a single tree in a Brazilian Atlantic forest agroecosystem? **Myrmecological News**, 2015.
- DAVIDSON, D. W.; FISHER, B. L. Symbiosis of ants with *Cecropia* as a function of light regime. In: Huxley, C. R.; Cutler, D. (Eds.). **Ant-Plant Interactions**, Oxford Univ. Press, 1991. p. 289-309.
- DAVIDSON, D. W.; COOK, S. C.; SNELLING, R. R.; CHUA, T. H. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. **Science**, v. 300, p. 969–072, 2003.
- DAVIDSON, D. W.; MACKAY, D. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationship. **Journal of Hymenoptera Research**, v. 2, p. 13–83, 1993.
- DEJEAN, A.; CORBARA, B.; ORIVEL, J.; LEPONCE, M. Rainforest canopy ants: the implications of territoriality and predatory behavior. **Functional Ecosystems and Communities**, v. 1, n. 2, p. 105–120, 2007.
- DEJEAN, A.; OLMSTEAD, I.; SNELLING, R. R. Tree- Epiphyte-Ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. **Biotropica**, v. 27, n. 1, p. 57–70, 1995.
- DEJEAN, A.; BEUGNON, G. Host-ant trail following by myrmecophilous larvae of Liphyrinae (Lepidoptera, Lycaenidae). **Oecologia**, v. 106, p. 57-62, 1996.

DELABIE, J. H. C. The ant problems of cocoa farms in Brazil. In: VANDER MEER, R. K.; JAFFÉ, K.; CEDEÑO, A. (Eds.). **Applied Myrmecology : a World Perspective**. Colorado, USA: Westview Press, Boulder, 1990. p. 555–569.

DELABIE, J. H. C. Comunidades de formigas das árvores nas formações florestais da América do Sul, com ênfase no sudeste da Bahia. **Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia**, UFSC, Florianópolis–SC, 109-114, 2003.

DELABIE, J. H. C. et al. Communauté des fourmis des souches d'arbres morts dans trois réserves de la forêt Atlantique brésilienne (Hymenoptera, Formicidae). **Ecologia Austral**, v. 7, p. 95–103, 1997.

DELABIE, J. H. C. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. **Neotropical Entomology**, v. 30, n. 4, p. 501–516, 2001.

DELABIE, J. H. C.; BENTON, F. P.; MEDEIROS, M. A. La polydomie de Formicidae arboricoles dans les cacaoyères du Brésil: optimisation de l'occupation de l'espace ou stratégie défensive? **Actes des Colloques Insectes Sociaux**, v. 7, p. 173-178, 1991.

DELABIE, J. H. C.; JAHYNY, B.; NASCIMENTO, I. C.; MARIANO, C. S. F.; LACAU, S.; CAMPIOLO, S.; PHILPOTT, S. M.; LEPONCE, M. Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic forest fauna of southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, p. 2359–2384, 2007.

DELABIE, J. H. C.; DaROCHA, W. D.; FEITOSA, R. M.; DEVIENNE, P.; FRESNEAU, D. *Gnamptogenys concinna* (F. Smith, 1858): nouvelles données sur sa distribution et commentaires sur ce cas de gigantisme dans le genre *Gnamptogenys* (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, v. 115, n. 3, p. 269–277, 2010.

DELABIE, J. H. C.; JAHYNY, B. A mirmecosfera animal : relações de dependência entre formigas e outros animais. **O Biológico**, v. 69, n. 2, p. 7–12, 2007.

DELABIE, J. H. C.; OSPINA, M. & ZABALA, G. Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. F. Fernández (Ed.), Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, 167-180, 2003.

DeVRIES, P. J. Mutualism between *Thisbe irenea* butterflies and ants, and the role of ant ecology in the evolution of larval-ant associations. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 43, p. 179-195, 1991.

DIAL, R. J.; ELLWOOD, M. D. F.; TURNER, E. C.; FOSTER, W.A. Arthropod abundance, canopy structure, and microclimate in a Bornean lowland tropical rain forest. **Biotropica**, v. 38, n. 5, p. 643–652, 2006.

DJIÉTO-LORDON, C.; DEJEAN, A.; GIBERNAU, M.; HOSSAERT-MCKEY, M.; MCKEY, D. Symbiotic mutualism with a community of opportunistic ants: protection, competition, and ant occupancy of the myrmecophyte *Barteria nigritana* (Passifloraceae). **Acta Oecologica**, v. 26, p. 109–116, 2004.

DUNN, R. R.; AGOSTI, D.; ANDERSEN, A. N.; ARNAN, X.; BRUHL, C. A.; CERDÁ, X.; ELLISON, A. M.; FISHER, B. L.; FITZPATRICK, M. C.; GIBB, H.; GOTELLI, N. J.; GOVE, A. D.; GUENARD, B.; JANDA, M.; KASPARI, M.; LAURENT, E. J.; LESSARD, J. P.; LONGINO, J. T.; MAJER, J. D.; MENKE, S. B.; MCGLYNN, T. P.; PARR, C. L.; PHILPOTT, S. M.; PFEIFFER, M.; RETANA, J.; SUAREZ, A. V.; VASCONCELOS, H. L.; WEISER, M. D.; SANDERS, N. J. Climatic drivers of hemispheric asymmetry in global patterns of ant species richness. **Ecology Letters**, v. 12, n. 4, p. 324–333, 2009.

FEITOSA, R. M.; LACAU, S.; DaROCHA, W. D.; OLIVEIRA, A. R.; DELABIE, J. H. C. A giant new arboreal species of the ant genus *Anochetus* from Brazil (Formicidae: Ponerinae). **Annales de la Société entomologique de France**, v. 48, n. 3-4, p. 253–259, 2012.

FONSECA, C. R. Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. **Journal of Ecology**, v. 82, p. 833–842, 1994.

FONSECA, C. R.; BENSON, W. W. Ontogenetic succession in Amazonian ant trees. **Oikos**, v. 41, p. 2–7, 2003.

FOWLER, H. G.; DELABIE, J. H. C.; BRANDÃO, C. R. F.; FORTE, L. C.; VASCONCELOS, H. L. Ecologia nutricional de formigas. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Eds.). **Ecologia Nutricional de Insetos e Suas Implicações no Manejo de Pragas**. Manole/Brasília: CNPq, 1991. p. 131–209.

HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A. A.; TOMLINSON, P. B. **Tropical Trees and Forests, an Architectural Analysis**. Berlin: Springer-Verlag, 1978.

HEIL, M. Extrafloral nectar at the plant-insect interface: a spotlight on chemical ecology, phenotypic plasticity, and food webs. **Annual Review of Entomology**, v. 60, p. 213–232, 2015.

HÖLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Massachusetts: Harvard University Press, 1990.

HOOD, W. G.; TSCHINKEL, W. R. Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. **Physiological Ecology**, v. 15, p. 23–35, 1990.

HORA, R. R.; VILELA, E. F.; FÉNERON, R.; PEZON, A.; FRESNEAU, D.; DELABIE, J. H. C. Facultative polygyny in *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae: Ectatomminae). **Insectes Sociaux**, v. 52, n. 2, p. 194–200, 2005.

JIMÉNEZ, E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO, F. H. (Eds.). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia**. Bogotá, D. C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2008.

JOVILET, P. **Ants and Plants, an Example of Coevolution**. Leiden: Backhuys Publishers, 1996.

KAMINSKI, L. A. Polyphagy and obligate myrmecophily in the butterfly *Hallonympha paucipuncta* (Lepidoptera: Riodinidae) in the Neotropical Cerrado Savanna.

- Biotropica**, v. 40, n. 3, p. 390-394, 2008.
- KAMINSKI, L. A.; SENDOYA, S. F.; FREITAS, A. V. L.; OLIVEIRA, P. S. Ecologia comportamental na interface formiga-planta-herbívoro: interações entre formigas e lepidópteros. **Oecologia Brasiliensis**, v. 13, p. 27–44, 2009.
- KASPARI, M. Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. **Oecologia**, v. 96, p. 500–507, 1993.
- KASPARI, M.; CLAY, N. A.; LUCAS, J.; YANOVIK, S. P.; KAY, A. Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. **Global Change Biology**, v. 21, p.1092-1102, 2014.
- KASPARI, M.; WARD, P. S.; YUAN, M. Energy gradients and the geographic distribution of local ant diversity. **Oecologia**, v. 140, n. 3, p. 407–414, 2004.
- KASPARI, M.; WEISER, M. D. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. **Functional Ecology**, v. 13, p. 530–538, 1999.
- KASPARI, M.; YANOVIK, S. P. Bait use in tropical litter and canopy ants - evidence of differences in nutrient limitation. **Biotropica**, v. 33, n. 1, p. 207–211, 2001.
- KASPARI, M.; YANOVIK, S. P. Biogeochemistry and the structure of tropical brown food webs. **Ecology**, v. 90, n. 12, p. 3342–3351, 2009.
- KITCHING, R. L.; MITCHELL, H.; MORSE, G.; THEBAUD, C. Determinants of species richness in assemblages of canopy arthropods in rainforests. In: STORK, N. E.; DIDHAM, R. K.; ADIS, J. (Eds.). **Canopy Arthropods**. London, UK: Chapman and Hall, 1997. p. 131–150.
- LATTKE, J. E. Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera : Formicidae). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 4, p. 137–193, 1995.
- LAWRENCE, R.; POTTS, B. M.; WHITHAM, T. G. Relative importance of plant ontogeny, host genetic variation, and leaf age for a common herbivore. **Ecology**, v. 84, p. 1171–1178, 2003.
- LAWTON, J. H. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. **Annual Review of Entomology**, v. 28, p. 23–39, 1983.
- LESTON, D. A Neotropical ant garden. **Annals of Entomological Society of America**, v. 71, p. 649–653, 1978.
- LUCAS, C.; FRESNEAU, D.; KOLMER, K.; HEINZE, J.; DELABIE, J. H. C.; PHO, D. B. A multidisciplinary approach to discriminating different taxa in the species complex *Pachycondyla villosa* (Formicidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 75, p. 249–259, 2002.
- MaCKAY, W. P.; MaCKAY, E. E. **The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae)**. Edwin Mellon Press, Lewiston, 2010.

- MAJER, J. D.; DELABIE, J. H. C.; SMITH, M. R. B. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. **Biotropica**, v. 26, n. 1, p. 73–83, 1994.
- MARTINEZ, J. J. I. Monopolization of resources by ground-nesting ants foraging on trees in Mediterranean forests **Acta Oecologica**, v. 11-16, p. 65- 66, 2015.
- NADKARNI, N. M. Good-bye, Tarzan: the science of life in the treetops gets down to business. **The Sciences**, v. 35, p. 28–33, 1995.
- NEVES, F. S.; QUEIROZ-DANTAS, K. S.; DaROCHA, W. D.; DELABIE, J. H. C. Ants of three adjacent habitats of a transition region between the Cerrado and Caatinga biomes: the effects of heterogeneity and variation in canopy cover. **Neotropical Entomology**, v. 48, p. 258-268, 2013.
- NG, F. S. P. Shyness in trees. **Nature Malaysiana**, v. 2, n. 2, p. 35–37, 1977.
- PAOLETTI, M. G.; TAYLOR, R. A. J.; STINNER, B. R.; STINNER, D. H.; BENZING, D. H. Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a Venezuelan cloud forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 7, p. 373–383, 1991.
- PERFECTO, I.; RICE, R. A.; GREENBERG, R.; VAN DER VOORT, M. E. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. **BioScience**, v. 46, n. 8, p. 598– 608, 1996.
- PIERCE, N. E.; BRABY, M. F.; HEATH, A.; LOHMAN, D. J.; MATHEW, J.; RAND, D. B.; TRAVASSOS, M. A. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). **Annual Review of Entomology**, v. 47, p. 733-771, 2002.
- PUTZ, F. E.; PARKER, G. G.; ARCHIBALD, R. M. Mechanical abrasion and intercrown spacing. **The American Midland Naturalist**, v. 112, n. 1, p. 24–28, 1984.
- RIBEIRO, S. P.; ESPÍRITO SANTO, N. B.; DELABIE, J. H. C.; MAJER, J. D. Competition, resources and the ant (Hymenoptera: Formicidae) mosaic: a comparison of upper and lower canopy. **Myrmecological News**, v. 18, p. 113–120, 2013.
- ROBERTS, D. L.; COOPER, R. J.; PETIT, L. J. Use of premontane moist forest and shade coffee agroecosystems by army ants in western Panama. **Conservation Biology**, v. 14, p. 192–199, 2000.
- SOLANO, P. J.; DUROU, S.; CORBARA, B.; QUILICHINI, A.; CERDAN, P.; BELIN-DEPOUX, M.; DELABIE, J. H. C. & DEJEAN, A. Myrmecophytes of the understory of French Guianian rainforests: their distribution and their associated ants. **Sociobiology**, v. 41, n. 2, p. 605-614, 2003.
- STUNTZ, S.; ZIEGLER, C.; SIMON, U.; ZOTZ, G. Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 161–176, 2002.
- TOBIN, J. E. Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. In: LOWMAN, M. D.; NADKARNI, N. M. (Eds.). **Forest Canopies**. San Diego, California: Academic Press, 1995. p. 129–147.

VASCONCELOS, H. L.; DAVIDSON, D. W. Relationship between plant size and ant associates in two Amazonian ant-plants. **Biotropica**, v. 32, n. 1, p. 100–111, 2000.

WAY, M. J.; KHOO, K. C. Role of ants in pest- management. **Annual Review of Entomology**, v. 37, p. 479–503, 1992.

WEISER, M. D.; SANDERS, N. J.; AGOSTI, D.; ANDERSEN, A. N.; ELLISON, A. M.; FISCHER, B. L.; GIBB, H.; GOTELLI, N. J.; GOVE, A. D.; GROSS, K.; GUÉNARD, B.; JANDA, M.; KASPARI, M.; LESSARD, J. P.; LONGINO, J. T.; MAJER, J. D.; MENKE, S. B.; McGLYNN, T. P.; PARR, C. L.; PHILPOTT, S. M.; RETANA, J.; SUAREZ, A. V.; VASCONCELOS, H. L.; YANOVIK, S. P. Canopy and litter ant assemblages share similar climate-species density relationships. **Biology Letters**, v. 6, n. 6, p. 769–772, 2010.

WILSON, E. O. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. **Biotropica**, v. 19, n. 3, p. 245–251, 1987.

WILSON, E. O.; HÖLDOBLER, B. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, p. 7411–7414, 2005.

YANOVIK, S. P.; BERGHOFF, S. M.; LINSENMAIR, K. E.; ZOTZ, G. Effects of an epiphytic orchid on arboreal ant community structure in Panama. **Biotropica**, v. 43, n. 6, p. 731–737, 2011.

YANOVIK, S. P.; SILVERI, C.; HAMM, C. A.; SOLIS, M. Stem characteristics and ant body size in a Costa Rican rain forest. **Journal of Tropical**, v. 28, p. 199–204, 2012.

YANOVIK, S. P. Effects of lianas on canopy arthropod community structure. In: SCHNITZER, S. A.; BONGERS, F.; BURNHAM, R. J.; PUTZ, F. E. (Eds.). **Ecology of lianas**. UK: John Wiley & Sons Ltda, 2015. p. 345–361.

YANOVIK, S. P.; KASPARI, M. Community structure and the habitat template: ants in the tropical forest canopy and litter. **Oikos**, v. 89, n. 2, p. 259–266, 2000.

YANOVIK, S. P.; NADKARNI, N. M.; GERING, J. C. Arthropods in epiphytes: a diversity component that is not effectively sampled by canopy fogging. **Biodiversity and Conservation**, v. 12, p. 731–741, 2003.

YANOVIK, S. P.; DUDLEY, R.; KASPARI, M. Directed aerial descent in canopy ants. **Nature**, v. 433, 624–626, 2005.

YANOVIK, S. P.; NADKARNI, N. M.; SOLANO, J. R. Arthropod assemblages in epiphyte mats of Costa Rican cloud forests. **Biotropica**, v. 36, n. 2, p. 202–210, 2006.

YANOVIK, S. P.; FISHER, B. L.; ALONSO, A. directed aerial descent behavior in African canopy ants (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Insect Behavior**, v. 21, 164–171, 2008.

YANOVIK, S. P.; SCHNITZER, S. A. Functional roles of lianas for forest canopy animals. In: LOWMAN, M. D.; DEVY, S.; GANESH, T. (Eds.). **Treetops at risk:**

challenges of global canopy ecology and conservation. New York: Springer Science+Business Media, 2013. p. 209–214.

YANOVIK, S. P.; WALKER, H.; NADKARNI, N. M. Arthropod assemblages in vegetative vs. humic portions of epiphyte mats in a Neotropical cloud forest. **Pedobiologia**, v. 48, n. 1, p. 51–58, jan. 2004.

YU, D. The structural role of epiphytes in ant gardens. **Biotropica**, v. 26, p. 222–226, 1994.

Capítulo 2

EPIPHYTIC BROMELIADS AS KEY COMPONENTS FOR MAINTENANCE OF ANT DIVERSITY AND ANT-BROMELIAD INTERACTIONS IN AGROFORESTRY SYSTEM CANOPIES

Epiphytic bromeliads as key components for maintenance of ant diversity and ant-bromeliad interactions in agroforestry system canopies

Wesley D. DaRocha ^{a,c}, Frederico S. Neves ^a, Wesley Dáttilo ^b, Jacques H.C. Delabie ^c

^aLaboratório de Ecologia de Insetos, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, 31270-901, Brazil.

^bRed de Ecoetología, Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz, 91070, Mexico.

^cLaboratório de Mirmecologia UESC/CEPLAC, Centro de Pesquisa do Cacau, C.P. 7, 45600-900, Itabuna, BA, Brazil.

*Corresponding author. Tel.: +55 (73) 9 99452152.

E-mail addresses: wd.darocha@gmail.com (WD DaRocha)

***O capítulo está formatado conforme as instruções de submissão da *Forest Ecology and Management* (Artigo aceito 06 abril de 2016, ver anexo 3)

Abstract

Cocoa is produced in a wide range of land use systems, with the traditional shaded systems in Bahia (Brazil) as the most forest-like and biodiverse. The aim of this study was to evaluate the role of different cocoa agroforestry systems (AFSs) in maintaining community structure and interactions between ants and epiphytic bromeliads. The study was conducted at four sites in the cocoa producing region of the southeastern of the state of Bahia, Brazil, and comprised a native forest and three different cocoa AFSs. We found a total of 103 ant species associated with epiphytic bromeliads, with 83% of the species occurring in native forest canopy bromeliads also occurring in cocoa AFSs. The Cocoa Cabruca System (CAB) and the Rustic-Planted Shade System (RPS) had ant community structural components of biodiversity similar to those found in the native forest environment. The alpha and gamma diversity of ants found in Monospecific-Shaded Cocoa Agroforestry System (MCA) associated with *Erythrina* spp. shade trees were significantly different from the diversity found in the other AFSs and native forest. The presence of epiphytic bromeliads, regardless of the system and scale, maintained ant diversity in agroforestry system canopies similar to that of native forest. Using metrics derived from graph theory, we found a high level of specialization regarding ant-bromeliad interactions in native forest, with a gradual decrease in specialization with environmental homogenization. Agroforestry systems thus represent an important strategy for maintaining the structure of canopy-associated ant communities by enabling the establishment of numerous bromeliad species, thus contributing to the maintenance of ant diversity and services in a mosaic landscape AFSs and native forest.

Keywords: Tropical forests, ecological networks, beta diversity, tank bromeliads, Formicidae.

1. Introduction

Agroforestry systems (AFSs) have emerged as a good strategy for maintaining natural forest biodiversity while taking into account the economic needs of producers (Bhagwat et al., 2008; Falcão et al., 2015; Schroth et al., 2004; Steffan-Dewenter et al., 2007). Within this context, cocoa (*Theobroma cacao* L., Malvaceae) AFSs have been particularly successful in some tropical regions due to the exceptional potential of these systems to reconcile economic needs with conservation of biodiversity (Schroth et al., 2015, 2011). Cocoa AFSs are characterized by replacement of the original forest understory with cocoa crop, while maintaining or establishing a fraction of the canopy as shade for crops (Rice and Greenberg, 2000; Ruf and Schroth, 2004). Vascular epiphytes are among the plant types found in the canopy (Cruz-Angón and Greenberg, 2005; Hietz, 2005; Hylander and Nemomissa, 2008; Souza et al., 2015). Consisting mainly of bromeliads, cacti, ferns, and orchids, vascular epiphytes make up about 10% of the world's flora (Gentry and Dodson, 1987), with most species being typical of forest canopies (Benzing, 1995; Nieder et al., 2001). Tropical agroforestry canopies can have high structural complexity, including because of the frequent occurrence of epiphytes in tree crowns (Cruz-Angón and Greenberg, 2005; Hietz, 2005; Moffett, 2013). It follows that, since epiphytes increase microhabitat diversity in the agroforestry canopy, they play an important ecological role in community structure, and in the maintenance of diversity of ants and other arthropods that use epiphytes for foraging or nesting substrate (DaRocha et al., 2015; Rodgers and Kitching, 2011; Stuntz et al., 2003; Yanoviak et al., 2004).

In tropical forest canopies, ants constitute the largest group of canopy-occupying organisms, representing between 20-40% of the total arthropod biomass present there (Davidson et al., 2003; Hunt, 2003; Tobin, 1995). Several different mechanisms have

been suggested as pivotal in structuring the forest canopy invertebrate fauna, including epiphyte architectural morphometry and suspended soil formation associated with the roots of epiphytes that attach to tree branches and twigs (DaRocha et al., 2015; Paoletti et al., 1991; Yanoviak et al., 2004). Structural components of the canopy, such as tree crowns, vines, twigs, branches, and epiphytes increase habitat heterogeneity and complexity, and consequently shape the spatial and temporal diversity of species in these environments (Campos et al., 2006; Dáttilo and Dyer, 2014; Neves et al., 2013; Yanoviak et al., 2011). In this way, structural components are able to alter canopy community structure at different spatial scales.

Human land use and other anthropogenic changes can modify ant-plant interactions (Falcão et al., 2015) and may alter biodiversity at different spatial scales, including local (α -diversity) (Gibson et al., 2011; Newbold et al., 2015) and differences in species composition among sites (β -diversity) (Karp et al., 2012; Solar et al., 2015; Whittaker, 1972). Land use systems, such as AFSs, maintain a structured community of canopy epiphytes, and may be of especial interest for the maintenance of ant diversity and services, as well as ant-plant interactions (Gras et al., 2016). In AFSs, different species of ants and epiphytes interact with each other, creating complex interaction networks. Graph theory uses a unique set of metrics and tools to describe the structure of ecological interaction networks (Santos et al., 2014), which provide inferences about the ecological and evolutionary dynamics of a system (Bascompte et al., 2006). Despite the increasing number of studies using network theory to understand plant-animal interactions (i.e., especially mutualistic interactions: Bastolla et al., 2009; Dáttilo et al., 2014; Mello et al., 2011; Olesen et al., 2008), ant-epiphyte interactions have been neglected, possibly due to the difficulties associated with canopy sampling. Thus, general knowledge of community structure and ant-plant interactions in these

environments are not well understood, nor are the effects of anthropogenic changes (i.e., in land use) upon these communities.

This study describes an ant community structure and ant-bromeliad interactions in a native forest and three different AFS types in an Atlantic forest region of Brazil. We tested the prediction that cocoa agroforestry systems with shading from native trees are more complex and heterogeneous than simpler (i.e., with monospecific shading) AFSs, and that these systems maintain ant community structure and ant-bromeliad interaction networks in ways similar to native forest.

2. Material and Methods

2.1 Study sites

The study was carried out in one native forest area and three agroforestry cocoa systems in a cocoa region of the southeastern state of Bahia, Brazil from February 2009 to February 2010, in the months with higher temperatures and lower rainfall. The cocoa producing region of southeastern state of Bahia is defined here as the whole region standing between the Contas and Jequitinhonha Rivers (Figure 1). The sampling areas were within Una and Ilhéus municipalities, distributed near the latitude 15°S close to the Atlantic coast where the dominant vegetation is South Bahiana humid forest (Gouvêa et al., 1976). This region falls within the Atlantic Forest biome, one of the priority biomes for the conservation of biodiversity (Myers et al., 2000). Atlantic forest is characterized by having tall, broadleaf, and evergreen trees with numerous vines and epiphytes. The climate is characterized as hot and humid, with the absence of a well-defined dry season (Type 'Af' on the Köppen's scale), with annual rainfall ranging between 1,300 and 2,000 mm. The annual average temperature is 24-25 °C, with warmer periods between

October and April (max ~ 38°C) and the coldest between June and August (min ~7°C) (Mori, 1989). Average annual relative humidity is between 80-90%.

The Una Biological Reserve (15°11.230'S 39°03.727'W) is covered by native forest (Saldarriaga and Uhl, 1991) in advanced succession with a closed canopy about 30-35 meters in height, and with an understory largely devoid of underbrush and reaching about 18 meters in height. The cocoa agroforestry systems were divided into three categories: rustic-planted shade system (RPS), cocoa cabruca system (CAB), and monospecific-shaded cocoa agroforestry system (MCA). The AFSs in this study differ from each other and from native forest in structural characteristics, and when compared to native forests. The RPS is cocoa plantations that keep different trees shading a combination of Rustic cocoa and Planted Shade system (see Rice and Greemberg, 2000). Therefore, here the RPS refers to the presence of shading by trees native forest remnants, primary and secondary naturally present intercropped with exotic trees planted for polycultures shading. The RPS were located in the Fazenda Ararauna (15°18.451'S 39°09.773'W) and Fazenda Bonfim (14°39.606'S 39°11.574'W). These two farms are shaded by trees characteristic of primary and secondary forest, such as: jequitibá-rosa (*Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze), sapucaia (*Lecythis pisonis* Cambess. (Lecythidaceae)), *Cecropia* sp. (Urticaceae), *Inga* sp. (Mimosoideae), as well as numerous exotic species such as cajá (*Spondias mombin* L. (Anacardiaceae)), jackfruit (*Artocarpus heterophyllus* Lam. (Moraceae)), and eritrina (*Erythrina* spp. (Fabaceae)). Tree density is roughly 25-30 trees per hectare, and the canopy structure is discontinuous-open and reaches about 20-25 meters in height. It has a heterogeneous landscape in terms of crop diversity, featuring next to cocoa plantations a variety of other cultivated plants such as açai (*Euterpe oleracea* Mart (Arecaceae)), pupunha (*Bactris gasipaes* Kunth (Arecaceae)), cupuaçu (*Theobroma grandiflorum* (Willd. ex

Spreng.) K. Schum. (Malvaceae)), banana (*Musa* sp. (Musaceae)), guaraná (*Paullinia cupana* Kunth (Sapindaceae)) and *Heliconia* sp. (Heliconiaceae). The CAB were located in the Fazenda Vera Cruz (15°18.327'S 39°09.358'W) and Fazenda Santa Rita (14°41.889S 39°11.786'W). Both farms have a cocoa agrosystem that involves retaining part of the primary native forest (trees at a density of 25-30 trees per hectare) for shading the cocoa plantation (Schroth et al., 2011). Examples of species retained are gindiba (*Sloanea obtusifolia* (Moric.) K. Schum. (Elaeocarpaceae)) are sapucaia (*Lecythis pisonis* Cambess. (Lecythidaceae)). The canopy structure is discontinuous to continuous, and reaches about 30-35 meters in height. The canopy also features other crop types next to cocoa plantations, such as açaí, pupunha, and banana. The MCA, also known as "*derruba total*" or "total clearing", is located in the Cocoa Farming Research Center (CEPEC/CEPLAC) (45°44.114'S 39°14.011'W). The plants used for shading cocoa consist primarily of exotic tree species of the genus *Erythrina*, mainly *Erythrina fusca* Lour. (Fabaceae). This system has a discontinuous canopy at about 20-25 meters height. Tree density for shading is 17.4 trees per hectare. The creation of the MCA system was a recommendation made by CEPLAC, which called in the 1960s (Gramacho et al., 1992).

2.1.1. Epiphyte sampling

We sampled the ant fauna associated with epiphytes by collecting bromeliads from the canopy of shade trees in cocoa agroforestry plantations and native forest canopy. As there is a high epiphyte diversity in the southeastern region of Bahia (Souza et al., 2015), sampling concentrated on bromeliad species in the genera *Hohenbergia* Schult. and Schult. F. and *Aechmea* Ruiz and Pav. (Bromeliaceae, subfamily Bromelioideae). *Hohenbergia* contains 65 species in total with distribution from Central America to Brazil (Luther, 2012), of which 21 species are endemic to Brazil and occur in Bahia

(Martinelli et al., 2008; Ramírez-Morillo et al., 2010). *Aechmea* is the largest genus in the Bromelioideae subfamily, from which at least 50% of the species are found in Brazil (Martinelli et al., 2008).

Certain species in the study were grouped into species complexes because inflorescences were not present at the time of field sampling, so species identification was not possible. These included: I) *Aechmea* spp. - including *Aechmea depressa* L. B. Smith, *Aechmea conifera* and *Aechmea blanchetiana* (Baker) L. B; and II) *Hohenbergia* spp. - including *Hohenbergia blanchettii* (Baker) E. Morren ex Mez, and three unidentified species in the study area.

2.2. Sample design

Thirty shade trees were arbitrarily chosen, comprising five trees in native forest - NF, ten in the CAB system (five of them being located at the sample point in Una and the other five in Ilhéus), ten in the RPS (five of them being located at the sample point in Una and the other five in Ilhéus), and five in the MCA (see Figure 1). Distance between trees was standardized by at least 50 meters. Criteria for tree selection was circumference at breast height (CBH) of at least 130 cm, and with at least six *Hohenbergia* or *Aechmea* bromeliads present in the crown. For the safety of the climber, we only chose host trees (phorophytes) with "healthy" crowns, with no evidences of rot on the branches and trunks. We collected up to six bromeliads from each tree, giving a total of 180 bromeliads. We chose this sample number per tree to optimize crown sampling while minimizing any negative impacts of epiphyte removal on the phorophyte biota.

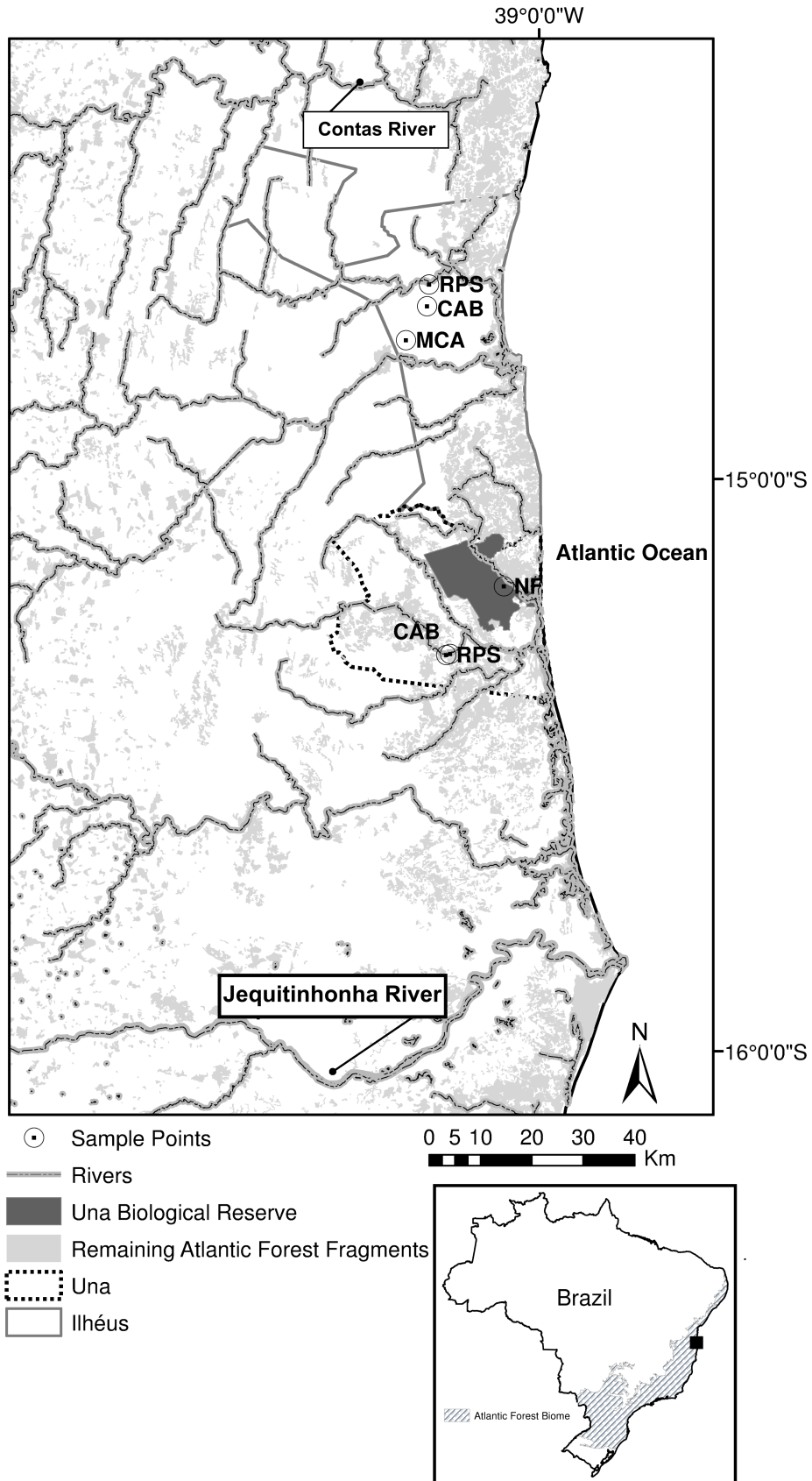


Fig. 1. The cocoa region of southern Bahia, Brazil, delimited by the Contas River (north) and Jequitinhonha River (south), with the distribution of environments studied in the agroforestry cocoa landscape, in Una and Ilhéus municipalities. NF – native forest, CAB – cocoa agroforestry system, RPS – rustic-planted shade system, and MCA – monospecific-shaded agroforestry system.

2.2.1. Epiphyte and associated ant fauna collection

Tree canopies were accessed by climbing using the single rope technique (Perry, 1978). We used "canopy hamper" collectors to collect bromeliads and ants (DaRocha et al., 2015). The canopy hamper was connected to a rope passing through a pulley that was attached to the highest point of the canopy and suspended to one of the main branches of the host tree, where it was positioned just below the epiphytes to be collected. The canopy hamper was used to collect epiphytes, suspended soil, and associated fauna. This type of collector is designed to catch fallen epiphytes after they are cut with a large chisel. Once on the ground, ants on the bromeliads were removed either manually, or using a Winkler trap (Bestelmeyer et al., 2000) which is suitable for sampling the mesofauna community in suspended soil (see DaRocha et al., 2015).

Collected biological material was preserved in the field with 70% alcohol and afterwards taken to the CEPEC Myrmecology Laboratory. Ants were identified to species level and deposited in the entomological collection (CPDC) under the following numbers: #5584 (Una REBIO), #5585 (Fazenda Ararauna), #5586 (Fazenda Vera Cruz), #5587 (CEPEC), #5588 (Fazenda Bonfim) and #5589 (Fazenda Santa Rita). Some botanical specimens, such as tree samples and bromeliads that were not identified on the field, were taken to the CEPEC Herbarium for identification.

2.3. Statistical analyses and network topology

Species accumulation curves were constructed to compare species richness between areas and to verify the degree of sampling sufficiency in each environment. The number of species was plotted as a function of the number of bromeliads, with 10,000 randomizations performed to generate a confidence interval. A non-parametric estimator (Jackknife 1) was used to estimate the total species richness per environment.

We used generalized linear models (GLMs) to test whether ant diversity differed at different spatial scales in the study systems. Specifically, we tested whether bromeliad α diversity, bromeliad/tree β diversity, and tree γ diversity differed between native forest and AFSs (Crawley, 2013). We verified suitability of error distribution for all models when necessary (Crawley, 2013). Contrast analysis was used to amalgamate forest classes with AFSs that did not significantly differ from each other ($p > 0.05$) (Crawley, 2013). β -diversity (i.e., heterogeneity) was calculated using Whittaker's formula (1972): $\beta = [\gamma \text{ tree} / \alpha \text{ bromeliad}]$, where gamma diversity (γ tree) is the total ant species richness in a tree crown, and alpha diversity (α) is the average ant richness in a tree crown. Using this approach, β -diversity values are independent of α diversity of values, which is vital in studies where β is calculated from the species counts (Baselga and Orme, 2012), and is a better approach for comparing β values among locations with different α values (Chao et al., 2012).

To describe ant-bromeliad interactions, we built an adjacency matrix A , or interaction network, for each environment, where $a_{ij} = 1$ if an interaction existed between a bromeliad individual (j) and an ant species (i), and $a_{ij} = 0$ if it does not. We then calculated metrics to describe the structure of these interactions in terms of connectance (proportion of interactions taking place relative to the total number of possible interactions in the network), links per species (average number of interactions per species), and network specializations. We used the specialization index (H_2'), which ranges from 0 to 1 to indicate extreme generalization to extreme specialization, to evaluate the network specialization (Blüthgen et al., 2006). Analyses were done in R (R Core Team, 2015) using the "bipartite" package (Dormann et al., 2009). We then performed a second approach that involves the search for non-random patterns of ant-bromeliad interactions commonly found in ecological networks. Specifically, we

initially evaluated if selective ant species would visit only a subset of individual or species of bromeliads visited by the generalist ant species (*i.e.*, nested pattern of ant-bromeliad interactions). For this, we estimated nestedness using the *NODF-metric* (Almeida-Neto et al., 2008) in the software ANINHADO version 3.0 (Guimarães-Jr and Guimarães, 2006). *NODF* values range from 0 (non-nested) to 100 (perfectly nested). Moreover, we also tested whether within each ant-bromeliad network there were groups of ant species strongly associated with a particular set of bromeliads, as expected in modular networks. For this case, we used the modularity index (*M*) based on Simulated Annealing (SA) (Guimerà et al., 2004) using the software MODULAR (Marquitti et al., 2014). This index ranges from 0, no subgroups, to 1, totally separated subgroups. We generated random networks to test the significance of modularity and nestedness according to the Null Model II (CE), where the probability of occurrence of an interaction is proportional to the number of interactions of species within the observed network (Bascompte et al., 2003).

3. Results

We sampled a total of 15 phorophyte species across 11 families, including four species in the native forest, six species in the CAB, seven in the RPS, and *Erythrina fusca* in the MCA. Lecythidaceae was the most abundant family, with three tree species: *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze, *Lecythis lurida* (Miers) S.A. Mori and *Lecythis pisonis* (Cambess.). The collected epiphytes included 12 bromeliad species equally distributed among the included genera, consisting of six *Aechmea* species, and six *Hohenbergia* species. *Hohenbergia* was the most abundant genus, representing 73.9% of all samples (n=133), while the remainder were from *Aechmea* (26.1%, n=47) (Table 1).

Table 1. Numbers of individuals of the bromeliad species collected in the canopy in the four environments: NF – Native Forest; CAB – Cocoa Cabruca System; RPS – Rustic-Planted Shade System; MCA – Monospecific-shaded Cocoa Agroforestry System. Also shown is geographic distribution: Endemics of southern Bahia and Espírito Santo, Brazil.

Genus Species	Environments				Geographic distribution
	NF	CAB	RPS	MCA	
<i>Aechmea</i> Ruiz & Pav.					
<i>Aechmea blanchetiana</i> (Baker) L.B. Smith		3			Endemic
<i>Aechmea conifera</i> (L.B. Smith)	6				Endemic
<i>Aechmea depressa</i> (L.B. Smith)	3	2			Endemic
<i>Aechmea</i> sp.2		9			Unknown
<i>Aechmea</i> sp.3	18				Unknown
<i>Aechmea</i> spp.			6		Unknown
<i>Hohenbergia</i> Schult.F.					
<i>Hohenbergia blanchetii</i> (Baker) E.Morren ex Mez		32	31	23	Endemic
<i>Hohenbergia brachycephala</i> (L.B. Smith)			1	1	Endemic
<i>Hohenbergia</i> sp.1		8			Unknown
<i>Hohenbergia</i> sp.2		4			Unknown
<i>Hohenbergia</i> sp.3	3				Unknown
<i>Hohenbergia</i> spp.		2	22	6	Unknown
<i>Aechmea</i> individuals: 47	27	14	6		
<i>Hohenbergia</i> individuals: 133	3	46	54	30	

We collected a total of 103 ant species distributed among seven subfamilies and 34 genera. The subfamily Myrmicinae had the highest species richness (46 species, 44.6%), followed by Ponerinae (19 species, 18.5%), Formicinae (17 species, 16.5%), Dolichoderinae and Pseudomyrmecinae (eight species each; 7%), and finally Amblyoponinae and Ectatomminae (two and three species respectively; 2% and 3%) (see Supplementary Material Appendix 1, Table A1). Thirty-one percent of the sampled ants were typical hypogeic species (see Supplementary material Appendix 1 Table A1). Among all sampled genera, *Camponotus* had the greatest number of species (13.6% of total). Among collection sites, native forest had the lowest ant species richness, with 29 species and only 5 unique; of these species 83% were also sampled in AFSs. We sampled 56 species in the MCA (14 exclusive), and 61 species in the CAB and RPS systems (with 12 and 14 exclusive species, respectively).

The species accumulation curves no tended to stabilize (Figure 2). According to the Jackknife 1 estimator, the sampling sufficiency was 62.5% in native forest (observed richness: 29; estimated richness: 46.4), 71.3% in CAB (observed richness:

61; estimated richness: 85.6), 72.1% in RPS (observed richness: 61; estimated richness: 84.6), and 74.3% in MCA (observed richness: 56; estimated richness: 75.3).

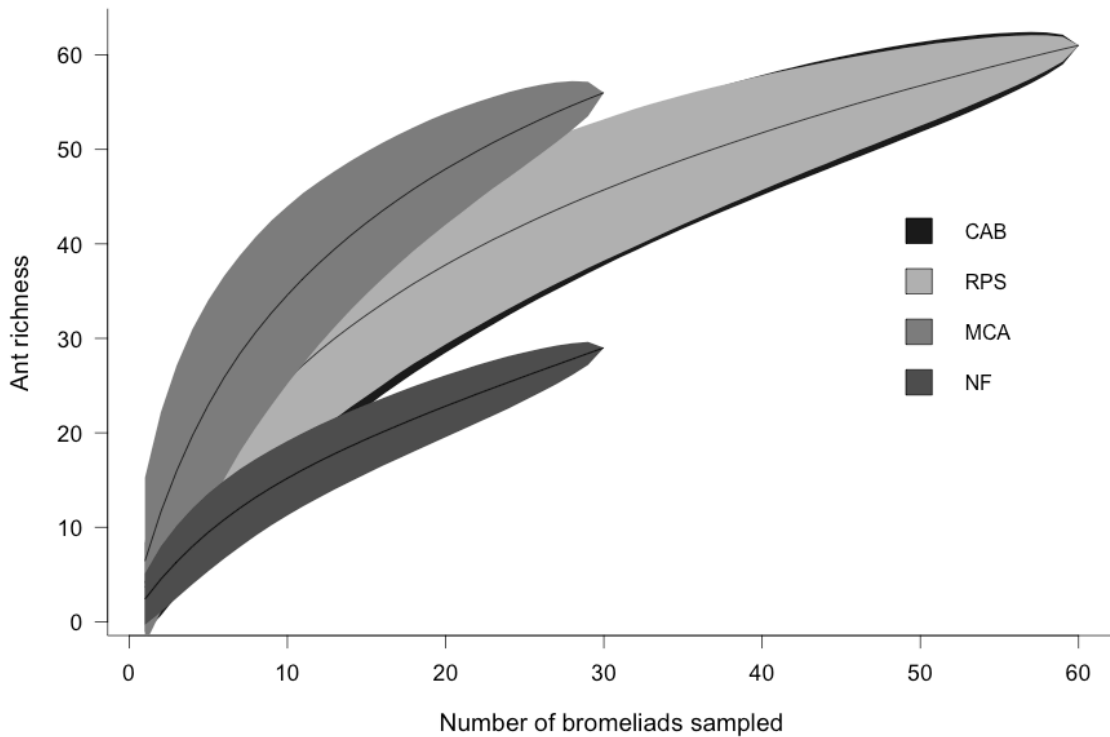


Fig. 2. Species accumulation curves of ant species richness based on the number of bromeliads sampled in CAB - Cocoa Cabruca System, RPS - Rustic-Planted Shade System, MCA – Monospecific-Shaded Cocoa Agroforestry System and NF – Native Forest in southeastern state of Bahia, Brazil. The shaded area represents the confidence intervals of 95% based on 10,000 randomizations.

When comparing the components of beta diversity among the different systems studied, we found that ant diversity varies with spatial scale. We found higher diversity in the MCA environment compared to the others; at a small scale, the average ant richness per bromeliad ($\bar{\alpha}$) was higher, and at a larger scale, ant richness per tree (γ tree) was also higher ($p < 0.001$; Table 2, Figures 3A,C). We found no significant differences between habitats in bromeliad β -diversity in a tree, ($p = 0.2$; Table 2, Figure 3B). The patterns of diversity found for the native forest were similar to the CAB and RPS at all spatial scales.

Table 2 Results of deviance of the minimal model linking structural components (alfa, beta and gamma: response variables) of ant community to the explanatory variables in the native Forest and three cocoa growing system.

Response variables	Explanatory variable	Error distribution	df	Deviance/F	P
Ant richness / Bromeliads (α)	Environments	Gaussian	3	44.26	0.001
β Diversity	Environments	Gaussian	3	3.56	0.21
Ant richness / Tree (γ)	Environments	Quasi-poisson	3	32.18	0.0001

We found an intermediate level of ant-bromeliad network specializations in all environments (H_2' Mean \pm S.D. = 0.59 ± 0.08), and low connectivity values in networks (Table 3). Specialization was highest in native forest ($H_2' = 0.69$), with a gradual decrease along a reducing gradient of environmental complexity (H_2' was lowest in the MCA with a value of 0.49). With respect to non-random patterns of ant-bromeliad interactions, we found a significantly nested structure only for AFS networks ($NODF$ values ranging from 11.74 to 23.22. all p-values < 0.05) (Figure 4, and see Supplementary Material - Appendix 2). This nested pattern was not found for native forest ($NODF = 11.33$; p = 0.64). Further, no ant-bromeliad network was significantly modular when compared to neutral patterns from the null model (M values ranging from 0.388 to 0.587; all p-values > 0.05).

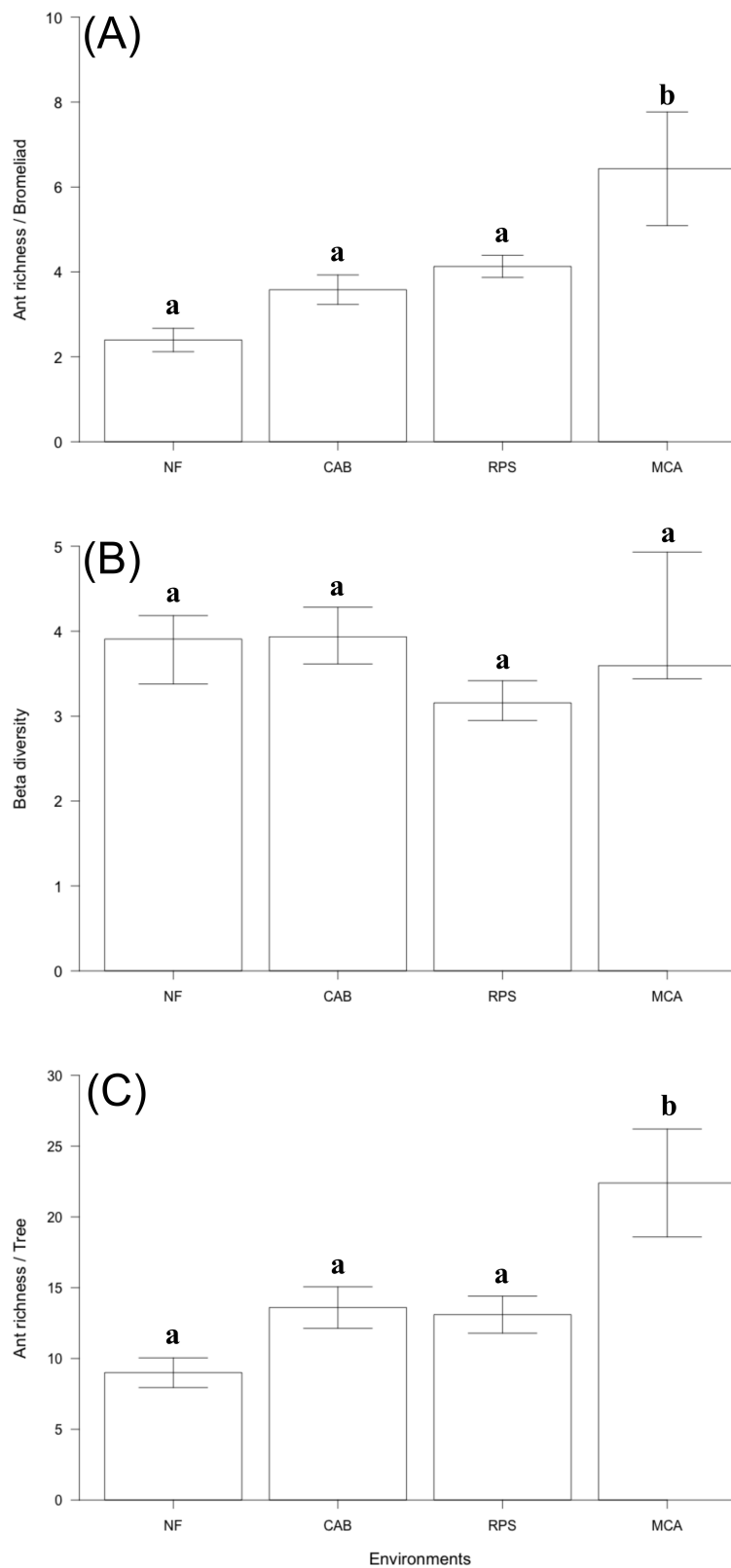


Fig. 3. Average ant richness (α) per bromeliad (A), β diversity of ants between bromeliads (B) and ant richness per tree crown (γ) (C) observed for the four environments (NF – Native Forest, CAB - Cocoa Cabruca System, RPS – Rustic-Planted Shade System and MCA – Monospecific-Shaded Cocoa Agroforestry System). Different letters above the columns represent statistically different means ($p < 0.05$).

Table 3. Descriptors of ecological networks for the study of ant-bromeliad interactions in the canopy in the following environments: Forest (NF), Cocoa Cabruca System (CAB), Rustic-Planted Shade System (RPS) and Monospecific-Shaded Cocoa Agroforestry System (MCA).

Network Descriptor	Environments			
	NF	CAB	RPS	MCA
Nestedness (<i>NODF</i>)	11.33	11.74*	14.18*	23.22*
Modularity (<i>M</i>)	0.58	0.50	0.49	0.38
Connectance	0.09	0.06	0.07	0.13
Network specialization (<i>H2'</i>)	0.69	0.60	0.59	0.49
Links per species	1.28	1.88	2.10	2.35
No. of bromeliads	27	53	57	26
Ant richness	29	61	61	56

*represents *P values* < 0.001

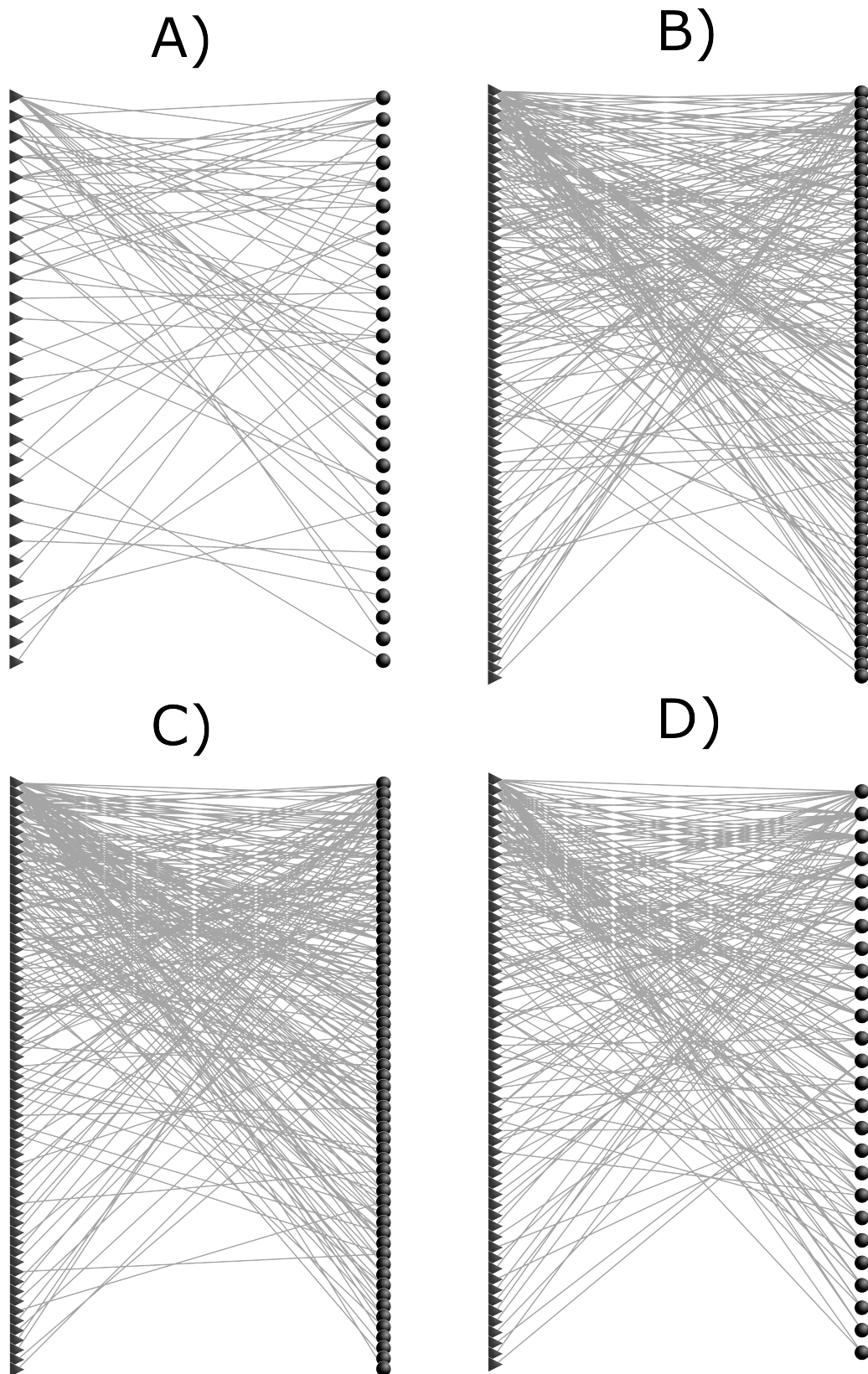


Fig. 4. Interaction networks involving ant-bromeliad associations in native forest (A), Cocoa Cabruca System (B), Rustic-Planted Shade System (C) and Monospecific-Shaded Cocoa Agroforestry System (D). Each triangle (left) and circle (right) presents an ant species and individuals of bromeliads, respectively. Lines represent ant-bromeliad associations. Species and individuals are arranged according their number of interactions. Please see Supplementary Material – Appendix 2 to see the position of ants and individuals of bromeliads within networks.

4. Discussion

Epiphytic bromeliads contribute to maintaining the canopy ant diversity in agroforestry systems in a manner similar to that found in native forest. However, the structure of ant-bromeliad interactions differs between these habitat types, where the native forest environment presents greater specialization than agroforestry environments. This strongly suggests that bromeliads are especially important for maintaining ant community structure regardless of the presence or variety of phorophytes. Epiphytic bromeliads were present in areas with greater structural complexity (i.e., forest, CAB and RPS as well as structurally simpler areas MCAs), indicating bottom-up effects upon associated ant communities. Epiphytes provide nesting cavities and food resources for several taxonomic groups that inhabit them or occur around them (Armbruster et al., 2002; Paoletti et al., 1991), and were recently found to maintain high ant diversity in trees (DaRocha et al., 2015). A similar pattern was found in another study in Panama, in which arboreal ant species richness was significantly higher on *Annona glabra* L. (Annonaceae) if epiphytes were present (Yanoviak et al., 2011).

In most cases cocoa agroforestry systems maintain a high tree richness while the tree density results in a high arthropod diversity (Novais et al., 2016a, 2016b; Sperber et al., 2004). Simplification of the vegetation structure also had a negative effect on the diversity of insects, while a similar insect community structure is expected between native forests and agroforestry cocoa systems shaded by native trees (Novais et al., 2016a). However, here the MCA had the greatest diversity of ants in bromeliads and trees, a result that differs from other studies demonstrating higher animal diversity associated with environments that have higher tree diversity and density (Arnan et al., 2011; Lassau and Hochuli, 2004; Ribas et al., 2003; Stein et al., 2014). Phorophyte

architecture (i.e., size (Sáyago et al., 2013)) allows establishment and wide distribution of many species of bromeliad and bromeliad-associated ants (DaRocha et al., 2015). Consequently, despite this environment having a greater degree of homogeneity compared to the other study sites, the architectural complexity of *Erythrina* provides conditions that are extremely favorable for colonization by bromeliads (WDR, personal observation). Hence, the structural characteristics of *Erythrina*, such as the crown size, allow them to carry a higher density of large bromeliads, which probably increases the microhabitat heterogeneity within the crown. This greater heterogeneity allows harboring a greater diversity of associated ants. So apparently tree characteristics are more important in determining the interactions between canopy ants and bromeliads than the structure of surrounding habitats, and the diversity of ants associated with canopy bromeliads is not influenced by tree density and richness.

We found that ant species heterogeneity (β -diversity) in *Hohenbergia* and *Aechmea* did not differ among the crop systems studied. Similarity in compositional variation of bromeliad-associated ants may thus be due to the large number of ant species that a single crown can support (DaRocha et al., 2015). This findings highlights the importance of agroforestry for maintenance of epiphytes (Moorhead et al., 2010), which act as keystone assemblages for the maintenance of ant communities and services (Gras et al., 2016).

Many ants maintain a facultative association with bromeliads (Blüthgen et al 2000; Dejean et al 1995; Talaga et al 2015), with the ants living in the shelters (generally the base of dried leaves or around the roots) provided by the bromeliads. Therefore, bromelicole microhabitats offer physical conditions of nesting as well as opportunities for foraging for a range of species of ants inhabiting the canopy, ie. large species such as *Camponotus cacticus*, *Neoponera villosa*, *Anochetus hohenbergiae*,

Odontomachus haematodus and *Gnamptogenys concinna*. In addition to physical aspects, tank bromeliads are also attractive to potential preys (essentially small arthropods). However, when dealing with bromeliad-ant interactions, we found low connectance and high specialization values in both native forest and all studied AFSs. However, we found ants have non-random interactions with bromeliads only in AFSs, as the interaction networks were highly nested in this environment. In other words, those ant species that visiting few bromeliads are a subset of species that interact more generally with bromeliads. On the other hand, we did not observe nested interaction patterns in native forest where the ant-bromeliad interactions were more exclusive. According to Blüthgen (2010), the nested pattern describes the organization of niche breadth of an interactive community, in which more nested networks tend to have the highest niche overlap (i.e., high functional redundancy). Thus, the lack of a nested pattern of interactions in native forest is possibly due to a vertical partitioning of epiphyte species and epiphyte-dwelling ants, which creates a small scale mosaic specialized in terms of interactions (Ribeiro et al., 2013). This partitioning does not occur in cocoa agroforestry environments, which only keep a single stratum made by the tree crowns.

We observed that *Odontomachus haematodus* (Linnaeus, 1758) was the ant species that interacted most frequently with bromeliads in all environments. This ant is a generalist predator that is able to live in a range of habitats, both on trees and on the ground (Brown, 1976). This ability to interact with bromeliads is due to characteristics of our studied bromeliads, including the rosette structure, with dried leaves at its periphery offering adequate cavities for establishment of large species such as *O. haematodus*. Furthermore, *Hohenbergia* and *Aechmea* provide a microhabitat with accumulation of decomposing organic matter and suspended soil, favoring colonization

by various organisms including a range of potential prey species (Armbruster et al., 2002; DaRocha et al., 2015; Paoletti et al., 1991). In addition to ensuring permanent access to water (a limiting factor for animals living in canopy), such characteristics provide an active "trap" to the benefit of host ants. Thus association between the *Aechmea* epiphytic bromeliads with *O. haematodus* results in a bottom-up positive effect on ants due to the large amount of associated organic matter. The presence of *O. haematodus* nests also directly negatively affect top predators by decreasing available space in bromeliads (Talaga et al., 2015).

In this study, we also report for the first time the presence of a few typical ground-dwelling species in the canopy, including *Prionopelta punctulata* Forel, 1909 and *Prionopelta* sp.2, both found at about 20 m height between bromeliad leaves and among the cavities formed by the associated organic matter. These ant species are probably highly specialized predators, as they are cryptobiotic, living in moist habitats and having several morphological adaptations linked to this type of habitat (e.g., tiny eyes with few ommatidia and a toothed clypeus) (Brandão et al., 2009). Canopy bromeliads frequently offer a convergent microhabitats with that the leaf litter on the ground. The aggregation of suspended soil, leaves and roots (Nadkarni et al., 2004), and small branches inside the rosette provide favorable conditions for specie that normally inhabit leaf litter. Newly fertilized founder (ant) females are also attracted to these bromeliads for use as nesting sites.

5. Conclusions

In summary and according to our findings, we found that maintaining shaded cocoa plantations in agroforestry systems in southeast Bahia is an interesting strategy for the conservation of canopy-associated ant communities, since it enables the establishment of bromeliads of the *Hohenbergia* and *Aechmea* genera and maintains the ant diversity

at different spatial scales. We especially consider erythrin as "friendly to biodiversity" in agroforestry systems because this tree enables the maintaining of a rich diversity of ant-bromeliad interactions, hence we suggest the conservation of this exotic tree in shaded cocoa plantations in agroforestry systems. Maintaining ant community structure originally living in tropical forest canopies is critical for the wildlife found in agroforests, as well as for the maintenance of ecological services and functions.

Acknowledgements

The authors acknowledge important suggestions of two anonymous reviewers for helpful comments on a previous version of the manuscript, and Gabriela Duarte for her help in making the map of our study area. We thank Jose Lima and Talita Fontoura (UESC) for help with identifying trees and bromeliads. We also thank Leonardo Oliveira, Bila, and the field staff, with a special thank you to our collaborators Julia, Luca, Tomas, Beatrix, and Marc. We could not have done this study without the help and support of the intern students and technicians from the Myrmecology Laboratory. We thank the owners of the Ararauna, Vera Cruz, Santa Rita, and Bonfim farms, and the Una Biological Reserve for their support in developing this study. This study was supported by the Ph.D. program in Ecology, Conservation and Wild Life Management at UFMG, the Zoology M.S. program at UESC, the Cocoa Research Center (CEPEC), and the Myrmecology Laboratory (CPDC). WDR was supported by CNPq scholarships (processes 134349/2008-3 and 141751/2012-6) and funding from FAPESB (DTE0036/2013). FSN and JHCD were supported by research grants from CNPq.

References

Almeida-Neto, M., Guimarães, P.R., Guimarães-Jr, P.R., Loyola, R.D., Ulrich, W., 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117, 1227–1239.

- Armbruster, P., Hutchinson, R.A., Cotgrave, P., 2002. Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. *Oikos* 96, 225–234.
- Arnan, X., Bosch, J., Comas, L., Gracia, M., Retana, J., 2011. Habitat determinants of abundance, structure and composition of flying Hymenoptera communities in mountain old-growth forests. *Insect Conserv. Divers.* 4, 200–211. doi:10.1111/j.1752-4598.2010.00123.x
- Bascompte, J., Jordano, P., Meliá, C.J., 2003. The nested assembly of plant – animal mutualistic networks 100, 9383–9387.
- Bascompte, J., Jordano, P., Olesen, J.M., 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312, 431–433. doi:10.1126/science.1123412
- Baselga, A., Orme, C.D.L., 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol. Evol.* 3, 808–812. doi:10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x
- Bastolla, U., Fortuna, M.A., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B., Bascompte, J., 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458, 1018–20. doi:10.1038/nature07950
- Benzing, D.H., 1995. Vascular epiphytes, in: Lowman, M.D., Nadkarni, N.M. (Eds.), *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego, California, pp. 225–254.
- Bestelmeyer, B.T., Agosti, D., Alonso, L.E., Brandão, C.R.F., Brown Jr., W.L., Delabie, J.H.C., Silvestre, R., 2000. Field techniques for the study of ground-living ants: an overview, description, and evaluation, in: Agosti, D., Majer, J.D., Tennant, L.A., Schultz, T.R. (Eds.), *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., pp. 122–144.
- Bhagwat, S.A., Willis, K., Birks, H., Whittaker, R., 2008. Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? *Trends Ecol. Evol.* 23, 261–267.
- Blüthgen, N., 2010. Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic Appl. Ecol.* 11, 185–195. doi:10.1016/j.baae.2010.01.001
- Blüthgen, N., Menzel, F., Blüthgen, N., 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol.* 6, 12–18. doi:10.1186/1472-6785-6-9
- Brandão, C.R.F., Silva, R.R., Delabie, J.H.C., 2009. Formigas (Hymenoptera), in: Panizzi, A.R., Parra, J.R.P. (Eds.), *Bioecologia E Nutrição de Insetos: Base Para O Manejo Integrado de Pragas*. Emrapa Tecnológica, Brasília, pp. 1–56.
- Brown, W.L.J., 1976. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, subtribal characters. Genus *Odontomachus*. *Stud. Entomol.* 19, 67–171.
- Campos, R.I., Vasconcelos, H.L., Ribeiro, S.P., Neves, F.S., Soares, J.P., 2006. Relationship between tree size and insect assemblages associated with

- Anadenanthera macrocarpa*. *Ecography* 29, 442–450. doi:10.1111/j.2006.0906-7590.04520.x
- Chao, A., Chiu, C.-H., Hsieh, T.C., 2012. Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93, 2037–2051.
- Crawley, M.J., 2013. *The R book*. John Wiley & Sons Ltd, London, UK.
- Cruz-Angón, A., Greenberg, R., 2005. Are epiphytes important for birds in coffee plantations? An experimental assessment. *J. Appl. Ecol.* 42, 150–159. doi:10.1111/j.1365-2664.2004.00983.x
- DaRocha, W.D., Ribeiro, S.P., Neves, F.S., Fernandes, G.W., Leponce, M., Delabie, J.H.C., 2015. How does bromeliad distribution structure the arboreal ant assemblage (Hymenoptera: Formicidae) on a single tree in a Brazilian Atlantic forest agroecosystem? *Myrmecol. News* 21, 83–92.
- Dáttilo, W., Díaz-Castelazo, C., Rico-Gray, V., 2014. Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant–plant networks. *Biol. J. Linn. Soc.* 113, 405–414. doi:10.1111/bij.12350
- Dáttilo, W., Dyer, L., 2014. Canopy openness enhances diversity of ant–plant interactions in the Brazilian Amazon rainforest. *Biotropica* 46, 712–719. doi:10.1111/btp.12157
- Davidson, D.W., Cook, S.C., Snelling, R.R., Chua, T.H., 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300, 969–972.
- Dormann, C.F., Fründ, J., Blüthgen, N., Gruber, B., 2009. Indices , Graphs and Null Models : Analyzing Bipartite Ecological Networks 7–24.
- Falcão, J.C.F., Dáttilo, W., Izzo, T.J., 2015. Efficiency of different planted forests in recovering biodiversity and ecological interactions in Brazilian Amazon. *For. Ecol. Manag.* 339, 105–111.
- Gentry, A.H., Dodson, C.H., 1987. Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 74, 205–233.
- Gibson, R.H., Knott, B., Eberlein, T., Memmott, J., 2011. Sampling method influences the structure of plant-pollinator networks. *Oikos* 120, 822–831. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18927.x
- Gouvêa, J.B.S., Silva, L.A.M., Hori, M., 1976. Fitogeografia, in: *Diagnóstico Socioeconômico Da Região Cacaueira*. CEPLAC/IICA, Ilhéus, pp. 1–7.
- Gramacho, I.C.P., Magno, A.E.S., Mandarin, E.P., Matos, A., 1992. Cultivo e beneficiamento do cacau na Bahia. CEPLAC, Ilhéus.
- Gras, P., Tschardtke, T., Maas, B., Tjoa, A., Hafsa, A., Clough, Y., 2016. How ants, birds and bats affect crop yield along shade gradients in tropical cacao agroforestry. *J. Appl. Ecol.* doi:10.1111/1365-2664.12625

- Guimarães-Jr, P.R., Guimarães, P.R., 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environ. Model. Softw.* 21, 1512–1513.
- Guimerà, R., Sales-Pardo, M., Amaral, L.A.N., 2004. Modularity from fluctuations in random graphs and complex networks. *Phys. Rev. E* 70, 025101.
- Hietz, P., 2005. Conservation of vascular epiphyte diversity in Mexican coffee plantations. *Conserv. Biol.* 19, 391–399.
- Hunt, J.H., 2003. Cryptic herbivores of the rainforest canopy. *Science* 300, 916–917.
- Hylander, K., Nemomissa, S., 2008. Home garden coffee as a repository of epiphyte biodiversity in Ethiopia. *Front. Ecol. Environ.* 6, 524–528. doi:0.1890/080001
- Karp, D.S., Rominger, A.J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P.R., Daily, G.C., 2012. Intensive agriculture erodes beta-diversity at large scales. *Ecol. Lett.* 15, 963–970.
- Lassau, S.A., Hochuli, D.F., 2004. Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27, 157–164.
- Luther, H.E., 2012. *An Alphabetical List of Bromeliad Binomials*, 13th ed. Marie Selby Botanical Gardens & the Bromeliad Society International, Sarasota, Florida.
- Marquitti, F.M.D., Guimarães, P.R., Pires, M.M., Bittencourt, L.F., 2014. MODULAR: Software for the autonomous computation of modularity in large network sets. *Ecography* 37, 221–224.
- Martinelli, G., Vieira, C.M., Gonzalez, M., Leitman, P., Piratininga, A., Costa, A., Forzza, R.C., 2008. Bromeliaceae da Mata Atlântica: lista de espécies, distribuição e conservação. *Rodriguésia* 59, 209–258.
- Mello, M.A.R., Marquitti, F.M.D., Guimarães, P.R., Kalko, E.K.V., Jordano, P., Aguiar, A.M. de, 2011. The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat– and bird–fruit networks. *Oecologia* 167, 131–140. doi:10.1007/s00442-011-1984-2
- Moffett, M.W., 2013. Comparative canopy biology and the structure of ecosystems, in: Lowman, M.D., Devy, S., Ganesh, T. (Eds.), *Treetops at Risk: Challenge of Global Canopy*. Springer New York, New York, NY.
- Moorhead, L.C., Philpott, S.M., Bichier, P., 2010. Epiphyte biodiversity in the coffee agricultural matrix: canopy stratification and distance from forest fragments. *Conserv. Biol.* 24, 737–746. doi:10.1111/j.1523-1739.2009.01430.x
- Mori, S.A., 1989. Eastern extra-amazonian Brasil, in: Campbell, D.G., Hammond, H.D. (Eds.), *Floristic Inventory of Tropical Countries: The Status of Plant Systematics, Collections, and Vegetation, plus Recommendations for the Future*. The New York Botanical Garden, New York, pp. 427–455.
- Myers, N., Mittermeier, R.E., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspot for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.

- Nadkarni, N.M., Schafer, D., Matelson, T.J., Solano, R., 2004. Biomass and nutrient pools of canopy and terrestrial components in a primary and a secondary montane cloud forest, Costa Rica. *For. Ecol. Manag.* 198, 223–236. doi:10.1016/j.foreco.2004.04.011
- Neves, F.S., Sperber, C.F., Campos, R.I., Soares, J.P., Ribeiro, S.P., 2013. Contrasting effects of sampling scale on insect herbivores distribution in response to canopy structure. *Rev Biol Trop* 61, 125–137.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M.J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M.L.K., Alhusseini, T., Ingram, D.J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Correia, D.L.P., Martin, C.D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H.R.P., Purves, D.W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S.L., Weiher, E., White, H.J., Ewers, R.M., Mace, G.M., Scharlemann, J.P.W., Purvis, A., 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520, 45–50. doi:10.1038/nature14324
- Nieder, J., Prospero, J., Michaloud, G., 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecol.* 153, 51–63.
- Novais, S.M.A., Macedo-Reis, L.E., DaRocha, W.D., Neves, F.S., 2016a. Effects of habitat management on different feeding guilds of herbivorous insects in cacao agroforestry systems. *Rev. Biol. Trop.* in press.
- Novais, S.M.A., Macedo-Reis, L.E., Neves, F.S., 2016b. Predatory beetles in cacao agroforestry systems in Brazilian Atlantic Forest: a test of the natural enemy hypothesis. *Agrofor. Syst.* 1–9. doi:10.1007/s10457-016-9917-z
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Elberling, H., Jordano, P., 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology* 89, 1573–1582.
- Paoletti, M.G., Taylor, R.A.J., Stinner, B.R., Stinner, D.H., Benzing, D.H., 1991. Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a Venezuelan cloud forest. *J. Trop. Ecol.* 7, 373–383.
- Perry, D.R., 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10, 155–157. doi:10.2307/2388019
- Ramírez-Morillo, I.M., Carnevali, G., Cetzal-Ix, W., 2010. *Hohenbergia mesoamericana* (Bromeliaceae), first record of the genus for Mesoamerica. *Rev. Mex. Biodivers.* 81, 21–26.
- R Core Team, R., 2015. R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Ribas, C.R., Schoereder, J.H., Pic, M., Soares, S.M., 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecol.* 28, 305–314. doi:10.1046/j.1442-9993.2003.01290.x

- Ribeiro, S.P., Espírito Santo, N.B., Delabie, J.H.C., Majer, J.D., 2013. Competition, resources and the ant (Hymenoptera: Formicidae) mosaic: a comparison of upper and lower canopy. *Myrmecol. News* 18, 113–120.
- Rice, R.A., Greenberg, R., 2000. Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio* 29, 167–173.
- Rodgers, D.J., Kitching, R.L., 2011. Rainforest Collembola (Hexapoda: Collembola) and the insularity of epiphyte microhabitats. *Insect Conserv. Divers.* 4, 99–106. doi:10.1111/j.1752-4598.2010.00104.x
- Ruf, F., Schroth, G., 2004. Chocolate forests and monocultures - an historical review of cocoa growing and its conflicting role in tropical deforestation and forest conservation, in: Schroth, G., da Fonseca, G.A.B., Harvey, C.A., Gascon, C., Vasconcelos, H.L., Izac, A.-M.N. (Eds.), *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Island Press, Washington D.C., pp. 107–134.
- Saldarriaga, J.G., Uhl, C., 1991. Recovery of forest vegetation following slash-and-burn agriculture in the upper Rio Negro, in: Gomez-Pompa, A., Whitmore, T.C., Hadley, M. (Eds.), *Tropical Rain Forest: Regeneration and Management*. Blackwell, New York, pp. 303–312.
- Santos, G.M.M., Dáttilo, W., Presley, S.J., 2014. The seasonal dynamic of ant-flower networks in a semi-arid tropical environment. *Ecol. Entomol.* 39, 674–683. doi:10.1111/een.12138
- Sáyago, R., Lopezaraiza-Mikel, M., Quesada, M., Álvarez-Anórvé, M.Y., Cascante-Marín, A., Bastida, J.M., 2013. Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte–phorophyte network. *Proc. R. Soc. Biol. Sci. B* 280, 20122821. doi:10.1098/rspb.2012.2821
- Schroth, G., Faria, D., Araujo, M., Bede, L., Van Bael, S.A., Cassano, C.R., Oliveira, L.C., Delabie, J.H.C., 2011. Conservation in tropical landscape mosaics: the case of the cacao landscape of southern Bahia, Brazil. *Biodivers. Conserv.* 20, 1635–1654. doi:10.1007/s10531-011-0052-x
- Schroth, G., Garcia, E., Griscom, B.W., Teixeira, W.G., Barros, L.P., 2015. Commodity production as restoration driver in the Brazilian Amazon? Pasture re-agroforestation with cocoa (*Theobroma cacao*) in southern Pará. *Sustain. Sci.* doi:10.1007/s11625-015-0330-8
- Schroth, G., Harvey, C.A., Vincent, G., 2004. Complex agroforests: their structure, diversity, and potential role in landscape conservation, in: Schroth, G., da Fonseca, G.A.B., Harvey, C.A., Gascon, C., Vasconcelos, H.L., Izac, A.-M.N. (Eds.), *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Island Press, Washington D.C., pp. 227–260.
- Solar, R.R. de C., Barlow, J., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A.C., Thomson, J.R., Louzada, J., Maués, M., Moura, N.G., Oliveira, V.H.F., Chaul, J.C.M., Shoeder, J.H., Vieira, I.C.G., Nally, R.M., Gardner, T.A., 2015. How

- pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecol. Lett.* 18, 1108–1118. doi:10.1111/ele.12494
- Souza, V.F., Bomfim, J.A., Fontoura, T., Cazetta, E., 2015. Richness and abundance of *Aechmea* and *Hohenbergia* (Bromeliaceae) in forest fragments and shade cocoa plantations in two contrasting landscapes in southern Bahia, Brazil. *Trop. Conserv. Sci.* 8, 58–75.
- Sperber, C.F., Nakayama, K., Valverde, M.J., Neves, F.D.S., 2004. Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cacao agroforestry. *Basic Appl. Ecol.* 5, 241–251. doi:10.1016/j.baae.2004.04.001
- Steffan-Dewenter, I., Kessler, M., Barkmann, J., Bos, M.M., Buchori, D., Erasmi, S., Faust, H., Gerold, G., Glenk, K., Gradstein, S.R., Guhardja, E., Harteveld, M., Hertel, D., Kappas, M., Ko, S., Leuschner, C., Maertens, M., Marggraf, R., Migge-kleian, S., Mogeia, J., Pitopang, R., Schaefer, M., Schwarze, S., Weber, R., Woltmann, L., Zeller, M., Tschardtke, T., 2007. Tradeoffs between income, biodiversity, and ecosystem functioning during tropical rainforest conversion and agroforestry intensification. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 104, 4973–4978.
- Stein, A., Gerstner, K., Kreft, H., 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol. Lett.* 17, 866–880.
- Stuntz, S., Linder, C., Linsenmair, K.E., Simon, U., Zotz, G., 2003. Do non-myrmecophilic epiphytes influence community structure of arboreal ants? *Basic Appl. Ecol.* 4, 363–374.
- Talaga, S., Dézerald, O., Carteron, A., Petitclerc, F., Leroy, C., Céréghino, R., Dejean, A., 2015. Tank bromeliads as natural microcosms: A facultative association with ants influences the aquatic invertebrate community structure. *C. R. Biol.* 338, 696–700. doi:10.1016/j.crvi.2015.05.006
- Tobin, J.E., 1995. Ecology and diversity of tropical forest canopy ants, in: Lowman, M.D., Nadkarni, N.M. (Eds.), *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego, California, pp. 129–147.
- Whittaker, R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 12, 213–251.
- Yanoviak, S.P., Berghoff, S.M., Linsenmair, K.E., Zotz, G., 2011. Effects of an epiphytic orchid on arboreal ant community structure in Panama. *Biotropica* 43, 731–737.
- Yanoviak, S.P., Walker, H., Nadkarni, N.M., 2004. Arthropod assemblages in vegetative vs. humic portions of epiphyte mats in a Neotropical cloud forest. *Pedobiologia* 48, 51–58. doi:10.1016/j.pedobi.2003.07.003

Supplementary material - Appendix 1

Table A1. Ant species collected on epiphytic bromeliads, in the canopy of the following environments: NF – Native Forest, CAB - Cocoa Cabruca System, RPS – Rustic-Planted Shade System and MCA – Monospecific-Shaded Cocoa Agroforestry System. The occurrence of habitat (strict arboreal [cavities in twigs or bark] (a) and hypogeic [litter or suspended soil] (h)), and the number of occurrence of ant species throughout the sampling.

Subfamily <i>Species</i>	Habitat	Occurrence	Environments			
			NF	CAB	RPS	MCA
Amblyoponinae						
<i>Prionopelta punctulata</i> Forel, 1909	h	1				1
<i>Prionopelta</i> sp.2	h	1			1	
Dolichoderinae						
<i>Azteca chartifex</i> (Emery, 1896)	a	13		12	1	
<i>Azteca</i> sp.2	a	10		3	1	6
<i>Dolichoderus attelaboides</i> (Fabricius, 1775)	a	1				1
<i>Dolichoderus bidens</i> (Linnaeus, 1758)	a	1				1
<i>Dolichoderus lutosus</i> (Smith F., 1858)	a	3		2	1	
<i>Dolichoderus voraginosus</i> (MacKay, 1993)	a	7			7	
<i>Linepithema anathema</i> Wild, 2007	a	7	1	1	5	
<i>Tapinoma</i> sp.1	a	6		3	3	
Ectatomminae						
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792)	h	15	7	2	6	
<i>Gnamptogenys haenschi</i> (Emery, 1902)	h	1	1			
<i>Gnamptogenys moelleri</i> Forel, 1912	h	1		1		
Formicinae						
<i>Camponotus (Myrmobrachys)</i> sp.12	a	7		3	2	2
<i>Camponotus (Myrmobrachys)</i> sp.7	a	3		2		1
<i>Camponotus (Pseudocolobopsis)</i> sp.1	a	1				1
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.1	a	1		1		
<i>Camponotus atriceps</i> (Smith F., 1858)	a	12		3	9	
<i>Camponotus balzani</i> Emery, 1894	a	19		4	9	6
<i>Camponotus cingulatus</i> (Mayr, 1862)	a	8	1	5		2
<i>Camponotus crassus</i> Mayr, 1862	a	13		4	7	2
<i>Camponotus egregius</i> (Smith F., 1858)	a	1	1			
<i>Camponotus fastigatus</i> (Roger, 1863)	a	22	1	7	9	5
<i>Camponotus rectangularis</i> (Emery, 1890)	a	1	1			
<i>Camponotus sexguttatus</i> (Fabricius, 1793)	a	9		5		4
<i>Camponotus</i> sp.11	a	1			1	
<i>Camponotus trapezoideus</i> (Mayr, 1870)	a	16		5	2	9
<i>Nylanderia fulva</i> (Mayr, 1862)	a/h	13	2	3	4	4
<i>Nylanderia</i> sp.1	a/h	4		1	2	1
<i>Nylanderia</i> sp.3	a/h	42	7	14	13	8
Myrmicinae						
<i>Apterostigma</i> sp.1	h	6	1	3		2
<i>Apterostigma</i> sp.2	h	1		1		
<i>Cephalotes atratus</i> (Linnaeus, 1758)	a	19	1	5	6	7
<i>Cephalotes minutus</i> (Fabricius, 1804)	a	3			1	2
<i>Cephalotes pavonii</i> (Latreille, 1809)	a	1		1		
<i>Cephalotes</i> sp.2	a	3		1		2
<i>Cephalotes umbraculatus</i> (Fabricius, 1804)	a	2			1	1
<i>Crematogaster acuta</i> (Fabricius, 1804)	a	29		5	19	5
<i>Crematogaster curvispinosa</i> (Mayr, 1862)	a	2			2	
<i>Crematogaster erecta</i> Mayr, 1866	a	4		1	1	2
<i>Crematogaster longispina</i> (Emery, 1890)	a	8		1	4	3
<i>Crematogaster nigropilosa</i> Mayr, 1870	a	8	5	2	1	
<i>Cyphomyrmex</i> gp. <i>Rimosus</i> sp.	h	26	3	6	10	7
<i>Cyphomyrmex</i> gp. <i>Strigatus</i> sp.	h	1		1		
<i>Eurhopalothrix</i> sp.2	h	17	5	6	3	3

<i>Lachnomyrmex victori</i> (Feitosa & Brandão, 2008)	h	1				1
<i>Monomorium floricola</i> (Jerdon, 1852)	a	1		1		
<i>Nesomyrmex tristani</i> (Emery, 1896)	a	3			1	2
<i>Pheidole</i> sp.1	a/h	5		2		3
<i>Pheidole</i> sp.2	a/h	2		1	1	
<i>Pheidole</i> sp.3	a/h	2			2	
<i>Pheidole</i> sp.4	a/h	2			1	1
<i>Pheidole</i> sp.5	a/h	2	1	1		
<i>Pheidole</i> sp.6	a/h	1				1
<i>Pheidole</i> sp.7	a/h	1			1	
<i>Pheidole</i> sp.8	a/h	1			1	
<i>Pheidole</i> sp.9	a/h	5	4		1	
<i>Pheidole</i> sp.10	a/h	14	1	1	4	8
<i>Pheidole</i> sp.11	a/h	7	1	2	1	3
<i>Pheidole</i> sp.12	a/h	17		6	3	8
<i>Pheidole</i> sp.13	a/h	1			1	
<i>Procryptocerus convergens</i> (Mayr, 1887)	a	1				1
<i>Procryptocerus hylaeus</i> (Kempf, 1951)	a	1		1		
<i>Rogeria besucheti</i> (Kugler, 1994)	h	6		2	3	1
<i>Rogeria</i> sp.2	h	1		1		
<i>Sericomyrmex</i> sp.1	h	2		1	1	
<i>Solenopsis</i> sp.1	a/h	9		3	2	4
<i>Solenopsis</i> sp.2	a/h	13	3	5	3	2
<i>Solenopsis</i> sp.3	a/h	3	1	1		1
<i>Strumigenys dolichognata</i> (Weber, 1934)	h	1				1
<i>Strumigenys elongata</i> (Roger, 1863)	h	1		1		
<i>Strumigenys smithii</i> Forel, 1886	h	9	1		4	4
<i>Strumigenys</i> sp.1	h	1				1
<i>Strumigenys</i> sp.2	h	2		2		
<i>Wasmannia</i> sp.1	h	17		7	7	3
<i>Xenomyrmex</i> sp.1	a	1				1
Ponerinae						
<i>Anochetus hohenbergiae</i> Feitosa & Delabie, 2012	a	2			2	
<i>Hypoponera</i> sp.1	h	1	1			
<i>Hypoponera</i> sp.2	h	2		1	1	
<i>Hypoponera</i> sp.3	h	1			1	
<i>Hypoponera</i> sp.4	h	1	1			
<i>Hypoponera</i> sp.5	h	25	4	10	10	1
<i>Hypoponera</i> sp.6	h	1			1	
<i>Leptogenys arcuata</i> (Roger, 1861)	h	3			3	
<i>Neoponera apicalis</i> (Latreille, 1802)	a	13			4	9
<i>Neoponera inversa</i> (Smith F., 1858)	a	22	1	14	7	
<i>Neoponera unidentata</i> (Mayr, 1862)	a	2				2
<i>Neoponera venusta</i> (Forel, 1912)	h	2	1			1
<i>Neoponera villosa</i> (Fabricius, 1804)	a	18		3	10	5
<i>Odontomachus haematodus</i> (Linnaeus, 1758)	a/h	79	10	22	27	20
<i>Pachycondyla</i> gp. Harpax sp.1	h	5	4	1		
<i>Pachycondyla</i> gp. Harpax sp.2	h	12		4	7	1
<i>Neoponera</i> gp. Foetida sp.8	a	2		1	1	
<i>Platythyrea pilosula</i> (Smith F., 1858)	a	1		1		
<i>Pseudoponera gilberti</i> (Kempf, 1960)	h	2			2	
Pseudomyrmecinae						
<i>Pseudomyrmex elongatus</i> (Mayr, 1870)	a	1				1
<i>Pseudomyrmex</i> gp. Oculatus sp.	a	8			1	7
<i>Pseudomyrmex</i> gp. Sericeus sp.	a	2				2
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804)	a	12		4		8
<i>Pseudomyrmex oculatus</i> (Smith F., 1855)	a	3	1	1	1	
<i>Pseudomyrmex schuppi</i> (Forel, 1901)	a	2			2	
<i>Pseudomyrmex tenuis</i> (Fabricius, 1804)	a	2				2
<i>Pseudomyrmex tenuissimus</i> (Emery, 1906)	a	1		1		

Ant species per environment	29	61	61	56
Ant genus per environment	18	27	26	24
Ant species exclusively found on the environment	5	12	14	14

Supplementary material – Appendix 2

Position of ants and individuals of bromeliads in the interaction network (Figure 4) are ranked based on their number of interactions in Native Forest (A), Cocoa Cabruca System (B), Rustic-Planted Shade System (C) and Monospecific-Shaded Cocoa Agroforestry System (D).

(A) Native Forest - NF

Position in the network	Ants	Position in the network	Bromeliads
1	<i>Odontomachus haematodus</i>	1	<i>Aechmea conifera</i>
2	<i>Ectatomma tuberculatum</i>	2	<i>Aechmea conifera</i>
3	<i>Nylanderia</i> sp.3	3	<i>Hohenbergia</i> sp.3
4	<i>Crematogaster nigropilosa</i>	4	<i>Aechmea</i> sp.3
5	<i>Eurhopalothrix</i> sp.2	5	<i>Aechmea</i> sp.3
6	<i>Hypoconera</i> sp.5	6	<i>Aechmea conifera</i>
7	<i>Pachycondyla</i> gp Harpax sp.1	7	<i>Aechmea depressa</i>
8	<i>Pheidole</i> sp.9	8	<i>Aechmea depressa</i>
9	<i>Cyphomyrmex</i> gp Rimosus	9	<i>Aechmea</i> sp.3
10	<i>Solenopsis</i> sp.2	10	<i>Aechmea</i> sp.3
11	<i>Nylanderia fulva</i>	11	<i>Aechmea</i> sp.3
12	<i>Apterostigma</i> sp.1	12	<i>Aechmea</i> sp.3
13	<i>Camponotus fastigatus</i>	13	<i>Aechmea</i> sp.3
14	<i>Camponotus cingulatus</i>	14	<i>Aechmea</i> sp.3
15	<i>Camponotus rectangularis</i>	15	<i>Aechmea</i> sp.3
16	<i>Camponotus egregius</i>	16	<i>Aechmea depressa</i>
17	<i>Cephalotes atratus</i>	17	<i>Hohenbergia</i> sp.3
18	<i>Gnamptogenys haenschi</i>	18	<i>Hohenbergia</i> sp.3
19	<i>Hypoconera</i> sp.1	19	<i>Aechmea</i> sp.3
20	<i>Hypoconera</i> sp.4	20	<i>Aechmea</i> sp.3
21	<i>Linepithema anathema</i>	21	<i>Aechmea conifera</i>
22	<i>Neoponera inversa</i>	22	<i>Aechmea conifera</i>
23	<i>Neoponera venusta</i>	23	<i>Aechmea</i> sp.3
24	<i>Pheidole</i> sp.10	24	<i>Aechmea</i> sp.3
25	<i>Pheidole</i> sp.5	25	<i>Aechmea</i> sp.3
26	<i>Pheidole</i> sp.11	26	<i>Aechmea</i> sp.3
27	<i>Pseudomyrmex oculatus</i>	27	<i>Aechmea conifera</i>
28	<i>Solenopsis</i> sp.3		
29	<i>Strumigenys smithii</i>		

(B) Cocoa Cabruca System – CAB

Position in the network	Ants	Position in the network	Bromeliads
1	<i>Odontomachus haematodus</i>	1	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
2	<i>Nylanderia</i> sp.3	2	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
3	<i>Neoponera inversa</i>	3	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
4	<i>Azteca chartifex</i>	4	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
5	<i>Hypoconerina</i> sp.5	5	<i>Hohenbergia</i> spp
6	<i>Camponotus fastigatus</i>	6	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
7	<i>Wasmannia</i> sp.1	7	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
8	<i>Cyphomyrmex</i> gp Rimosus	8	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
9	<i>Eurhopalothrix</i> sp.2	9	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
10	<i>Pheidole</i> sp.12	10	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
11	<i>Camponotus cingulatus</i>	11	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
12	<i>Camponotus sexguttatus</i>	12	<i>Aechmea</i> sp.2
13	<i>Camponotus trapezoideus</i>	13	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
14	<i>Cephalotes atratus</i>	14	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
15	<i>Crematogaster acuta</i>	15	<i>Aechmea depressa</i>
16	<i>Solenopsis</i> sp.2	16	<i>Hohenbergia</i> spp
17	<i>Camponotus balzani</i>	17	<i>Hohenbergia</i> sp1
18	<i>Camponotus crassus</i>	18	<i>Aechmea</i> sp.2
19	<i>Pachycondyla</i> gp Harpax sp.2	19	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
20	<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	20	<i>Hohenbergia</i> sp.2
21	<i>Apterostigma</i> sp.1	21	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
22	<i>Azteca</i> sp.2	22	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
23	<i>Camponotus</i> (<i>Myrmobrachys</i>) sp.12	23	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
24	<i>Camponotus atriceps</i>	24	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
25	<i>Nylanderia fulva</i>	25	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
26	<i>Neoponera villosa</i>	26	<i>Hohenbergia</i> sp.1
27	<i>Solenopsis</i> sp.1	27	<i>Hohenbergia</i> sp.1
28	<i>Tapinoma</i> sp.1	28	<i>Hohenbergia</i> sp.1
29	<i>Camponotus</i> (<i>Myrmobrachys</i>) sp.7	29	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
30	<i>Crematogaster nigropilosa</i>	30	<i>Aechmea</i> sp.2
31	<i>Dolichoderus lutosus</i>	31	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
32	<i>Ectatomma tuberculatum</i>	32	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
33	<i>Pheidole</i> sp.1	33	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
34	<i>Pheidole</i> sp.11	34	<i>Aechmea depressa</i>
35	<i>Rogeria besucheti</i>	35	<i>Hohenbergia</i> sp.1

36	<i>Strumigenys</i> sp.2	36	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
37	<i>Apterostigma</i> sp.2	37	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
38	<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.1	38	<i>Aechmea</i> sp.2
39	<i>Cephalotes pavonii</i>	39	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
40	<i>Cephalotes</i> sp.2	40	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
41	<i>Crematogaster erecta</i>	41	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
42	<i>Crematogaster longispina</i>	42	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
43	<i>Cyphomyrmex</i> gp Strigatus	43	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
44	<i>Gnamptogenys moelleri</i>	44	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
45	<i>Hypoconerops</i> sp.2	45	<i>Hohenbergia</i> sp.1
46	<i>Linepithema anathema</i>	46	<i>Aechmea blanchetiana</i>
47	<i>Monomorium floracula</i>	47	<i>Aechmea</i> sp.2
48	<i>Nylanderia</i> sp.1	48	<i>Aechmea</i> sp.2
49	<i>Pachycondyla</i> gp Harpax sp.1	49	<i>Hohenbergia</i> sp.2
50	<i>Pachycondyla</i> sp.8	50	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
51	<i>Pheidole</i> sp.10	51	<i>Hohenbergia</i> sp.1
52	<i>Pheidole</i> sp.2	52	<i>Aechmea blanchetiana</i>
53	<i>Pheidole</i> sp.5	53	<i>Hohenbergia</i> sp.2
54	<i>Platythyrea pilosula</i>		
55	<i>Procryptocerus hylaeus</i>		
56	<i>Pseudomyrmex oculatus</i>		
57	<i>Pseudomyrmex tenuissimus</i>		
58	<i>Rogeria</i> sp.2		
59	<i>Sericomyrmex</i> sp.1		
60	<i>Solenopsis</i> sp.3		
61	<i>Strumigenys elongata</i>		

(C) Rustic-Planted Shade System – RPS

Position in the network	Ants	Position in the network	Bromeliads
1	<i>Odontomachus haematodus</i>	1	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
2	<i>Crematogaster acuta</i>	2	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
3	<i>Nylanderia</i> sp.3	3	<i>Aechmea</i> spp
4	<i>Cyphomyrmex</i> gp Rimosus	4	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
5	<i>Hypoponera</i> sp.5	5	<i>Hohenbergia</i> spp
6	<i>Neoponera villosa</i>	6	<i>Hohenbergia</i> spp
7	<i>Camponotus fastigatus</i>	7	<i>Hohenbergia</i> spp
8	<i>Camponotus atriceps</i>	8	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
9	<i>Camponotus balzani</i>	9	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
10	<i>Camponotus crassus</i>	10	<i>Aechmea</i> spp
11	<i>Dolichoderus voraginosus</i>	11	<i>Hohenbergia</i> spp
12	<i>Pachycondyla</i> gp Harpax sp.2	12	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
13	<i>Neoponera inversa</i>	13	<i>Hohenbergia</i> spp
14	<i>Wasmannia</i> sp.1	14	<i>Hohenbergia</i> spp
15	<i>Cephalotes atratus</i>	15	<i>Hohenbergia</i> spp
16	<i>Ectatomma tuberculatum</i>	16	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
17	<i>Linepithema anathema</i>	17	<i>Hohenbergia brachycephala</i>
18	<i>Crematogaster longispina</i>	18	<i>Aechmea</i> spp
19	<i>Nylanderia fulva</i>	19	<i>Hohenbergia</i> spp
20	<i>Neoponera apicalis</i>	20	<i>Hohenbergia</i> spp
21	<i>Pheidole</i> sp.10	21	<i>Hohenbergia</i> spp
22	<i>Strumigenys smithii</i>	22	<i>Hohenbergia</i> spp
23	<i>Eurhopalothrix</i> sp.2	23	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
24	<i>Leptogenys arcuata</i>	24	<i>Hohenbergia</i> spp
25	<i>Pheidole</i> sp.12	25	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
26	<i>Rogeria besucheti</i>	26	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
27	<i>Solenopsis</i> sp.2	27	<i>Hohenbergia</i> spp
28	<i>Tapinoma</i> sp.1	28	<i>Hohenbergia</i> spp
29	<i>Anochetus hohenbergia</i>	29	<i>Hohenbergia</i> spp
30	<i>Camponotus (Myrmobrachys)</i> sp.12	30	<i>Hohenbergia</i> spp
31	<i>Camponotus trapezoideus</i>	31	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
32	<i>Crematogaster curvispinosa</i>	32	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
33	<i>Nylanderia</i> sp.1	33	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
34	<i>Pachycondyla gilberti</i>	34	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
35	<i>Pheidole</i> sp.3	35	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
36	<i>Pseudomyrmex schuppi</i>	36	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
37	<i>Solenopsis</i> sp.1	37	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
38	<i>Azteca chartifex</i>	38	<i>Aechmea</i> spp
39	<i>Azteca</i> sp.2	39	<i>Hohenbergia</i> spp
40	<i>Camponotus</i> sp.11	40	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
41	<i>Cephalotes minutus</i>	41	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
42	<i>Cephalotes umbraculatus</i>	42	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
43	<i>Crematogaster erecta</i>	43	<i>Hohenbergia</i> spp
44	<i>Crematogaster nigropilosa</i>	44	<i>Hohenbergia</i> spp
45	<i>Dolichoderus lutosus</i>	45	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
46	<i>Hypoponera</i> sp.2	46	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
47	<i>Hypoponera</i> sp.3	47	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
48	<i>Hypoponera</i> sp.6	48	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
49	<i>Nesomyrmex tristani</i>	49	<i>Aechmea</i> spp
50	<i>Pachycondyla</i> sp.8	50	<i>Hohenbergia</i> spp
51	<i>Pheidole</i> sp.13	51	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
52	<i>Pheidole</i> sp.2	52	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
53	<i>Pheidole</i> sp.4	53	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
54	<i>Pheidole</i> sp.7	54	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
55	<i>Pheidole</i> sp.8	55	<i>Hohenbergia</i> spp
56	<i>Pheidole</i> sp.9	56	<i>Hohenbergia</i> spp
57	<i>Pheidole</i> sp.11	57	<i>Hohenbergia blanchetii</i>

58	<i>Prionopelta</i> sp.2
59	<i>Pseudomyrmex</i> gp Oculatus sp.
60	<i>Pseudomyrmex oculatus</i>
61	<i>Sericomyrmex</i> sp.1

(D) Monospecific-Shaded Cocoa Agroforestry System – MCA

Position in the network	Ants	Position in the network	Bromeliads
1	<i>Odontomachus haematodus</i>	1	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
2	<i>Camponotus trapezoideus</i>	2	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
3	<i>Neoponera apicalis</i>	3	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
4	<i>Nylanderia</i> sp.3	4	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
5	<i>Pheidole</i> sp.10	5	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
6	<i>Pheidole</i> sp.12	6	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
7	<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	7	<i>Hohenbergia</i> spp
8	<i>Cephalotes atratus</i>	8	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
9	<i>Cyphomyrmex</i> gp Rimosus	9	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
10	<i>Pseudomyrmex</i> gp Oculatus sp.	10	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
11	<i>Azteca</i> sp.2	11	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
12	<i>Camponotus balzani</i>	12	<i>Hohenbergia</i> spp
13	<i>Camponotus fastigatus</i>	13	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
14	<i>Crematogaster acuta</i>	14	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
15	<i>Neoponera villosa</i>	15	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
16	<i>Camponotus sexguttatus</i>	16	<i>Hohenbergia brachycephala</i>
17	<i>Nylanderia fulva</i>	17	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
18	<i>Solenopsis</i> sp.1	18	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
19	<i>Strumigenys smithii</i>	19	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
20	<i>Crematogaster longispina</i>	20	<i>Hohenbergia</i> spp
21	<i>Eurhopalothrix</i> sp.2	21	<i>Hohenbergia</i> spp
22	<i>Pheidole</i> sp.1	22	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
23	<i>Pheidole</i> sp.11	23	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
24	<i>Wasmannia</i> sp.1	24	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
25	<i>Apterostigma</i> sp.1	25	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
26	<i>Camponotus (Myrmobrachys)</i> sp.12	26	<i>Hohenbergia blanchetii</i>
27	<i>Camponotus cingulatus</i>		
28	<i>Camponotus crassus</i>		
29	<i>Cephalotes minutus</i>		
30	<i>Cephalotes</i> sp.2		
31	<i>Crematogaster erecta</i>		
32	<i>Nesomyrmex tristani</i>		
33	<i>Neoponera unidentata</i>		
34	<i>Pseudomyrmex</i> gp Sericeus sp.		
35	<i>Pseudomyrmex tenuis</i>		
36	<i>Solenopsis</i> sp.2		
37	<i>Camponotus (Myrmobrachys)</i> sp.7		
38	<i>Camponotus (Pseudocolobopsis)</i> sp.1		
39	<i>Cephalotes umbraculatus</i>		
40	<i>Dolichoderus attelaboides</i>		
41	<i>Dolichoderus bidens</i>		
42	<i>Hypoconerops</i> sp.5		
43	<i>Lachnomyrmex victori</i>		
44	<i>Nylanderia</i> sp.1		
45	<i>Pachycondyla</i> gp Harpax sp.2		
46	<i>Neoponera venusta</i>		
47	<i>Pheidole</i> sp.4		
48	<i>Pheidole</i> sp.6		
49	<i>Prionopelta</i> sp.1		
50	<i>Procryptocerus convergens</i>		
51	<i>Pseudomyrmex elongatus</i>		
52	<i>Rogeria besucheti</i>		
53	<i>Solenopsis</i> sp.3		
54	<i>Strumigenys dolichognata</i>		
55	<i>Strumigenys</i> sp.1		
56	<i>Xenomyrmex</i> sp.1		

Capítulo 3

COPAS GRANDES CONTRIBUEM PARA A MANUTENÇÃO DE FORMIGAS E BROMÉLIAS E DE SUAS INTERAÇÕES NOS DOSSÉIS DO AGROECOSSISTEMA CACAUEIRO

Copas grandes contribuem para a manutenção de formigas e bromélias e de suas interações nos dosséis do agroecossistema cacauero

Wesley DaRocha^{a,b*}, Jacques HC Delabie^b, Geraldo W Fernandes^c, Frederico S Neves^a

^aLaboratório de Ecologia de Insetos, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Minas Gerais, 31270-901, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.

^bLaboratório de Mirmecologia UESC/CEPLAC, Centro de Pesquisa do Cacau, C.P. 7, 45600-900, Itabuna, BA, Brasil.

^cLaboratório de Ecologia Evolutiva & Biodiversidade, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Minas Gerais, 30161-970, Belo Horizonte, MG, Brasil.

*Corresponding author. Tel.: +55 (73) 9 99452152.

E-mail addresses: wd.darocha@gmail.com (WD DaRocha)

**O capítulo está formatado conforme as instruções de submissão da *Biodiversity and Conservation*

Resumo

As características arquitetônicas das grandes árvores juntamente com a presença de epífitas determinam a biodiversidade associada ao dossel das florestas tropicais. No presente estudo, investigamos os efeitos das características estruturais das árvores hospedeiras (forófitos) e do dossel sobre a presença de bromélias e sobre a rede de interações entre formigas e bromélias em áreas de floresta e em sistemas agroflorestais. Algumas hipóteses foram testadas: i. a estrutura e o isolamento da copa da árvore têm um efeito positivo na abundância de bromélias; ii. a abundância e o tamanho das bromélias e a estrutura da árvore emergente determinam a importância da árvore na rede de interações com formigas; iii. a estrutura do dossel de entorno não influencia na importância da árvore na rede de interações com formigas; e iv. a origem da árvore (nativa ou introduzida) não determinam a abundância de bromélias e a importância da árvore na rede de interações com formigas. O estudo foi realizado entre 2013 e 2015 em fragmentos florestais e agroflorestais no município de Una, Bahia, Brasil. Verificamos que a abundância das bromélias foi positivamente relacionada ao tamanho da copa do forófito. Detectamos um efeito negativo da abertura de dossel sobre a abundância das bromélias na copa dos forófitos. O número de bromélias por árvore diminui em ambientes com dossel mais fechado. Verificamos um efeito do tamanho da copa das árvores e do tamanho das bromélias sobre a importância da árvore nas interações com as formigas. Não verificamos efeito negativo da origem da árvore (nativa ou exótica) na abundância de bromélias ou na rede de interações com formigas. Este estudo demonstra que, para a manutenção de bromélias e a rede de interações bromélias-formigas em florestas ou sistemas agroflorestais, é fundamental a presença de árvores com grandes copas, independentemente da origem da planta, sendo nativas ou introduzidas. Contudo, salientamos que a entrada gradual de espécies arbóreas exóticas pode levar à perda da diversidade da flora nativa e suas interações nos agroecossistemas ao longo do tempo.

Palavras-chave: Planta hospedeira, redes de interações, agroflorestas, bromélias, formigas

Introdução

O dossel das florestas tropicais mantém uma importante diversidade biótica (Erwin 1983; Basset et al. 2003). Esse habitat é composto por um conjunto heterogêneo de copas de árvores que diferem em espécie, em tamanho, arquitetura, fenologia e idade (Hallé et al. 1978; Bell et al. 1999; Moffett 2013), além de toda a estrutura associada, como madeiras vivas e mortas, folhas, epífitas, lianas, solos suspensos e microclimas (Basset et al. 2003; Yanoviak 2015). Na copa das árvores, diferentes microhabitats são criados e modificados ao longo do tempo, estratificando-se verticalmente, onde são criadas as condições particulares que favorecem o estabelecimento das espécies que ali vivem, incluindo as bromélias epífitas (Benzing 1990).

Cerca de 10% de todas as plantas vasculares são epífitas e a grande maioria dessas é restrita a florestas tropicais (Nieder et al. 2001). Diferentes fatores ambientais afetam o padrão de distribuição das epífitas entre as diversas formações vegetais (Gentry and Dodson 1987; Winkler et al. 2005). O estabelecimento de bromélias é determinado localmente por diversos fatores, tais como: luminosidade e umidade (Benzing 1995), arquitetura da árvore hospedeira (Benzing 1990; Zotz and Vollrath 2003; Sáyago et al. 2013), tamanho, idade, inclinação dos ramos e a textura e estabilidade do ritidoma (Ingram and Nadkarni 1993; Zotz and Vollrath 2003). Além disto, as características do substrato afetam a fixação das sementes e germinação (Zotz and Vollrath 2002; Winkler et al. 2005), assim como o crescimento e sobrevivência das plântulas (Hietz 1997; Winkler et al. 2005). Desta maneira, a composição e a abundância de bromélias epifíticas adultas e plântulas pode variar em função da cobertura do dossel e entre os diferentes tipos de estrutura arquitetônica dos forófitos (Winkler et al. 2005; Werner 2011; Sáyago et al. 2013). Comunidades de epífitas possuem um importante papel para diversos organismos nas florestas, fornecendo nectários, frutos, folhas e abrigo para uma grande variedade de artrópodes e vertebrados do dossel (Nadkarni et al. 2001; Primack and Corlett 2005).

Nos ambientes tropicais, uma estratégia que vem sendo utilizada cada vez mais para manter a biodiversidade em áreas cultivadas é a agricultura do tipo agrofloresta. Nessa, se destacam os diferentes sistemas agroflorestais de cacau e café, que demonstram ter efeitos positivos na conservação e reabilitação da diversidade de animais e plantas nativas (ver Perfecto et al. 1996; Moguel and Toledo 1999; Delabie et al. 2007; Schroth et al. 2011). Nesses sistemas, os estratos de vegetação superior

que compõem o dossel e a complexidade estrutural que os caracteriza, oferecem habitats e recursos a diferentes organismos, que permite a manutenção da comunidade de animais (Perfecto et al. 1996; Clough et al. 2011; Novais et al. 2016a; Novais et al. 2016b). O sombreamento do cacau por árvores nativas ocorre em diversas regiões dos trópicos úmidos, tais como América Latina e parte da África (e.g. Camarões) e sudeste da Ásia (Rice and Greenberg 2000; Ruf and Schroth 2004; Clough et al. 2009), que é resultado da conversão de florestas primárias ou secundárias por meio de processos do corte seletivo de estratos inferiores da floresta, substituídos por mudas de cacau, com retenção de uma fração do dossel superior para o sombreamento do cultivo (Rice and Greenberg 2000; Cassano et al. 2008).

O plantio do cacau nem sempre é realizado com sombreamento de árvores nativas. Existem diversos sistemas de produção, que vão desde extensas monoculturas não sombreadas, monoculturas de cacau sombreadas por espécies arbóreas introduzidas monoespecífica (ver Delabie et al. 2007). Algumas espécies de árvores introduzidas bastante utilizadas no sistema agroflorestal cacauceiro, como a jaqueira (*Artocarpus heterophyllus* Lam. Moraceae), eritrina (*Erythrina* spp.) e seringueira (*Hevea brasiliensis*). (Cassano et al. 2014). Nesse sistema trabalhos recentes evidenciam que árvores introduzidas como a *Erythrina fusca* podem manter uma elevada abundância de bromélias e diversidade de formigas (DaRocha et al. 2015). Os sistemas agroflorestais beneficiam também uma grande variedade de organismos que regulam naturalmente as populações de insetos fitófagos das plantas que vivem nas plantações sombreadas (como os cacauais) e suas redondezas (Sperber et al. 2004), em particular, formigas (Delabie et al. 2007; DaRocha et al. 2015b). Entretanto, a substituição das cabucas por monoculturas de árvores introduzidas pode determinar um aumento de potenciais problemas para o cacauceiro devido ao aumento da ocorrência de insetos brocadores (Novais et al. 2016a), queda da diversidade de inimigos naturais (Sperber et al. 2004, Novais et al. 2016b).

A contribuição das agroflorestas cacauceiras para a manutenção da biodiversidade depende da composição florística local, bem como da estrutura da paisagem (Schroth and Harvey 2007; Sambuichi et al. 2012; Novais et al. 2016a; Novais et al. 2016b). Muitas vezes, a biodiversidade que ocorre no dossel está associada à manutenção de epífitas (Cruz-Angón and Greenberg 2005; Hietz 2005; Cruz-Angón et al. 2009). Pouco se sabe a respeito das características das árvores

emergentes sobre a presença de bromélias e a manutenção da rede de interações entre formigas em bromélias.

Aspectos estruturais do habitat de dossel são tratados como determinantes para estruturação da comunidade formigas arbóreas. Características morfológicas e estruturais da vegetação, tais como diâmetro do galho, rugosidade da casca e tamanho da árvore, são de grande importância para determinar a distribuição local e o uso dos recursos por diversas espécies de formigas arbóreas (Ingram and Nadkarni 1993; Campos et al. 2006; Klimes et al. 2012; Yusah and Foster 2016), assim como a porcentagem de cobertura do dossel pode determinar as interações formiga-planta (Dáttilo and Dyer 2014). A disponibilidade de luz e a umidade são importantes componentes microclimáticos para a determinação da presença de plantas epífitas no dossel (Winkler et al. 2005; Nöske et al. 2008; Werner 2011).

No presente estudo, investigamos os efeitos de características estruturais (e.g. altura da árvore, tamanho da copa) das árvores hospedeiras (forófitos) e do dossel sobre a ocorrência de bromélias e da rede de interações entre formigas e bromélias em árvores presentes nas florestas nativas e nos sistemas agroflorestais. Quatro hipóteses forem testadas: (i.) a estrutura e o isolamento da copa da árvore têm efeito positivo na abundância de bromélias; (ii.) a abundância e o tamanho das bromélias e a estrutura da árvore emergente determinam a importância da árvore na rede de interações com formigas; (iii.) a estrutura do dossel de entorno influencia na importância da árvore na rede de interações com formigas; e (iv.) a origem da árvore (nativa ou introduzida) não determina a abundância de bromélias e a importância da árvore na rede de interações com formigas.

Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado em fragmentos de Mata Atlântica e em matrizes agroflorestais cacaueiras inseridas na microbacia do Rio Una, sobre o Latossolo Vermelho Amarelo Distroférico típico (Ker 1994), no município de Una localizado na região sudeste da Bahia, Brasil. Esta região está inserida no Corredor Central da Mata Atlântica, uma das principais áreas de endemismo do bioma (Myers et al. 2000). De acordo com a classificação de Köppen (Alvares et al. 2013), o clima da região é do tipo quente e úmido (Af), sem estação seca definida. A precipitação anual é superior a 1.300 mm,

podendo chegar à 1.600-1.800 mm em anos chuvosos (Mori 1989). A temperatura média anual é de 24-25 °C, com períodos mais quentes entre os meses de outubro e abril (máxima de 38 °C), e mais frios entre junho e agosto (mínima de 7 °C) (Mori 1989), e a umidade relativa média anual é de 80 a 90%. A vegetação dominante na região é a Mata Higrófila Sul Baiana (Gouvêa et al. 1976), ou Floresta Úmida Sul Baiana, que se caracteriza pela presença de árvores altas, latifoliadas e sempre verdes, com grande quantidade de lianas e epífitas.

Delineamento amostral

Tipos vegetacionais

As amostras foram coletadas ao longo de dois anos na microbacia do Rio Una, em que as árvores foram igualmente distribuídas em três pontos (Fig. 1), no período de outubro de 2013 a fevereiro de 2015. Contudo, durante os meses menos chuvosos, os mais quentes, entre Outubro e Abril. O estudo foi realizado com diferentes espécies de árvores hospedeiras (forófitos): espécies arbóreas nativas presentes nos fragmentos de Mata Atlântica e nas matrizes agrofloretais cacaueira (regionalmente conhecida como cabruca (Johns 1999)), e três espécies introduzidas: jaqueira (*Artocarpus heterophyllus* Lam. Moraceae), eritrina (*Erythrina* spp.) e seringueira (*Hevea brasiliensis*). As espécies introduzidas estudadas foram selecionadas por serem espécies comumente utilizadas como árvores de sombreamento no mosaico da paisagem agroflorestral cacaueira (Cassano et al. 2014). A jaqueira foi introduzida na lavoura cacaueira do sudeste da Bahia e seus frutos são muito utilizados como alimento pela população local, além de ser um recurso bastante utilizado por micoleões-da-cara-dourada (*Leontopithecus chrysomelas* Kuhl 1820) que forrageiam e vivem nestas agroflorestras (Oliveira et al. 2011). A eritrina (*Erythrina* spp.) é utilizada desde a década de 1960 como árvore de sombreamento nas lavouras cacaueiras por recomendação do Centro de Pesquisa da Lavoura Cacaueira (CEPLAC) (Alvim 1966; Gramacho et al. 1992). A seringueira foi também introduzida nos anos 1960 (Alvim and Nair 1986), e atualmente seu uso vem sendo fortemente estimulado, visando o aumento da viabilidade econômica das fazendas através da diversificação de cultivos para a extração de borracha em consórcio com o cacau.

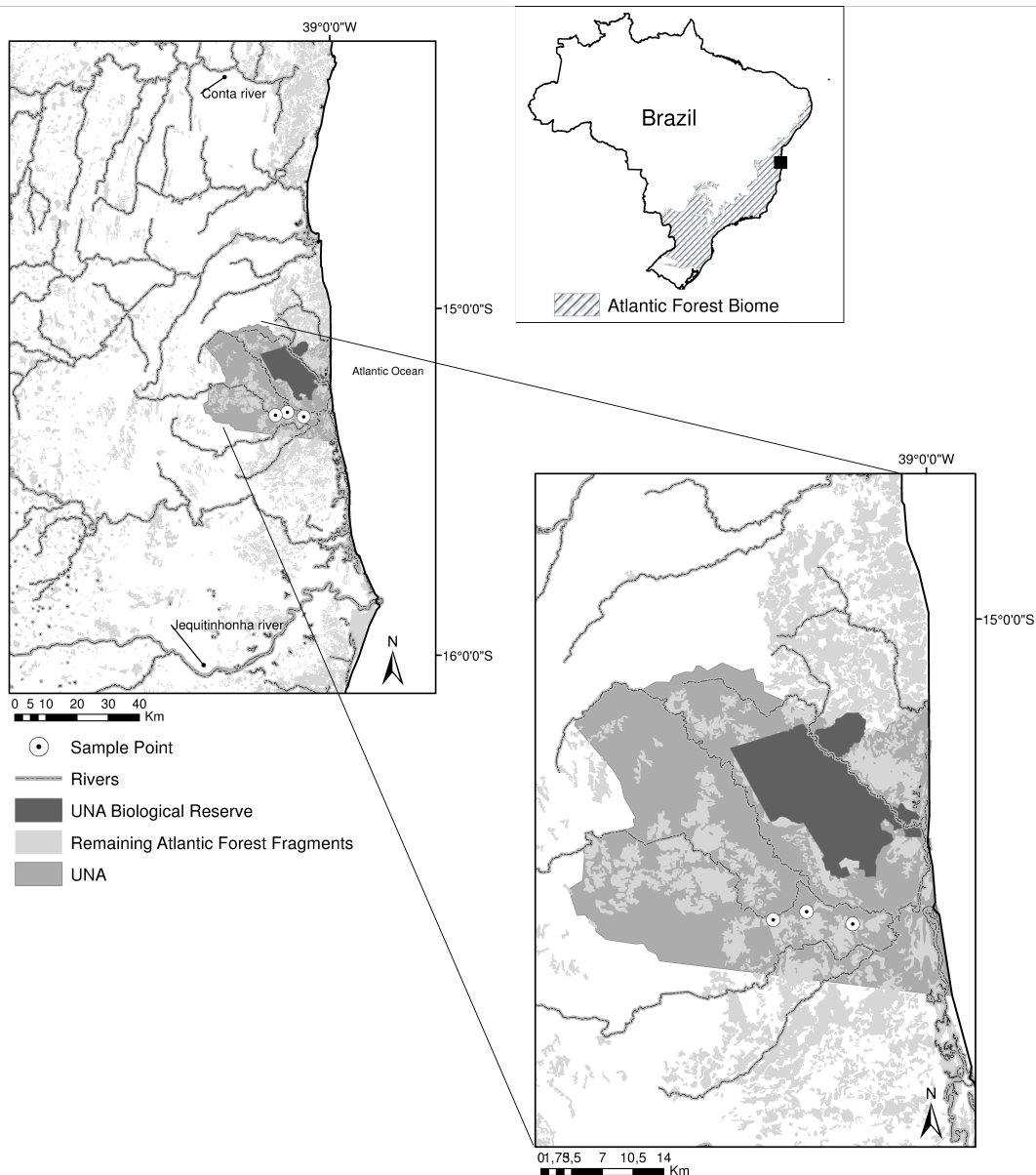


Fig. 1 A região da lavoura cacaeira do sudeste da Bahia, Brasil, delimitado ao norte pelo Rio de Contas e ao Sul pelo Rio Jequitinhonha, com a localização dos três pontos amostrados no município de Una, onde também está localizado a Reserva Biológica de Una. Os símbolos representam a localização das árvores estudadas.

Seleção das árvores do estudo: Primeiramente foram selecionadas 60 árvores emergentes, em que as copas alcançavam o dossel, seguindo a seguinte distribuição: 24 árvores nativas, 12 eritrinas, 12 jaqueiras e 12 seringueiras. As árvores selecionadas apresentavam o CAP (circunferência à altura do peito) de no mínimo 130 cm e estavam distantes no mínimo 50 m entre si; com a copa formando o dossel e com a presença de no mínimo seis bromélias na copa. A seleção das 120 árvores adicionais estudadas foi realizada a partir da utilização dessas mesmas 60 árvores como ponto amostral central e foram então definidas as duas árvores vizinhas mais

próximas a essa, porém que também possuíssem os critérios de tamanho mínimo de CAP de 130 cm e alcançassem o dossel. Todas as árvores estudadas foram identificadas em campo com a ajuda de um especialista.

Estudo de bromélias no dossel: Para o entendimento das variáveis que determinam a abundância de bromélias no dossel, foram utilizadas 177 árvores das 180 amostradas, uma vez que foram excluídos três indivíduos de árvores introduzidas das análises: um de *Spondias mombin* (Anacardiaceae) por não pertencer à uma das espécies introduzidas estudadas, e dois de seringueira (*H. brasiliensis*) devido à perda dos dados amostrais. Todas as bromélias com comprimento superior a 10 cm, em cada copa das 177 árvores, foram contabilizadas e identificadas ao nível de espécie e morfoespécies usando a chave de identificação “*Encyclopaedia of Bromeliads*” (versão 3.1, Gouda et al. 2012) e ajuda de um especialista. Dentro dos gêneros estudados, algumas espécies foram agrupadas em complexos de espécies pertencentes ao mesmo gênero devido à impossibilidade de identificação específica em razão da ausência de inflorescências no período de observação no campo.

Estudo de formigas associadas às bromélias epífitas: Para o estudo da rede de interações entre bromélias e formigas, foram utilizadas somente as 60 árvores usadas como ponto central. O acesso à copa das árvores foi realizado pela técnica de escalada individual com corda única (Perry 1978) e com corda dupla que permite o deslocamento dentro da copa da árvore.

Em cada árvore selecionada foram coletadas seis bromélias tanque, totalizando 360 indivíduos de bromélias. A formação de tanque em Bromeliaceae fornece habitat, alimento e água para organismos aquáticos e terrestres. Para a coleta das bromélias e da fauna de formigas associadas juntamente com toda matéria orgânica e o solo suspenso associado, foi utilizado o “*canopy hamper*” (DaRocha et al. 2015b). As formigas associadas aos solos suspensos foram extraídas por meio da coleta direta ainda em campo e com o auxílio da armadilha de Winkler (Bestelmeyer et al. 2000).

Para a amostragem das seis bromélias em cada árvore foi definida uma distância horizontal máxima de seis metros, em relação a parte central da copa da árvore. Para cada bromélia coletada, foi determinado seu tamanho (volume) a partir das medidas do comprimento da folha mais interna da roseta (cm) e do diâmetro da

roseta (cm). Nós aproximamos a parte central da roseta ao volume de um cilindro V (cm^3) e o calculamos como: $V = \pi r^2 * h$, onde: r = raio da roseta (cm) e h = comprimento da folha mais interna (cm) (DaRocha et al. 2015b).

As formigas coletadas foram preservadas em álcool 92% no campo e levadas para o Laboratório de Mirmecologia, Centro de Pesquisa do Cacau. Neste, as formigas foram identificadas ao nível específico e depositadas na coleção entomológica (CPDC).

Variáveis estruturais da árvore e estrutura do dossel: Foram estimadas duas variáveis para as 177 árvores estudadas: (1) tamanho da copa da árvore hospedeira e (2) altura da árvore. Como avaliação de estrutura do dossel utilizamos a medida de porcentagem de cobertura de dossel. Para cada árvore, medimos a porcentagem de cobertura de dossel por meio da técnica de fotografia hemisférica de dossel usando uma câmera digital com uma lente *fisheye* 8-15 mm 180° (Novais et al. 2016a). Sendo registrada três fotografias hemisféricas por árvore, orientadas a 0°, 120° e 240° ao redor da árvore, com a câmera posicionada à 1,80 m acima do solo e distante 5 m do tronco da árvore. A porcentagem da cobertura de dossel foi estimada a partir dessas fotografias usando o programa R (*pacote RT4Bio*, R Core Team 2015), sendo usadas três fotografias por árvore e então determinado a porcentagem média da cobertura de dossel por árvore.

Análises estatísticas:

Para verificar se a estrutura da árvore hospedeira e a complexidade ambiental do entorno (cobertura do dossel) têm efeito na abundância das bromélias no dossel, foi utilizado modelo linear generalizado (GLM) a partir da abundância de bromélias presentes nas 177 árvores hospedeiras como variável resposta, e as variáveis altura da árvore, tamanho da copa, porcentagem da cobertura de dossel e origem das árvores (nativas, jaqueira, eritrina e seringueira) como variáveis explicativas.

Determinamos a importância de cada uma das 60 árvores amostradas através do cálculo da centralidade por grau ($C_i = k_i / k_m$), onde k_i é o grau do vértice, k_m é o grau máximo da rede ($k_m = R - 1$), e R é o número total de vértices da rede. A centralidade por grau, portanto, nos fornece o número de interações (links) estabelecidos por cada vértice, sendo este o indivíduo arbóreo ou a espécie de formiga. Essa métrica é uma medida de importância relativa de um vértice para a

estrutura da rede geral (Petchey et al 2008; Mello et al. 2015). Para a análise de centralidade por grau, utilizamos o programa *Pajek* (versão 3.15, Batagelj & Mrvar 1998).

Para verificar o efeito da complexidade ambiental (cobertura do dossel), da estrutura da árvore hospedeira, da abundância das bromélias, do tamanho (volume) médio das bromélias e do tipo de árvore na importância da árvore na rede de interações (centralidade), foi utilizado GLM usando como variável resposta a centralidade por grau de cada árvore obtida na rede de interações, e como variáveis explicativas, as variáveis estruturais da árvore (altura e tamanho da copa), a abundância e tamanho médio das bromélias por árvore, a cobertura do dossel, e a origem da árvore. Utilizamos como co-variável a origem da árvore de forma categórica, agrupando espécies nativas e as espécies introduzidas (eritrina, jaqueira e seringueira), visando verificar efeitos indiretos da história de vida da árvore em relação à abundância de bromélias e na centralidade da árvore na rede de interações entre bromélias e formigas.

Para a obtenção dos modelos mínimos adequados, as variáveis explicativas não significativas foram excluídas ($p > 0.05$); quando diferenças significativas foram observadas nas categorias de origem da árvore hospedeira ($p < 0.05$) os dados foram submetidos à análise de contraste para agregação dos níveis não significativos (Crawley 2013). Todos os modelos foram submetidos à análise de resíduos para testar a adequação ideal da distribuição de erros (Crawley 2013). Todas as análises foram realizadas no programa R (R Core Team 2015) e utilizou-se o pacote *Vegan* (Oksanen et al. 2013).

Resultados

Forófitos e bromélias no dossel: Amostramos 177 forófitos, sendo 106 árvores nativas e 71 introduzidas, distribuídos em 22 famílias e 47 espécies (ver Material suplementar, Apêndice A1, Tabela 1). Na copa dos 177 forófitos, foi contabilizado um total de 5.656 indivíduos de bromélias. Foram registrados 19 espécies/morfoespécies de bromélias, distribuídas em cinco gêneros, sendo que não foi possível determinar o gênero de três morfoespécies (36 indivíduos; 0,63%) e, portanto identificadas como “*Bromeliaceae*”. O gênero *Vriesea* foi o mais abundante com 2.826 (49,9%) indivíduos seguido dos gêneros *Aechmea* ($n = 1.730$; 30,6%), *Hohenbergia* ($n = 1.004$; 17,7%), *Neoregelia* ($n = 60$; 1,06%) (ver Material

suplementar, Apêndice A1, Tabela 2). Em 32 forófitos não foram observadas nenhuma bromélia epífita, sendo estes 29 árvores nativas, um indivíduo de jaqueira, um de seringueira e um de eritrina.

Verificamos que a abundância de bromélias presentes na copa das árvores aumentou com o tamanho da copa e pela origem da árvore hospedeira (nativas/introduzidas), sendo que esse efeito é pronunciado em árvores introduzidas ($p < 0.05$; Tabela 1 e Fig. 2). Porém nenhum efeito da altura da árvore foi verificado na abundância de bromélias ($p > 0.05$). Por outro lado, observamos o efeito positivo do isolamento da copa da árvore ($<$ cobertura de dossel) na abundância de bromélias presentes nas copas dos forófitos ($p = 0.004$; Tabela 1, Fig. 3), e assim, quanto mais isolada é o forófito, maior é a abundância de bromélias.

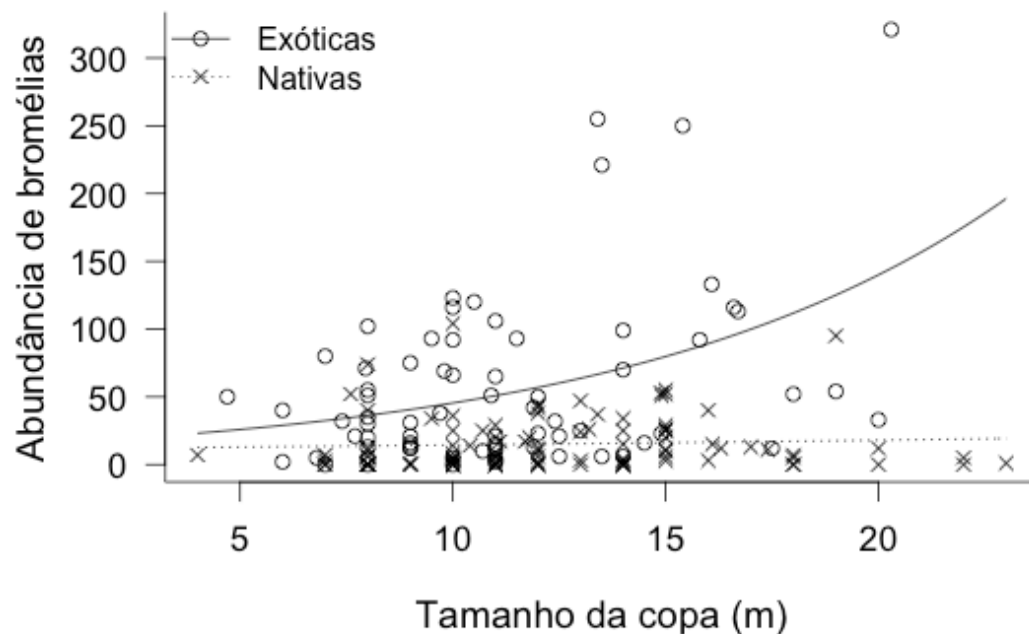


Fig. 2. Efeito do tamanho da copa (m) e da origem da árvore (Nativas = espécies nativas do bioma estudado; Introduzidas= *A. heterophyllus* (jaqueira), *Erythrina* spp. (eritrina) e *H. brasiliensis* (seringueira)) sobre a abundância de bromélias presente na copa das árvores em floresta Atlântica e sistemas agroflorestais cacauzeiros no município de Una, Bahia, Brasil.

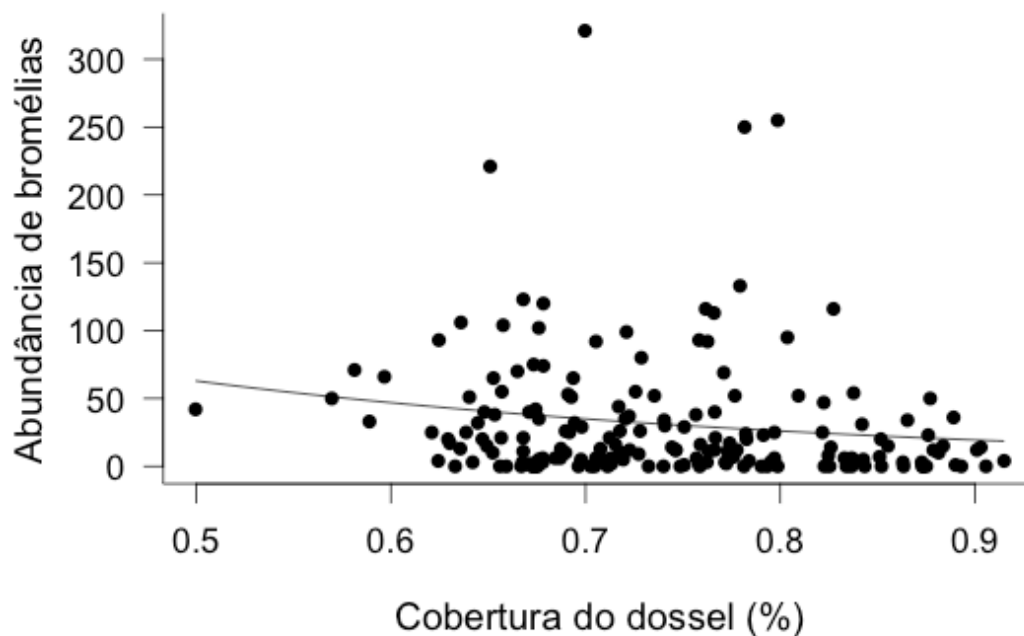


Fig. 3. Efeito do isolamento da árvore (% de cobertura do dossel) na abundância de bromélias presentes na copa das árvores.

Tabela 2. Modelo linear generalizado (GLM) construído com a abundância de bromélias e centralidade por grau (variáveis resposta) com suas respectivas variáveis explicativas (cobertura de dossel, tamanho da copa, origem árvore, tamanho da bromélia), amostrados em árvores nativas e introduzidas em floresta Atlântica e sistemas agroflorestais cacauzeiros no município de Una, Bahia, Brasil (gl = graus de liberdade).

Variável Resposta	Variável Explicativa	Distribuição de erros	N amostral	gl	Deviance	p
Abundância de bromélias	Cobertura de dossel	quasi-poisson	177	1	308.33	0.004
	Tamanho da copa	quasi-poisson		1	220.55	0.01
	Origem árvore	quasi-poisson		1	2206.63	< 0.0001
	Tamanho da copa: origem árvore	quasi-poisson		1	152.93	0.04
Centralidade por grau	Tamanho da copa	quasi-binomial	60	1	1.08	0.002
	Tamanho da bromélia	quasi-binomial		1	0.64	0.0001

Formigas associadas às bromélias: Das 60 árvores emergentes analisadas, foram observadas formigas associadas a bromélias em 59 indivíduos arbóreos, sendo ausentes somente em um indivíduo de seringueira. Nessas árvores, foram amostradas 146 espécies de formigas associadas às bromélias, distribuídas em oito subfamílias e 36 gêneros. As subfamílias Myrmicinae (59 espécies, 40,4%), seguida por Formicinae (36 espécies, 24,6%) e Ponerinae (24 espécies, 16,4%), apresentaram a maior riqueza de espécies de formigas associadas às bromélias (ver Material suplementar, Apêndice A2, Tabela 1). As espécies de formigas variaram de zero a 27 espécies por árvore. Ao todo, foram registradas 95 espécies de formigas associadas às bromélias presentes na copa das árvores nativas, e 109 espécies de formigas nas árvores introduzidas, 45 espécies nas seringueiras, 71 espécies nas jaqueiras e 76 espécies nas eritrinas (ver Material suplementar, Apêndice A2, Tabela 1).

A importância da árvore na rede de interações entre formigas e bromélias (centralidade por grau) aumentou com o tamanho da copa como pelo tamanho médio das bromélias amostradas ($p < 0.002$; Tabela 1, Fig. 4). A abundância de bromélias, a altura da árvore e o isolamento da árvore (cobertura do dossel) não exerceram efeitos na centralidade por grau ($p > 0.05$). A centralidade por grau também não diferiu entre árvores nativas e introduzidas ($p > 0.05$).

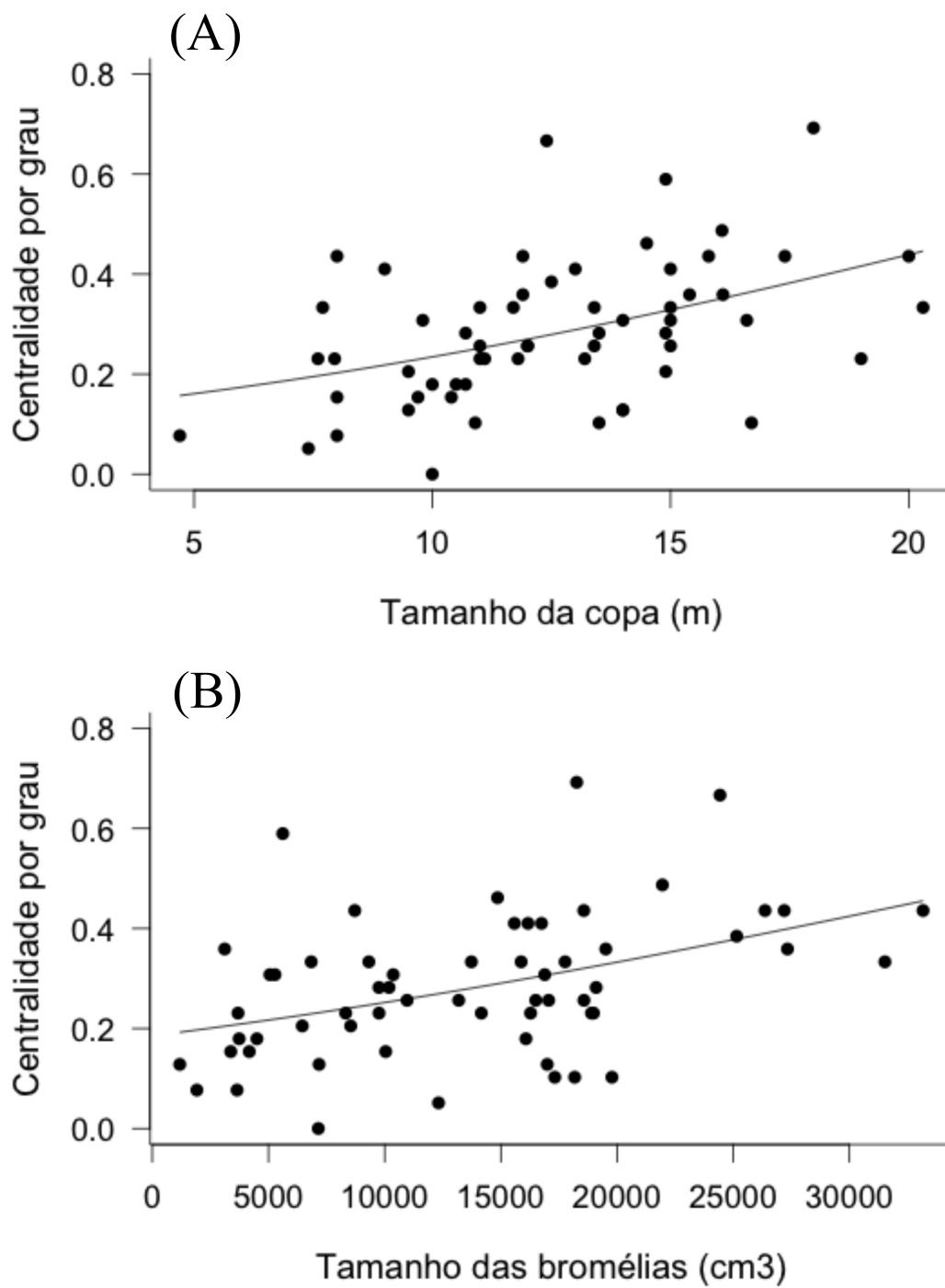


Fig. 4. Efeito positivo do tamanho da copa (A) e do tamanho das bromélias (B) sobre a centralidade por grau da árvore.

Discussão

O tamanho da copa das árvores foi o principal fator responsável pela maior abundância e importância de bromélias nas interações com formigas. Da mesma forma, o tamanho médio das bromélias amostradas nas árvores teve um efeito na sua importância nas interações com formigas. Essa relação positiva pode ser atribuída à grande heterogeneidade de microhabitats disponíveis nas grandes copas de árvores hospedeiras, influenciando sua colonização por bromélias epífitas (Zotz and Vollrath 2003; Poltz and Zotz 2011; Woods et al. 2015) e por sua vez, as formigas associadas às bromélias (DaRocha et al. 2015b).

Verificamos um efeito da origem da árvore sobre a abundância de bromélias, em que as árvores introduzidas possuíram uma maior abundância de bromélias se comparadas às árvores nativas. O aumento do tamanho das copas de árvores introduzidas exerceu um efeito ainda maior na abundância de bromélias quando comparado com as árvores nativas. Esse resultado pode estar associado à características como a textura da casca, inclinação e tamanho dos galhos e acúmulo de substrato para estabelecimento de bromélias (Ingram and Nadkarni 1993), que podem interferir na colonização de maior número de bromélias na copa de árvores introduzidas. A rugosidade da casca, por exemplo, pode facilitar o acúmulo de matéria orgânica e solo suspenso, bem como briófitas, que podem proporcionar condições diferenciadas para colonização por bromélias (Werner et al. 2005; Sáyago et al. 2013). Os indivíduos de eritrina e jaqueiras possuem a textura da casca bastante rugosa (WDR, observação pessoal). As condições microclimáticas dentro da copa podem interferir diretamente na fixação e germinação das bromélias epífitas (Winkler et al. 2005), visto que as condições de intensidade de luz, temperatura pressão de vapor e umidade podem variar tanto no interior da copa de uma mesma espécie arbórea em diferentes estações, como entre copas de árvores de espécies diferentes em um mesmo período (Cardelús and Chazdon 2005). A arquitetura do forófito também pode determinar a presença de bromélias epífitas (Benzing 1995). Neste caso, a inclinação dos galhos pode limitar o sucesso de colonização e permanência da epífitas (Ingram and Nadkarni 1993; Winkler et al. 2005) através da fixação de solo suspenso, por exemplo, sendo que a ocupação da copa das árvores por epífitas é facilitada em ramos com inclinação maior 30° (Ingram and Nadkarni 1993).

Além das características dos forófitos, verificamos que o entorno da árvore hospedeira influencia na abundância de bromélias. Árvores emergentes com suas

copas mais isoladas apresentaram uma maior abundância de bromélias em suas copas. Sistemas agroflorestais, em razão da diminuição do adensamento das árvores de dossel, apresentam uma cobertura de dossel mais aberta em relação ao dossel florestal (Sambuichi et al. 2012). O efeito positivo da maior abertura de dossel também foi detectado no número de espécies epífitas presente em árvores isoladas (Hietz-Seifert et al. 1995), e Poltz e Zotz (2011) destacaram a importância das árvores isoladas presentes em pastos como estruturas importantes para epífitas, apesar de ter sido encontrada uma baixa riqueza de epífitas comparada com a mata, devido a persistência de populações de epífitas em suas copas. Essa positiva influência da abertura do dossel na presença das epífitas também foi observado entre florestas úmidas e florestas temperadas (ver Mondragón et al. 2015). Assim, a variação no nível de radiação dentro da copa pode ser um fator que afeta diferentes espécies de epífitas, favorecendo a germinação e sobrevivência para algumas bromélias epífitas (Winkler et al. 2005).

Dentre os principais gêneros de bromélias amostrados no presente estudo, *Aechmea* possui dispersão zoocórica (Catenacci et al. 2009; Fontoura et al. 2010). Na região estudada, frutos de *Aechmea depressa* são utilizados pelo mico-leão-da-cara-dourada (*L. chrysomelas*) presentes nas árvores de sombreamento dos cacauais (Fontoura et al. 2010). Ainda existe uma carência de estudos sobre a frugivoria em indivíduos do gênero *Hohenbergia*, mas é provável que sua dispersão seja realizada principalmente por aves em razão do tipo de infrutescência e tamanho dos frutos (Souza et al. 2015). Aves da espécie *Tangara seledon*, saíra-sete-cores, (Statius Muller 1776, Thraupidae) foram observadas visitando e se alimentando dos frutos de *Hohenbergia blanchetii* que são abundantes na copa das árvores de sombreamento (WDR, observação pessoal). Esses gêneros de bromélias (*Aechmea* e *Hohenbergia*) são resistentes a condições de alta luminosidade e tolerantes a elevadas temperaturas (ver Souza et al. 2015). O outro gênero de bromélias amostrado, *Vriesea*, foi abundante na copa das árvores isoladas, em especial nas introduzidas (ver Material suplementar, Apêndice A1, Tabela 2). O aumento da densidade de bromélias do gênero *Vriesea* em copas de árvores com maior abertura de dossel pode estar relacionado à sua síndrome de dispersão. As sementes desse gênero possuem tufo de apêndices plumosos que proporciona flutuabilidade adicional (Benzing 2000), e são dispersas pelo vento. Neste caso, o dossel mais aberto favorece a entrada do vento, auxiliando na dispersão dessas sementes e aumentando a abundância da espécie na

copa das árvores introduzidas plantadas nos agroecossistemas. Entretanto, seria necessário um conhecimento maior das características da história de vida relacionada com a dispersão e outros atributos que poderiam explicar melhor a distribuição espacial dessas epífitas, como biologia reprodutiva e genética de populações.

Apesar da origem da árvore e da cobertura do dossel determinarem a abundância de bromélias, não verificamos efeitos dessas variáveis na importância da árvore na rede de interações entre bromélias e formigas. Estudos relacionando estrutura das árvores com a diversidade de formigas apontam um efeito positivo da altura das árvores na riqueza de formigas associadas (Campos et al. 2006; Klimes et al. 2012; Yusah and Foster 2016). Já para o sistema estudado, bromélias-formigas, a importância do tamanho da copa para as formigas associadas às bromélias está diretamente ligado à disponibilidade de recursos para nidificação, além de diferentes condições microclimáticas dentro da copa, como umidade, intensidade de luz para colonização, fixação de bromélias e outras epífitas que irão contribuir para a fauna que vive associada e a utiliza para forrageamento (DaRocha et al. 2015a).

A importância da bromélia para as interações com formigas também é determinada positivamente pelo tamanho médio das bromélias amostradas, assim como verificado por DaRocha e colaboradores (2015a). Ou seja, para as interações aqui estudadas, o importante é a presença de grandes bromélias em grandes copas de árvores emergentes. Portanto, o maior tamanho da copa das árvores e das bromélias contribui para uma maior complexidade do habitat estabelecendo uma diversidade de nichos disponíveis à colonização por formigas, ainda que na maioria das vezes de maneira oportunista. Outras epífitas, por exemplo orquídeas, também apresentaram um efeito positivo relacionado ao seu maior tamanho à maior riqueza de formigas associada (Yanoviak et al 2011). Essa complexidade estrutural associada ao tamanho do habitat também pode ser explicado pelo aumento da disponibilidade de recursos alimentares, aumentando a riqueza de formigas e promovendo a coexistência de espécies dominantes e subordinadas e de diferentes guildas (ver Majer et al., 1994 e Silvestre et al., 2000).

Alguns estudos demonstraram que bromélias comportam-se como ilhas (segundo o modelo de MacArthur and Wilson 1967) tendo um forte efeito do tamanho da epífita sobre a diversidade da fauna (Richardson 1999; Armbruster et al. 2002; DaRocha et al. 2015b). Adicionalmente, outros efeitos como a presença da matéria orgânica e solo suspenso presente nas raízes das bromélias exercem um efeito

positivo na riqueza e composição de formigas presentes nas bromélias epífitas (DaRocha et al. 2015b). Portanto, indivíduos de bromélias maiores são responsáveis por manter muitas interações de formigas no dossel nas florestas e nas paisagens agroflorestais. Os gêneros *Aechmea* e *Hohenbergia*, além de serem os mais frequentes no dossel da região estudada (ver Souza et al. 2015), são, em sua maioria, os gêneros com os maiores indivíduos de bromélias amostrados, que são fundamentais para a manutenção das interações com formigas arbóreas independentemente da árvore hospedeira.

Nossos resultados sugerem que para a manutenção de bromélias e a rede de interações bromélias-formigas em florestas ou sistemas agroflorestais é fundamental a presença de árvores com grandes copas, independente da origem (nativas ou introduzidas). Assim, a variação na cobertura de dossel, diversidade de plantas (Sperber et al 2004 e Novais et al 2016a), juntamente com o tamanho da copa das árvores contribuem para diversidade de formigas presente no dossel agroflorestal. Desta forma, recomendamos a manutenção do plantio de cacau sob sombreamento para presença das bromélias epífitas e fauna de formigas associadas, bem como já destacado em outros estudos sobre a importância das árvores de sombreamento na manutenção da diversidade em sistemas agroflorestais para diversos táxons (Faria et al. 2007; Cassano et al. 2008; Leakey 2014; Novais et al. 2016a). As agroflorestas contribuem para a heterogeneidade na escala da paisagem, o que favorece a conservação da biodiversidade (Sambuichi et al. 2012). Contudo, salientamos que a entrada gradual de espécies arbóreas exóticas pode levar à perda da diversidade da flora nativa e suas interações nos agroecossistemas ao longo do tempo.

Agradecimentos

Agradecemos Talita Fontoura e José Lima (UESC) pela ajuda na identificação das bromélias e árvores. Ao Geraldo W. Fernandes pelo apoio. À Fernanda Costa, Reuber Antoniazzi, Rafael Almeida e Gabriela Duarte pelo suporte no desenvolvimento desse manuscrito. Nós também agradecemos Jonathas Lisboa, Rafael Neiva, Samuel Novais, Juliana Martins, Thalles Pereira, Ana Flávia, Leonny Santos, Itanna Fernandes, Iasmyn Guimarães, Letícia Oliveira, Túlio Paiva, Josafá Júnior, Marcela Marega, Bila pela ajuda em campo e triagem e montagem das formigas. Aos Laboratórios de Mirmecologia (CPDC) e ao LEI-UFGM. Aos proprietários das fazendas Liara, Ararauna, Vera Cruz, Bom Jesus, Belo Horizonte, Valmonte. WDR

reconhece sua modalidade de bolsa CNPq e o apoio FAPESB (DTE0036/2013). FSN e JHCD reconhecem suas modalidades de bolsa de pesquisa do CNPq e apoio FAPEMIG - FAPESB.

Referências

- Alger K, Caldas M (1994) The declining cocoa economy and the Atlantic forest of Southern Bahia, Brazil: conservation attitudes of cocoa planters. *The Environmentalist* 14:107–119.
- Almeida-Neto M, Guimarães PR, Guimarães-Jr PR, et al (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117:1227–1239.
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, et al (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Z* 22:711–728. doi: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- Alves MC (1990) The role of cacao plantations in the conservation of the Atlantic forest of southern Bahia, Brazil. Master Thesis, University of Florida
- Alvim PT (1966) Problemas do sombreamento do cacauero. *Cacau Atual* 3:3–5.
- Alvim R, Nair PKR (1986) Combination of cacao with other plantation crops: an agroforestry system in Southeast Bahia, Brazil. *Agrofor Syst* 4:3–15.
- Armbruster P, Hutchinson RA, Cotgrave P (2002) Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. *Oikos* 96:225–234.
- Arnan X, Bosch J, Comas L, et al (2011) Habitat determinants of abundance, structure and composition of flying Hymenoptera communities in mountain old-growth forests. *Insect Conserv Divers* 4:200–211. doi: 10.1111/j.1752-4598.2010.00123.x
- Ayres JM, Fonseca GAB, Rylands AB, et al (2005) Os corredores ecológicos das florestas tropicais do Brasil. Sociedade Civil Mamirauá, Belém, PA
- Bascompte J, Jordano P, Meliá CJ (2003) The nested assembly of plant – animal mutualistic networks. *100:9383–9387*.
- Bascompte J, Jordano P, Olesen JM (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431–433. doi: 10.1126/science.1123412
- Baselga A, Orme CDL (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol Evol* 3:808–812. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x
- Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL (2003) Arthropods of tropical forests - spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom

- Bastolla U, Fortuna MA, Pascual-García A, et al (2009) The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458:1018–20. doi: 10.1038/nature07950
- Bell AD, Bell A, Dines TD (1999) Branch construction and bud defence status at the canopy surface of a West African rainforest. 481–499.
- Benzing DH (1995) Vascular epiphytes. In: Lowman MD, Nadkarni NM (eds) *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego, California, pp 225–254
- Benzing DH (1990) *Vascular epiphytes. General biology and related biota*. Cambridge University Press, Cambridge
- Benzing DH (2000) *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Bestelmeyer BT, Agosti D, Alonso LE, et al (2000) Field techniques for the study of ground-living ants: an overview, description, and evaluation. In: Agosti D, Majer JD, Tennant LA, Schultz TR (eds) *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., pp 122–144
- Bhagwat SA, Willis K, Birks H, Whittaker R (2008) Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? *Trends Ecol Evol* 23:261–267.
- Blüthgen N (2010) Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic Appl Ecol* 11:185–195. doi: 10.1016/j.baae.2010.01.001
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol* 6:12–18. doi: 10.1186/1472-6785-6-9
- Brandão CRF, Silva RR, Delabie JHC (2009) Formigas (Hymenoptera). In: Panizzi AR, Parra JRP (eds) *Bioecologia e nutrição de insetos: base para o manejo integrado de pragas*. Emrapa Tecnológica, Brasília, pp 1–56
- Brown WLJ (1976) Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, subtribal characters. Genus *Odontomachus*. *Stud Entomol* 19:67–171.
- Campos RI, Vasconcelos HL, Ribeiro SP, et al (2006) Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. *Ecography* 29:442–450. doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04520.x
- Cardelús CL, Chazdon R (2005) Inner-crown microenvironments of two emergent tree species in a lowland Wet Forest. *Biotropica* 37:238–244. doi: 10.1111/j.1744-7429.2005.00032.x
- Cassano CR, Schroth G, Delabie JHC, et al (2014) Desafios e recomendações para a conservação da biodiversidade na região cacaueteira do sul da Bahia. *Bol. Téc.* 205:54.

- Cassano CR, Schroth G, Faria D, et al (2008) Landscape and farm scale management to enhance biodiversity conservation in the cocoa producing region of southern Bahia, Brazil. *Biodivers Conserv* 18:577–603. doi: 10.1007/s10531-008-9526-x
- Catenacci LS, De Vleeschouwer K, Nogueira-Filho SLG (2009) Seed dispersal by Golden-headed Lion Tamarins *Leontopithecus crysomelas* in Southern Bahian Atlantic Forest, Brazil. *Biotropica* 41:744–750.
- Chao A, Chiu C-H, Hsieh TC (2012) Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93:2037–2051.
- Clough Y, Barkmann J, Jührbandt J, et al (2011) Combining high biodiversity with high yields in tropical agroforests. *Proc Natl Acad Sci U S A* 108:8311–8316.
- Clough Y, Faust H, Tscharntke T (2009) Cacao boom and bust: sustainability of agroforests and opportunities for biodiversity conservation. *Conserv Lett* 2:197–205.
- Crawley MJ (2013) *The R book*. John Wiley & Sons Ltd, London, UK
- Cruz-Angón A, Baena ML, Greenberg R (2009) The contribution of epiphytes to the abundance and species richness of canopy insects in a Mexican coffee plantation. *J Trop Ecol* 25:453–463. doi: 10.1017/S0266467409990125
- Cruz-Angón A, Greenberg R (2005) Are epiphytes important for birds in coffee plantations? An experimental assessment. *J Appl Ecol* 42:150–159. doi: 10.1111/j.1365-2664.2004.00983.x
- DaRocha WD, Delabie JHC, Neves FS, Ribeiro SP (2015a) Fatores que determinam a ocorrência de formigas, em particular poneromorfas, no dossel de florestas tropicais. In: Delabie JHC, Feitosa RM, Serrão JE, et al. (eds) *As formigas poneromorfas do Brasil*. Editus, Ilhéus, pp 285–301
- DaRocha WD, Ribeiro SP, Neves FS, et al (2015b) How does bromeliad distribution structure the arboreal ant assemblage (Hymenoptera: Formicidae) on a single tree in a Brazilian Atlantic forest agroecosystem? *Myrmecol News* 21:83–92.
- Dáttilo W, Díaz-Castelazo C, Rico-Gray V (2014) Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant–plant networks. *Biol J Linn Soc* 113:405–414. doi: 10.1111/bij.12350
- Dáttilo W, Dyer L (2014) Canopy openness enhances diversity of ant–plant interactions in the Brazilian Amazon rainforest. *Biotropica* 46:712–719. doi: 10.1111/btp.12157
- Davidson DW, Cook SC, Snelling RR, Chua TH (2003) Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300:969–972.
- Delabie JHC, Jahyny B, Nascimento IC, et al (2007) Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic forest fauna of southern

- Bahia, Brazil. *Biodivers Conserv* 16:2359–2384. doi: 10.1007/s10531-007-9190-6
- Dormann CF, Fründ J, Blüthgen N, Gruber B (2009) Indices , Graphs and Null Models : Analyzing Bipartite Ecological Networks. 7–24.
- Erwin TL (1983) Tropical forest canopies: the last biotic frontier. *Bull Entomol Soc Am* 29:14–19.
- Falcão JCF, Dáttilo W, Izzo TJ (2015) Efficiency of different planted forests in recovering biodiversity and ecological interactions in Brazilian Amazon. *For Ecol Manag* 339:105–111.
- Faria D, Paciência MLB, Dixo M, et al (2007) Ferns, frogs, lizards, birds and bats in forest fragments and shade cacao plantations in two contrasting landscape in the Atlantic Forest, Brazil. *Biodivers Conserv* 16:2335–2357.
- Fontoura T, Cazetta E, Catenacci L, et al (2010) Diurnal frugivores on the Bromeliaceae *Aechmea depressa* L.B. Sm. from Northeastern Brazil: the prominent role taken by a small forest primate. *Biota Neotropica* 10:351–354.
- García-Franco JG, Rico-Gray V (1988) Experiments on seed dispersal and deposition patterns of epiphytes. The case of *Tillandsia deppeana* Steudel (Bromeliaceae). *Phytologia* 65:73–78.
- Gentry AH, Dodson CH (1987) Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. *Ann Mo Bot Gard* 74:205–233.
- Gibson RH, Knott B, Eberlein T, Memmott J (2011) Sampling method influences the structure of plant-pollinator networks. *Oikos* 120:822–831. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18927.x
- Gouda EJ, Butcher D, Gouda CS (2012) *Encyclopaedia of Bromeliads*. *Encycl. Bromel.*
- Gouvêa JBS, Silva LAM, Hori M (1976) Fitogeografia. In: Diagnóstico socioeconômico da região cacauera, Recursos Florestais. CEPLAC/IICA, Ilhéus, pp 1–7
- Gramacho ICP, Magno AES, Mandarino EP, Matos A (1992) Cultivo e beneficiamento do cacau na Bahia. CEPLAC, Ilhéus
- Gras P, Tschardt T, Maas B, et al (2016) How ants, birds and bats affect crop yield along shade gradients in tropical cacao agroforestry. *J Appl Ecol*. doi: 10.1111/1365-2664.12625
- Guimarães-Jr PR, Guimarães PR (2006) Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environ Model Softw* 21:1512–1513.
- Guimerà R, Sales-Pardo M, Amaral LAN (2004) Modularity from fluctuations in random graphs and complex networks. *Phys Rev E* 70:025101.

- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB (1978) Tropical trees and forests, an architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin
- Hietz P (1997) Population dynamics of epiphytes in a Mexican humid montane forest. *J Ecol* 85:767–775.
- Hietz P (2005) Conservation of vascular epiphyte diversity in Mexican coffee plantations. *Conserv Biol* 19:391–399.
- Hietz-Seifert U, Hietz P, Guevara S (1995) Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in southern Veracruz, Mexico. *Biol Conserv* 75:103–111.
- Hunt JH (2003) Cryptic herbivores of the rainforest canopy. *Science* 300:916–917.
- Hylander K, Nemomissa S (2008) Home garden coffee as a repository of epiphyte biodiversity in Ethiopia. *Front Ecol Environ* 6:524–528. doi: 0.1890/080001
- Ingram SW, Nadkarni NM (1993) Composition and distribution of epiphytic organic matter in a Neotropical cloud forest, Costa Rica. *Biotropica* 25:370–383.
- Izac A-MN, Sanchez PA (2001) Towards a natural resource management paradigm for international agriculture: the example of agroforestry research. *Agric Syst* 69:5–25.
- Johns ND (1999) Conservation In Brazils chocolate forest: the unlike persistence of the vraditional cocoa agroecosystem. *Environ Manage* 23:31–47.
- Karp DS, Rominger AJ, Zook J, et al (2012) Intensive agriculture erodes beta-diversity at large scales. *Ecol Lett* 15:963–970.
- Ker JC (1994) Latossolos do Brasil: uma revisão. *Geonomos* 5:17–40.
- Klimes P, Idigel C, Rimandai M, et al (2012) Why are there more arboreal ant species in primary than in secondary tropical forests? *J Anim Ecol* 81:1103–1112.
- Landau EC (2003) Padrões de ocupação espacial da paisagem na Mata Atlântica do sudeste da Bahia, Brasi. In: Corredor de biodiversidade da Mata Atlântica do sul da Bahia. IESB/CI/CABS/UFMG/UNICAMP, CD-ROM, Ilhéus,
- Lassau SA, Hochuli DF (2004) Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27:157–164.
- Lawton JH (1983) Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annu Rev Entomol* 28:23–39.
- Leakey RRB (2014) The role of trees in agroecology and sustainable agriculture in the tropics. *Annu Rev Phytopathol* 52:113–133. doi: 10.1146/annurev-phyto-102313-045838

- Luther HE (2012) *An Alphabetical List of Bromeliad Binomials*, 13th edn. Marie Selby Botanical Gardens & the Bromeliad Society International, Sarasota, Florida
- MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Marquitti FMD, Guimarães PR, Pires MM, Bittencourt LF (2014) MODULAR: Software for the autonomous computation of modularity in large network sets. *Ecography* 37:221–224.
- Martinelli G, Vieira CM, Gonzalez M, et al (2008) Bromeliaceae da Mata Atlântica: lista de espécies, distribuição e conservação. *Rodriguésia* 59:209–258.
- Mello MAR, Marquitti FMD, Guimarães PR, et al (2011) The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia* 167:131–140. doi: 10.1007/s00442-011-1984-2
- Moffett MW (2013) Comparative canopy biology and the structure of ecosystems. In: Lowman MD, Devy S, Ganesh T (eds) *Treetops at risk: challenge of global canopy*. Springer New York, New York, NY,
- Moguel P, Toledo VM (1999) Biodiversity conservation in traditional coffee systems fo Mexico. *Conserv Biol* 13:11–21.
- Mondragón D, Valverde T, Hernández-Apolinar M (2015) Population ecology of epiphytic angiosperms: A review. *Trop Ecol* 56:01–39.
- Moorhead LC, Philpott SM, Bichier P (2010) Epiphyte biodiversity in the coffee agricultural matrix: canopy stratification and distance from forest fragments. *Conserv Biol* 24:737–746. doi: 10.1111/j.1523-1739.2009.01430.x
- Mori SA (1989) Eastern extra-amazonian Brasil. In: Campbell DG, Hammond HD (eds) *Floristic inventory of tropical countries: the status of plant systematics, collections, and vegetation, plus recommendations for the future*. The New York Botanical Garden, New York, pp 427–455
- Myers N, Mittermeier RE, Mittermeier CG, et al (2000) Biodiversity hotspot for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- Nadkarni NM, Merwin MC, Nieder J (2001) Forest canopies, plant diversity. In: *Encyclopedia of Biodiversity*, Academic P. pp 27–40
- Nadkarni NM, Schafer D, Matelson TJ, Solano R (2004) Biomass and nutrient pools of canopy and terrestrial components in a primary and a secondary montane cloud forest, Costa Rica. *For Ecol Manag* 198:223–236. doi: 10.1016/j.foreco.2004.04.011
- Neves FS, Sperber CF, Campos RI, et al (2013) Contrasting effects of sampling scale on insect herbivores distribution in response to canopy structure. *Rev Biol Trop* 61:125–137.

- Newbold T, Hudson LN, Hill SLL, et al (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520:45–50. doi: 10.1038/nature14324
- Nieder J, Prosperi J, Michaloud G (2001) Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecol* 153:51–63.
- Nöske NM, Hilt N, Werner FA, et al (2008) Disturbance effects on epiphytes and moths in a montane forest in Ecuador. *Basic Appl Ecol* 9:4–12.
- Novais SMA, Macedo-Reis LE, DaRocha WD, Neves FS (2016a) Effects of habitat management on different feeding guilds of herbivorous insects in cacao agroforestry systems. *Rev Biol Trop* in press.
- Novais SMA, Macedo-Reis LE, Neves FS (2016b) Predatory beetles in cacao agroforestry systems in Brazilian Atlantic Forest: a test of the natural enemy hypothesis. *Agrofor Syst* 1–9. doi: 10.1007/s10457-016-9917-z
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, et al (2013) *vegan: Community Ecology Package*.
- Olesen JM, Bascompte J, Elberling H, Jordano P (2008) Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology* 89:1573–1582.
- Oliveira LC, Neves LG, Raboy BE, Dietz JM (2011) Abundance of jackfruit (*Artocarpus heterophyllus*) affects group characteristics and use of space by golden-headed lion tamarins (*Leontopithecus chrysomelas*) in cabruca agroforest. *Environ Manage* 48:248–262.
- Paoletti MG, Taylor RAJ, Stinner BR, et al (1991) Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a Venezuelan cloud forest. *J Trop Ecol* 7:373–383.
- Pardini R (2004) Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic forest landscape. *Biodivers Conserv* 13:2567–2586. doi: 10.1023/B:BIOC.0000048452.18878.2d
- Perfecto I, Rice RA, Greenberg R, van der Voort ME (1996) Shade Coffee: A Disappearing Refuge for Biodiversity. *BioScience* 46:598–608.
- Perry DR (1978) A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10:155–157. doi: 10.2307/2388019
- Poltz K, Zotz G (2011) Vascular epiphytes on isolated pasture trees along a rainfall gradient in the lowlands of Panama. *Biotropica* 43:165–172. doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00669.x
- Primack RB, Corlett R (2005) *Tropical rain forests: an ecological and biogeographical comparison*. Blackwell Publishing Ltda, Oxford, UK
- Ramírez-Morillo IM, Carnevali G, Cetzal-Ix W (2010) *Hohenbergia mesoamericana* (Bromeliaceae), first record of the genus for Mesoamerica. *Rev Mex Biodivers* 81:21–26.

- R Core Team R (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing
- Ribas CR, Schoereder JH, Pic M, Soares SM (2003) Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecol* 28:305–314. doi: 10.1046/j.1442-9993.2003.01290.x
- Ribeiro SP, Espírito Santo NB, Delabie JHC, Majer JD (2013) Competition, resources and the ant (Hymenoptera: Formicidae) mosaic: a comparison of upper and lower canopy. *Myrmecol News* 18:113–120.
- Rice RA, Greenberg R (2000) Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio* 29:167–173.
- Richardson BA (1999) The Bromeliad Microcosm and the Assessment of Faunal Diversity in a Neotropical Forest. *Biotropica* 31:321–336.
- Rodgers DJ, Kitching RL (2011) Rainforest Collembola (Hexapoda: Collembola) and the insularity of epiphyte microhabitats. *Insect Conserv Divers* 4:99–106. doi: 10.1111/j.1752-4598.2010.00104.x
- Ruf F, Schroth G (2004) Chocolate forests and monocultures - an historical review of cocoa growing and its conflicting role in tropical deforestation and forest conservation. In: Schroth G, da Fonseca GAB, Harvey CA, et al. (eds) *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press, Washington D.C., pp 107–134
- Saldarriaga JG, Uhl C (1991) Recovery of forest vegetation following slash-and-burn agriculture in the upper Rio Negro. In: Gomez-Pompa A, Whitmore TC, Hadley M (eds) *Tropical rain forest: regeneration and management*. Blackwell, New York, pp 303–312
- Sambuichi RHR (2006) Estrutura e dinâmica do componente arbóreo em área de cabruca na região cacauera do sul da Bahia, Brasil. *Acta Botânica Bras* 20:943–954.
- Sambuichi RHR, Haridasan M (2007) Recovery of species richness and conservation of native Atlantic forest trees in the cacao plantations of southern Bahia in Brazil. *Biodivers Conserv* 16:3681–3701. doi: 10.1007/s10531-006-9017-x
- Sambuichi RHR, Vidal DB, Piasentin FB, et al (2012) Cabruca agroforests in southern Bahia, Brazil: tree component, management practices and tree species conservation. *Biodivers Conserv* 21:1055–1077.
- Santos GMM, Dáttilo W, Presley SJ (2014) The seasonal dynamic of ant-flower networks in a semi-arid tropical environment. *Ecol Entomol* 39:674–683. doi: 10.1111/een.12138
- Sáyago R, Lopezaraiza-Mikel M, Quesada M, et al (2013) Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte–phorophyte network. *Proc R Soc Biol Sci B* 280:20122821. doi: 10.1098/rspb.2012.2821

- Schroth G, da Fonseca GAB, Harvey CA, et al (2004a) Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes. Island Press, Washington D.C.
- Schroth G, Faria D, Araujo M, et al (2011) Conservation in tropical landscape mosaics: the case of the cacao landscape of southern Bahia, Brazil. *Biodivers Conserv* 20:1635–1654. doi: 10.1007/s10531-011-0052-x
- Schroth G, Garcia E, Griscom BW, et al (2015) Commodity production as restoration driver in the Brazilian Amazon? Pasture re-agro-forestation with cocoa (*Theobroma cacao*) in southern Pará. *Sustain Sci*. doi: 10.1007/s11625-015-0330-8
- Schroth G, Harvey CA (2007) Biodiversity conservation in cocoa production landscapes. *Biodivers Conserv* 16:2237–2244.
- Schroth G, Harvey CA, Vincent G (2004b) Complex agroforests: their structure, diversity, and potential role in landscape conservation. In: Schroth G, da Fonseca GAB, Harvey CA, et al. (eds) *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press, Washington D.C., pp 227–260
- Solar RR de C, Barlow J, Ferreira J, et al (2015) How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecol Lett* 18:1108–1118. doi: 10.1111/ele.12494
- Souza VF, Bomfim JA, Fontoura T, Cazetta E (2015) Richness and abundance of *Aechmea* and *Hohenbergia* (Bromeliaceae) in forest fragments and shade cocoa plantations in two contrasting landscapes in southern Bahia, Brazil. *Trop Conserv Sci* 8:58–75.
- Sperber CF, Nakayama K, Valverde MJ, Neves FDS (2004) Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cacao agroforestry. *Basic Appl Ecol* 5:241–251. doi: 10.1016/j.baae.2004.04.001
- Steffan-Dewenter I, Kessler M, Barkmann J, et al (2007) Tradeoffs between income, biodiversity, and ecosystem functioning during tropical rainforest conversion and agroforestry intensification. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:4973–4978.
- Stein A, Gerstner K, Kreft H (2014) Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol Lett* 17:866–880.
- Stuntz S, Linder C, Linsenmair KE, et al (2003) Do non-myrmecophilic epiphytes influence community structure of arboreal ants? *Basic Appl Ecol* 4:363–374.
- Talaga S, Dézerald O, Carteron A, et al (2015) Tank bromeliads as natural microcosms: A facultative association with ants influences the aquatic invertebrate community structure. *C R Biol* 338:696–700. doi: 10.1016/j.crv.2015.05.006

- Tobin JE (1995) Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. In: Lowman MD, Nadkarni NM (eds) *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego, California, pp 129–147
- Werner FA (2011) Reduced growth and survival of vascular epiphytes on isolated remnant trees in a recent tropical montane forest clear-cut. *Basic Appl Ecol* 12:172–181. doi: 10.1016/j.baae.2010.11.002
- Werner FA, Homeier J, Gradstein SR (2005) Diversity of vascular epiphytes on isolated remnant trees in the montane forest belt of southern Ecuador. *Ecotropica* 11:21–40.
- Whittaker RH (1972) Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 12:213–251.
- Wilson EO (1987) The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. *Biotropica* 19:245–251. doi: 10.2307/2388342
- Winkler M, Hülber K, Hietz P (2005) Effect of canopy position on germination and seedling survival of epiphytic bromeliads in a Mexican Humid Montane Forest. *Ann Bot* 95:1039–1047. doi: 10.1093/aob/mci115
- Woods CL, Cardelús CL, DeWalt SJ (2015) Microhabitat associations of vascular epiphytes in a wet tropical forest canopy. *J Ecol* 103:421–430. doi: 10.1111/1365-2745.12357
- Yanoviak SP (2015) Effects of lianas on canopy arthropod community structure. In: Schnitzer SA, Bongers F, Burnham RJ, Putz FE (eds) *Ecology of lianas*. John Wiley & Sons Ltda, UK, pp 345–361
- Yanoviak SP, Berghoff SM, Linsenmair KE, Zotz G (2011) Effects of an epiphytic orchid on arboreal ant community structure in Panama. *Biotropica* 43:731–737.
- Yanoviak SP, Walker H, Nadkarni NM (2004) Arthropod assemblages in vegetative vs. humic portions of epiphyte mats in a neotropical cloud forest. *Pedobiologia* 48:51–58. doi: 10.1016/j.pedobi.2003.07.003
- Yusah KM, Foster WA (2016) Tree size and habitat complexity affect ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in the high canopy of Bornean rain forest. *Myrmecol News* 23:15–23.
- Zotz G, Vollrath B (2003) The epiphyte vegetation of the palm *Socratea exorrhiza* - correlations with tree size, tree age and bryophyte cover. *J Trop Ecol* 19:81–90. doi: 10.1017/S0266467403003092
- Zotz G, Vollrath B (2002) Substrate preferences of epiphytic bromeliads: an experimental approach. *Acta Oecologica* 23:99–102.

Material suplementar Apêndice A1

Tabela 1. Total de espécies e morfoespécies das árvores estudadas nas áreas de florestas e agroflorestas. Asteriscos indicam casos onde indivíduos dentro de uma família não foi possível a identificação a nível de espécie. Dois indivíduos de seringueira foram retirados da lista devido a perda dos dados de coleta.

Espécie	Nome popular	Origem	
		Exótica	Nativa
Anacardiaceae			
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Pau-pombo		1
Annonaceae			
<i>Guatteria</i> sp1	Pindaíba		1
<i>Rollinia laurifolia</i> Schlecht.	Pinha-brava		4
Araliaceae			
<i>Shefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerl & Frodin.	Matataúba		1
Bombacaceae			
<i>Eriotheca macrophylla</i> (K. Schum.) A. Robyns	Imbirucú		6
Caesalpiniaceae			
<i>Arapatiella psilophylla</i> (Harms) R.S. Cowan	Arapati		1
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandw.	Jitaí-preto		1
<i>Maclobium latifolium</i> Vogel.	Óleo-comumbá		1
Caricaceae			
<i>Jacaratia heptaphylla</i> (Vell.) A. DC.	Mamão-de-viado		3
Cariocaraceae			
<i>Caryocar edule</i> Casar.	Pequi-preto		4
Chrysobalanaceae			
<i>Couepia belemii</i> Prance	Oiti-boi		5
<i>Couepia</i> sp1	Oiti		1
<i>Parinari alvimii</i> Prance	Oiti-cumbuca		1
Elaeocarpaceae			
<i>Sloanea</i> spp	Gindiba		7
Euphorbiaceae			
<i>Alchornea iricurana</i> Casar.	Lava-prato		1
<i>Hevea brasiliensis</i> L.	Seringa	36	
Fabaceae			
<i>Andira vermifuga</i> (Mart.) Benth.	Amargoso		1
<i>Copaifera langsdorfii</i> Desf.	Óleo-copaíba		2
<i>Erythrina mulungu</i>	Eritrina	4	
<i>Erythrina</i> spp	Eritrina	16	
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	Pau-sangue		1
Lauraceae			
<i>Nectandra membranacea</i> (Sw.) Griseb.	Louro-sabão		6
Lecythidaceae			
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Miers.	Biriba		5

<i>Lecythis lurida</i> (Miers) S.A. Mori	Inhaíba	2
<i>Lecythis pisonis</i> Cambess.	Sapucaia	4
Meliaceae		
<i>Cedrela odorata</i> L.	Cedro-rosa	1
<i>Cedrela</i> sp	Cedro	2
Mimosaceae		
<i>Balizia pedicellaris</i> (DC.) Barneby & J.W. Grimes	Juerana-branca	2
<i>Balizia</i> sp1		1
<i>Inga affinis</i> DC.	Ingá-cipó	1
<i>Inga edulis</i>	Ingá	1
Moraceae		
<i>Artocarpus heterophyllus</i> Lam.	Jaqueira	15
<i>Brosimum rubescens</i> Taub.	Condurú	1
<i>Ficus</i> spp	Gameleira	3
<i>Ficus trigonata</i> L.f.	Gameleira	2
Myrtaceae		
*Myrtaceae sp1		3
*Myrtaceae sp2		2
*Myrtaceae sp3		2
*Myrtaceae sp4		1
*Myrtaceae sp5		1
Nyctaginaceae		
<i>Guapira nitida</i> (Mart.)Lundell	Farinha-seca	1
Rubiaceae		
<i>Genipa americana</i> L.	Jenipapo	1
Sapotaceae		
<i>Manilkara salzmannii</i>	Massaranduba	2
<i>Micropholis crassipedicellata</i> (Mart.& Eichler) Pierre	Bacumuxá	4
<i>Pouteria grandiflora</i> (A. DC.). Baehni	Bapeba	2
Simaroubaceae		
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	Pau-paraíba	11
Sterculiaceae		
<i>Sterculia curiosa</i> (Vell.) Taroda	Samuma	3
Total de indivíduos estudados		71 106

Tabela 2. Distribuição e número de indivíduos das espécies e morfoespécies de bromélias presentes nas 177 árvores estudadas, incluindo nativas e introduzidas (Eritrina, Jaqueira e Seringueira). Asteriscos indicam casos em que não foi possível identificar os indivíduos de bromélias ao nível de gênero, os quais foram agrupado em morfoespécies.

Gênero	Forófitos			
	Nativas (n = 106)	Eritrina (n = 20)	Jaqueira (n = 15)	Seringueira (n = 36)
<i>Aechmea</i> Ruiz & Pav.				
<i>A. blanchetiana</i> (Baker) L.B. Smith	19	3	4	13
<i>A. cf. lingulata</i>	4			
<i>A. conifera</i> (L.B. Smith)	41			
<i>A. depressa</i> (L.B. Smith)	91		1	
<i>A. lingulata</i> (L.) Baker	422	240	207	305
<i>A. fulgens</i> Brongn.		5	4	
<i>A. nudicaulis</i> (L.) Griseb.	170		61	
<i>A. spp</i>	97	8	24	11
<i>Hohenbergia</i> Schult.F.				
<i>H. blanchetii</i> (Baker) E.Morren ex Mez	140	24	36	38
<i>H. brachycephala</i> (L.B. Smith)			4	
<i>H. salzmännii</i> (Baker) L.B.Smith & R.W.Read	45			
<i>H. sp1</i>		2		
<i>H. spp</i>	324	154	200	37
<i>Neoregelia</i> L.B. Smith				
<i>N. cf. longisepala</i>	60			
<i>Vriesea</i> Lindl.				
<i>V. procera</i> Mart. ex Schult. f.	114	630	41	904
<i>V. spp</i>	135	447	37	518
Bromeliacea*				
<i>B. sp1*</i>	10		18	
<i>B. sp2*</i>	7			
<i>B. sp3*</i>	1			
Total	1680	1513	637	1826

Material suplementar Apêndice A2

Tabela 1. Total e frequência das espécies de formigas associadas às 360 bromélias amostradas na copa de 60 forófitos, entre indivíduos de árvores nativas e indivíduos de árvores introduzidas (Eritrinas, Jaqueira e Seringueira).

Subfamília	Forófitos			
	Nativas (n = 24)	Eritrina (n = 12)	Jaqueira (n = 12)	Seringueira (n = 12)
Amblyoponinae				
<i>Prionopelta antillana</i>	1			
<i>Prionopelta</i> sp1	7			
Dolichoderinae				
<i>Azteca chartifex</i>	11		2	
<i>Azteca instabilis</i>	3	8		1
<i>Azteca</i> sp3				8
<i>Azteca</i> sp5		3		
<i>Dolichoderus bidens</i>		4	1	
<i>Dolichoderus haradae</i>				2
<i>Dolichoderus imitator</i>	3			
<i>Dolichoderus lutosus</i>			1	3
<i>Dolichoderus voraginosus</i>			2	
<i>Linepithema iniquum</i>	17		1	
<i>Linepithema neotropicum</i>		1		
<i>Linepithema</i> sp1			1	
<i>Tapinoma</i> sp1	2	2	6	
<i>Tapinoma</i> sp2	2	2	9	
<i>Tapinoma</i> sp3		1	1	
Ecitoninae				
<i>Neivamyrmex prox. pilosus</i>				2
<i>Nomamyrmex hartigi</i>		1		
Ectatomminae				
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	4	2	6	2
Formicinae				
<i>Brachymyrmex</i> sp1	5			
<i>Brachymyrmex</i> sp2		1	3	1
<i>Camponotus atriceps</i>	1			
<i>Camponotus balzani</i>		17		
<i>Camponotus bidens</i>	1			
<i>Camponotus cacticus</i>	11			
<i>Camponotus chartifex</i>	1			
<i>Camponotus cingulatus</i>	29	6	9	6
<i>Camponotus crassus</i>	13	13	7	6
<i>Camponotus fastigatus</i>	17	19	1	14
<i>Camponotus Hypercolobopsis</i> sp2		1		
<i>Camponotus Hypercolobopsis</i> sp3	2			
<i>Camponotus Myrmaphaenus</i> sp4	1	3	5	
<i>Camponotus Myrmobrachys</i> sp5		1	1	

<i>Camponotus Myrmothrix</i> sp1		1		
<i>Camponotus novogranadensis</i>		3	1	1
<i>Camponotus rectangularis</i>		2		
<i>Camponotus renggeri</i>	1		1	2
<i>Camponotus sanctaefidei</i>			1	
<i>Camponotus</i> sp1	1			
<i>Camponotus</i> sp20		1		
<i>Camponotus</i> sp4	2			
<i>Camponotus</i> sp6		1		
<i>Camponotus textor</i>	7			1
<i>Camponotus trapezoideus</i>	8	10	6	
<i>Nylanderia fulva</i>	1	10	2	
<i>Nylanderia</i> sp1		3		4
<i>Nylanderia</i> sp10	17	10	10	
<i>Nylanderia</i> sp2	42	11	30	5
<i>Nylanderia</i> sp3	1			
<i>Nylanderia</i> sp5		1		
<i>Nylanderia</i> sp6	1	3		2
<i>Nylanderia</i> sp7	5	8	9	17
<i>Nylanderia</i> sp8			1	
<i>Myrmelachista</i> sp1	10			
<i>Myrmelachista</i> sp2	1			
Myrmicinae				
<i>Acromyrmex subterraneus brunneus</i>	2			
<i>Apterostigma pilosum</i>	1			
<i>Apterostigma</i> sp1	6			
<i>Apterostigma</i> sp2	2			
<i>Cardiocondyla</i> sp1	1			
<i>Cephalotes atratus</i>	7	5	5	
<i>Cephalotes minutus</i>	2	1	1	6
<i>Cephalotes pallidus</i>	1			
<i>Cephalotes pinelii</i>	1		4	
<i>Cephalotes simillimus</i>	1	1		
<i>Crematogaster acuta</i>	10	15	1	13
<i>Crematogaster curvispinosa</i>	1	2	6	
<i>Crematogaster erecta</i>		5	5	1
<i>Crematogaster linativa</i>	1			
<i>Crematogaster longispina</i>		1	5	1
<i>Crematogaster tenuicula</i>	2			
<i>Cyphomyrmex</i> gp <i>Strigatus</i> sp2	5			
<i>Cyphomyrmex peltatus</i>		1		
<i>Cyphomyrmex transversus</i>	11		2	2
<i>Eurhopalothrix</i> sp2	20	2		3
<i>Lachnomyrmex victori</i>	2	1		
<i>Monomorium floracula</i>			1	
<i>Nesomyrmex tristani</i>	1	1		

<i>Pheidole</i> sp1	23	11	10	
<i>Pheidole</i> sp10			5	
<i>Pheidole</i> sp11			1	
<i>Pheidole</i> sp13			1	
<i>Pheidole</i> sp16	2			
<i>Pheidole</i> sp2	5	3	12	
<i>Pheidole</i> sp3	7	1	7	1
<i>Pheidole</i> sp4				1
<i>Pheidole</i> sp5		1	1	8
<i>Pheidole</i> sp6	5	2	6	1
<i>Pheidole</i> sp8	5	6	5	1
<i>Pheidole</i> sp9	2	2		
<i>Procryptocerus pictipes</i>		1		
<i>Procryptocerus</i> sp1		1		
<i>Rogeria blanda</i>	1	3		
<i>Rogeria foreli</i>	1	1	4	
<i>Rogeria</i> sp2		1		
<i>Rogeria subarnativa</i>	1			
<i>Solenopsis</i> sp1	4		1	
<i>Solenopsis</i> sp2	2	3	5	3
<i>Solenopsis</i> sp3	3			9
<i>Solenopsis</i> sp4	1			
<i>Solenopsis</i> sp5				3
<i>Solenopsis</i> sp6	6			
<i>Solenopsis</i> sp7	2		4	
<i>Solenopsis</i> sp8			5	
<i>Strumigenys denticulata</i>	2			
<i>Strumigenys elongata</i>			5	
<i>Strumigenys smithii</i>	9	1	2	
<i>Strumigenys</i> sp2	5	2	1	
<i>Strumigenys</i> sp5	1	3	2	1
<i>Strumigenys</i> sp6	1			
<i>Strumigenys</i> sp7		1		
<i>Strumigenys</i> sp8				1
<i>Wasmannia auropunctata</i>	11	5	4	1
<i>Wasmannia rochai</i>	12	15	7	2
Ponerinae				
<i>Anochetus hohenbergiae</i>	4			
<i>Anochetus simoni</i>				1
<i>Hypoponera foreli</i>	1	3	13	
<i>Hypoponera</i> sp1	30	1	2	5
<i>Hypoponera</i> sp10			1	
<i>Hypoponera</i> sp11		1	1	
<i>Hypoponera</i> sp2	20	1	3	
<i>Hypoponera</i> sp5	3			
<i>Hypoponera</i> sp6	5		2	

<i>Hypoponera</i> sp9	3			
<i>Neoponera apicalis</i>			3	
<i>Neoponera concava</i>	1			
<i>Neoponera curvinodis</i>	13	5	7	
<i>Neoponera globularia</i>				1
<i>Neoponera inversa</i>			4	1
<i>Neoponera verenae</i>	1		1	
<i>Neoponera villosa</i>	1	17	2	
<i>Odontomachus haematodus</i>	41	34	50	13
<i>Odontomachus meinerti</i>		1		
<i>Pachycondyla</i> gp Harpax sp1	2	1	2	
<i>Pachycondyla harpax</i>	3	1		2
<i>Pseudoponera gilberti</i>		2		1
<i>Pseudoponera stigma</i>	1			
<i>Rasopone arhuaca</i>	1			
Pseudomyrmecinae				
<i>Pseudomyrmex curacaensis</i>	1	3		1
<i>Pseudomyrmex</i> gp Oculatus sp4	2	3	3	1
<i>Pseudomyrmex</i> gp Pallidus sp3		1	2	
<i>Pseudomyrmex</i> gp Sericeus sp9	1			
<i>Pseudomyrmex gracilis</i>	2	4	5	
<i>Pseudomyrmex oculatus</i>		2	2	2
<i>Pseudomyrmex schuppi</i>	1			
Total de espécies	95	76	71	45

Conclusão geral

As condições microclimáticas, estrutura do habitat e recursos alimentares disponíveis no dossel do sistema agroflorestal cacauero contribuem a formar um habitat que permite a conservação de fragmentos significativos da fauna e flora oriundos de remanescentes florestais. Apesar das limitações inerentes aos sistemas agroflorestais, podemos verificar a importância das árvores de sombreamento na manutenção da diversidade de espécies dependentes do dossel, em especial as formigas.

O modelo de cultivo por “derruba-total” (sombreamento monoespecífico) traz a grande desvantagem da eliminação de espécies arbóreas nativas e uma consequente depauperação da Mata Atlântica manejada, que por muitos anos, sobreviveu em associação à cabruca. Reconhecer essas limitações, entretanto, não muda o fato que as agroflorestas monoespecíficas oferecem uma real oportunidade de conservação, comparada a outros sistemas de agricultura. As agroflorestas cacaueras monoespecíficas podem ter um positivo efeito ambiental em paisagens já empobrecidas pela atividade do homem. Desta forma, entender como sua copa pode compensar um pouco esta perda ao recuperar o habitat de “dossel com epífitas”, é de grande importância para delineamento de estratégias de conservação, sobretudo se isso implica a manutenção de uma espécie introduzida no ambiente.

Os resultados deste estudo demonstram a importância das copas das árvores de sombreamento na ocorrência de grandes bromélias nas agroflorestas para manutenção da comunidade de formigas que vivem associada às epífitas. A copa de uma árvore pode contribuir a manter determinadas condições espaciais e físicas estruturais dos galhos, ramos e folhas capazes de conferir diferentes condições microclimáticas e microhabitat que, conseqüentemente, favorecem a diversidade e abundância de animais que habitam o dossel, bem como a presença e distribuição da flora epifítica. Aspectos arquitetônicos das árvores são por diversas vezes considerados fatores importantes e determinantes para a composição da fauna arbórea.

Os microhabitats bromelícolas, em especial as grandes bromélias presentes nas copas de árvores de sombreamento das agroflorestas cacaueras, demonstraram ser ambientes propícios para comunidade de formigas. A copa das árvores que compõem o dossel agroflorestal apresentam-se como habitat de grande importância para a assembleia de formigas. Isso é devido em grande parte à ocorrência e distribuição da flora epífita dentro da copa dessas árvores, muito embora, nos sistemas agroflorestais,

essa flora seja o único refúgio disponível para fauna dependente do dossel. Assim, como visto no Capítulo 2, as formigas associadas às bromélias estudadas no dossel florestal oferecem interações mais exclusivas, enquanto que, no dossel dos sistemas agroflorestais cacauzeiros, ocorrem interações menos exclusivas. Neste caso, nos SAFs ocorre um maior aninhamento, onde as espécies de formigas com poucas interações são um subconjunto das formigas com muitas interações.

Finalmente, os resultados do Capítulo 3 sugerem que para a manutenção de bromélias e da rede de interações bromélias/formigas em florestas ou sistemas agroflorestais, é fundamental a presença de árvores com grandes copas, independentemente de sua origem (nativas ou introduzidas). Desta forma, recomendamos a manutenção do plantio de cacauzeiros sob sombreamento para garantir a instalação e manutenção de bromélias epífitas e da fauna de formigas associadas, bem como já destacado em outros estudos sobre a importância das árvores de sombreamento na manutenção da diversidade em sistemas agroflorestais para diversos táxons. As agroflorestas contribuem à heterogeneidade biótica na escala da paisagem, o que obviamente favorece a conservação da biodiversidade. Contudo, salientamos que a entrada gradual de espécies arbóreas exóticas pode levar à perda gradual da diversidade da flora nativa e suas interações nos agroecossistemas ao longo do tempo. Desta forma, o papel das agroflorestas “artificiais” (compostas unicamente por espécies não nativas) em regiões de remanescentes florestais se apresenta como um compromisso e não como uma solução.

Fatores que determinam a ocorrência de formigas, em particular poneromorfas, no dossel de florestas tropicais

Wesley Duarte DaRocha, Jacques H. C. Delabie, Frederico Siqueira Neves, Sérgio Pontes Ribeiro

Resumo

O dossel das florestas tropicais abriga grande parte da diversidade animal. Nesse, as formigas se destacam devido a sua biomassa e diversidade que são notavelmente elevadas na Região Neotropical. A biomassa desses organismos no dossel das florestas é superior a de vertebrados e pode representar entre 20 e 40% dos artrópodes. A mesma diversidade e grupos funcionais são encontrados nos sistemas agroflorestais. Além de interagir com numerosos organismos, plantas ou animais, do próprio dossel, as formigas da copa das árvores podem estar sob a influência das espécies que vivem no solo, principalmente em agro- ou ecossistemas com árvores baixas. Estudos comparativos sobre os ambientes da serapilheira e do dossel vêm buscando entender os padrões para os mecanismos que estruturam as assembleias de formigas arborícolas comparativamente às daquelas que habitam o solo. Em particular, as poneromorfas arborícolas foram até então negligenciadas em estudos de comunidades de formigas arbóreas, apesar de ser um grupo quase tão diverso nesse ambiente quanto na serapilheira. As espécies arborícolas desse grupo são, em sua maioria, de grande tamanho corpóreo e apresentam grande resistência à dessecação comparadas às espécies menores que vivem no mesmo habitat, que

é caracterizado por elevadas temperaturas, elevada amplitude térmica e baixa umidade relativa. Seu comportamento, principalmente predador, e com colônias de relativamente poucos indivíduos, inclui forrageio solitário durante o qual uma área extensa pode ser visitada. Esses aspectos comportamentais, suas exigências nutricionais e sua morfologia fazem com que essas formigas sejam exigentes quanto aos lugares de nidificação e forrageio, com uma frequência elevada em dosséis que mantêm epífitas e cupinzeiros abandonados que, por sua vez, são extremamente favoráveis à instalação de suas colônias. Várias hipóteses para se estudar para sobre o gradiente de condições e de recursos entre dossel e serapilheira têm sido examinadas para explicar esses padrões. Este capítulo faz uma breve abordagem sobre os aspectos ecológicos estruturais abióticos e bióticos dos ambientes de dossel comparados à serapilheira, mostrando como os aspectos microclimáticos, estruturadores de habitat e as condições nutricionais são determinantes para a sobrevivência de poneromorfas no dossel. As hipóteses apresentadas aqui visam entender a estruturação da comunidade de formigas que vivem em ambientes de dossel e serapilheira, com consequências sobre a morfologia dos próprios insetos.

DARROCHA, Wesley Duarte; DELABIE, Jacques H. C.; NEVES, Frederico Siqueira; RIBEIRO, Sérgio Pontes. Fatores que determinam a ocorrência de formigas, em particular poneromorfas, no dossel de florestas tropicais. In: DELABIE, Jacques H. C. et al. *As formigas poneromorfas do Brasil*. Ilhéus: Editus, 2015. p. 295-312.

Abstract

Factors determining the occurrence of ants, in particular poneromorphs, in the tropical forest canopy - The canopy of tropical forests houses much of animal diversity. Here, the ants stand out due to their high biomass and diversity, particularly so in the Neotropical Region. The biomass of these organisms in the forest canopy is higher than that of vertebrates and may represent between 20 - 40% of that of arthropods. Similar diversities and functional groups can be found in many Neotropical agroforestry systems. Besides interacting with numerous organisms, plants or animals, and the canopy itself, the ants from the treetops may be under the influence of species living in or on the ground, especially in agroecosystems or ecosystems with low trees. Comparative studies on litter and canopy environments are seeking to understand the mechanisms that structure the arboreal ant assemblages compared to those inhabiting the ground. In particular, arboreal poneromorphs have been neglected in most of the studies on tree ant assemblages, despite this being a group that is almost as diverse in this environment as in the litter. The arboreal species from this group are mostly of large body size and have good resistance to desiccation compared to

smaller species living in the same habitat, which is characterized by high temperatures, high thermal amplitudes and low relative humidity. Their behaviour is mostly predatory, and their colonies are of relatively few individuals, generally exhibiting solitary foraging during which a large area can be visited. These behavioral aspects, their nutritional requirements and their morphology tend to dictate the favourability of their nesting and foraging places. A high frequency of poneromorph nests is found in canopies with epiphytes and abandoned termite nests, as these are extremely favourable for the installation of their colonies. Several hypotheses aiming to study the gradient of conditions and resources between canopy and litter have been examined to explain these patterns. This chapter gives a brief review of the abiotic, structural and ecological aspects of the canopy habitats in comparison to that of the litter, indicating how microclimate, habitat structuring and nutritional conditions could be decisive for poneromorph survival in the canopy. The hypotheses presented here aim to help us to understand the structure of the ant community living in canopy and litter environments, and the consequences for the morphology of the insects themselves.

Introdução

A copa das árvores (o dossel) das florestas tropicais pode abrigar grande parte da diversidade de animais de uma floresta (ERWIN, 1982; NOVOTNY et al., 2002) dentre os animais presentes no dossel, as formigas se destacam devido a sua elevada diversidade e biomassa. A diversidade elevada das formigas arbóreas é notória na Região Neotropical (WILSON, 1987; TOBIN, 1995; YANOVIK et al., 2011). A biomassa desses organismos no dossel de florestas tropicais é superior a de vertebrados (WILSON, 1987) e pode representar entre 20 e 40% da biomassa total dos artrópodes (TOBIN, 1995).

O termo dossel corresponde por definição à região superior de uma floresta, constituído pelo conjunto das copas de árvores, diferindo

em termos de espécies, tamanho, arquitetura, fenologia (perenes, floração, etc.) e idade (HALLÉ; OLDEMAN; TOMLINSON, 1978; LAWTON, 1983; BELL; BELL; DINES, 1999), além de toda a estrutura associada a estas, como madeiras vivas e mortas, folhas, epífitas, lianas, solos suspensos e microclimas (NADKARNI, 1995; PAOLETTI et al., 1991; BASSET et al., 2003; YANOVIK et al., 2011; YANOVIK, 2015).

No dossel das florestas tropicais uma grande diversidade de espécies que compõem diferentes grupos funcionais (ver ANDERSEN, 1995; NEVES et al., 2013; BRANDÃO et al., 2012) da comunidade de formigas divide o espaço formado pelo dossel: o primeiro é constituído pelas formigas arborícolas *sensu stricto*, que dependem sobretudo da árvore hospedeira e dos recursos encontrados nela; o segundo corresponde às espécies que vivem

associadas às epífitas que retêm nas suas raízes matéria orgânica em decomposição, estruturando um substrato que constitui um verdadeiro solo, o “solo suspenso” (ver PAOLETTI et al., 1991; DELABIE, 2003; DaROCHA et al., 2015); o terceiro é formado pela fauna que vive nos “jardins de formigas” (YU, 1994; DELABIE; OSPINA; ZABALA, 2003; DEJEAN et al., 2007), considerado, às vezes, uma simples variante do caso anterior. De fato, cada um desses grupos funcionais é o produto da adaptação de um segmento distinto da mirmecofauna que influencia a comunidade local de formigas. Nesses segmentos, as formigas participam de vários níveis da cadeia trófica, como predadoras, detritívoras, herbívoras de forma direta, como as formigas cortadeiras, ou indireta através da utilização de exsudatos açucarados liberados por insetos herbívoros trofobiontes ou recursos presentes nas árvores como os nectários extra-florais (NEFs) (HUNT, 2003).

As assembleias de invertebrados e vertebrados que vivem sobre as árvores podem ser afetadas pelas características estruturais da planta hospedeira sob diferentes formas. Alguns estudos demonstram que o desenvolvimento da planta hospedeira afeta diretamente a distribuição dos insetos (VASCONCELOS; DAVIDSON, 2000; LAWRENCE; POTTS; WHITHAM, 2003; FONSECA; BENSON, 2003; DJIÉTO-LORDON, 2004; CAMPOS et al., 2006; CONCEIÇÃO et al., 2014). Assim, as mudanças que ocorrem nas copas das árvores quando essas atingem os estratos superiores da vegetação podem causar modificações nas condições do habitat afetando a fauna de insetos associados (BASSET; ABERLENC; DELVARE, 1992; CAMPOS et al., 2006; NEVES et al., 2013, 2014). No entanto, o efeito do aumento da disponibilidade de alimentos e abrigos específicos sobre a mirmecofauna em relação ao crescimento da planta ainda é pouco estudado, e o conhecimento correspondente é restrito a mirmecófitas (VASCONCELOS; DAVIDSON, 2000; CAMPOS et al., 2006; COSTA et al., 2012).

As associações formiga-planta já motivaram alguns dos estudos sobre possíveis mutualismos (BENSON, 1985; DAVIDSON; MACKAY, 1993; JOVILET, 1996). Embora o grau de dependência recíproca varie de uma associação à outra, em situações extremas, as formigas podem retirar toda sua alimentação da planta hospedeira na forma de néctar, rico em carboidrato, além de a mesma lhes oferecer locais de nidificação. As formigas, em troca, defendem as plantas contra herbívoros e fornecem nutrientes na forma de rejeitos orgânicos

e fezes, ricos em ureia, além de as auxiliarem na dispersão de suas sementes. Em raríssimos casos, as formigas podem também atuar como polinizadoras (BEATTIE, 1985; FONSECA, 1994; TOBIN, 1995).

Estas associações entre formigas e plantas se tornam mais complexas em dosséis florestais do que em agrossistemas. Componentes sutis do habitat e que derivam da ontogênese da planta hospedeira aparentemente determinam a riqueza e abundância das espécies de formigas, conjuntamente com a presença de estruturas mirmecófilas e recursos alimentares (CAMPOS et al., 2006; DELABIE et al., 2010; FEITOSA et al., 2012; REIS et al., 2013; CONCEIÇÃO et al., 2014). Em contrapartida, as formigas, bem como outros invertebrados, transportam nutrientes e detritos para bifurcações de troncos, fustes e outros locais da copa. No entanto, o solo suspenso é formado, sobretudo, pela acumulação natural de detritos orgânicos oferecendo recursos para diversos organismos (ver PAOLETTI et al., 1988). Este transporte é responsável pelo estabelecimento de diversas espécies de epífitas ou por um mecanismo de enriquecimento de microhabitat quando já ocorrem epífitas associadas (PAOLETTI et al., 1988; DaROCHA et al., 2015).

Essa grande diversidade de espécies e os mesmos grupos funcionais são também encontrados nos sistemas agroflorestais (LESTON, 1978; MAJER; DELABIE; SMITH, 1994; DaROCHA et al., 2015). Esses sistemas possuem uma dinâmica baseada na prática de manejo dos recursos naturais, o que diversifica a produção e aumenta os benefícios sociais, econômicos e ambientais através da integração do uso e do manejo das árvores e outras plantas lenhosas nas atividades típicas de produção da fazenda e nas paisagens agrícolas (ICRAF 2000). Na Região Neotropical, encontramos como exemplos de sistemas agroflorestais os cacauais do sudeste da Bahia. Grandes extensões de terra abrigam predominantemente esses sistemas que mantêm parte das árvores remanescentes da mata nativa para sombreamento da lavoura cacauera, conhecidos regionalmente como cabruca (DELABIE et al., 2007; CASSANO et al., 2009). As cabucas têm um importante papel na conservação da biodiversidade regional e constituem ótimos habitats para estudar esses componentes que interagem de forma complexa e que participam na estruturação do mosaico de espécies de formigas presentes no dossel (LESTON, 1978; MAJER; DELABIE; SMITH, 1994; RIBEIRO et al., 2013). Com

alta diversidade nesses agrossistemas (PERFECTO et al., 1996; DELABIE et al., 2007), as formigas arborícolas são frequentemente predadores generalistas ou especializados, ou ainda simples espécies oportunistas que podem atuar como agentes de controle biológico na regulação das populações de fitófagos que se alimentam das plantas cultivadas, pela predação direta ou outros mecanismos (WAY; KHOO, 1992; ROBERTS; COOPER; PETIT, 2000).

Além das interações que ocorrem no dossel, a fauna de formigas associada à copa das árvores pode estar sob influência das formigas presentes no solo, principalmente em sistemas que apresentam árvores baixas (MARTINEZ, 2015). Estudos comparativos nos diferentes ambientes da serapilheira e do dossel vêm buscando entender os padrões que estruturam as assembleias de formigas arborícolas comparativamente às das que vivem no solo (BASSET et al., 2012). Várias hipóteses para estudar o gradiente de condições e recursos entre dossel e serapilheira têm sido examinadas para explicar esses padrões. A Tabela 20.I apresenta hipóteses consistentes para a estruturação da comunidade de formigas que vivem em ambientes de dossel e serapilheira, e isso inclui também consequências sobre a morfologia dos próprios insetos.

Dentre as formigas presentes no dossel de florestas tropicais ou agroecossistemas, ainda se conhece pouco a respeito da distribuição das espécies do grupo das poneromorfas e dos mecanismos determinantes dessa distribuição. A escassez de informações sobre essas formigas de comportamento principalmente predador (JIMÉNEZ et al., 2008) se deve sobretudo à dificuldade de acesso dos pesquisadores ao estrato dossel. Porém, estudos específicos para alguns gêneros arborícolas e das particularidades das formigas que utilizam os microhabitats bromelícolas presentes no dossel (DaROCHA et al., 2015) têm contribuído ao conhecimento da ecologia das poneromorfas arborícolas.

Assim, entender o papel potencial de alguns mecanismos, microclima, estrutura do habitat e disponibilidade de nutrientes sobre a distribuição

da comunidade de formigas de dossel é essencial para prever futuros padrões da diversidade nos dosséis tropicais, assim como de determinados grupos de formigas ainda pouco estudados, como, por exemplo, as poneromorfas.

Influência do microclima nas comunidades de formigas do dossel

O dossel das florestas tropicais apresenta condições microclimáticas drasticamente diferentes dos estratos inferiores, como a serapilheira. Na serapilheira existe uma relação entre microclima e biodiversidade, enquanto que, no dossel, essa relação difere em função dos táxons considerados. O microclima está correlacionado com a diversidade de formigas, e temperatura e precipitação representam frequentemente os dois mecanismos que melhor determinam a diversidade de formigas que vivem na serapilheira (KASPARI; WARD; YUAN, 2004; DUNN et al., 2009). Entretanto, o dossel florestal apresenta temperaturas mais elevadas e umidade relativa baixa, e segundo Hood e Tschinkel (1990), as formigas arborícolas são mais expostas às variações climáticas do que as formigas que forrageiam na serapilheira. Portanto, a comunidade de formigas associada às copas das arbóreas pode estar mais fortemente associada às variações de precipitação e temperatura do que a de formigas presentes na serapilheira (KASPARI et al., 2014).

Aspectos relacionados à desidratação foram levantados nos estudos de HOOD e TSCHINKEL (1990), que comparam a perda de água e resistência à dessecação entre as formigas arborícolas e as do deserto, sugerindo que o habitat arbóreo é ao menos tão estressante como o do deserto. Diante de panorama da dessecação, espécies maiores parecem apresentar uma maior resistência à desidratação e uma ampla tolerância térmica (WEISER et al., 2010; KASPARI et al., 2014). No ambiente de dossel é comum observar formigas de grande e médio portes forrageando e caminhando rapidamente sobre troncos e galhos em busca de alimento, mesmo

TABELA 20.I – Hipóteses testadas, não mutualmente exclusivas, para explicar os padrões observados nas assembleias de formigas em estudos comparativos entre os ambientes de dossel e serapilheira

Hipóteses	Referências
1. Condições do clima	(WEISER et al., 2010; KASPARI et al., 2014)
2. Estrutura do habitat	(YANOVIK; KASPARI, 2000; YANOVIK et al., 2012)
3. Limitação por nutrientes	(KASPARI; YANOVIK, 2001, 2009)

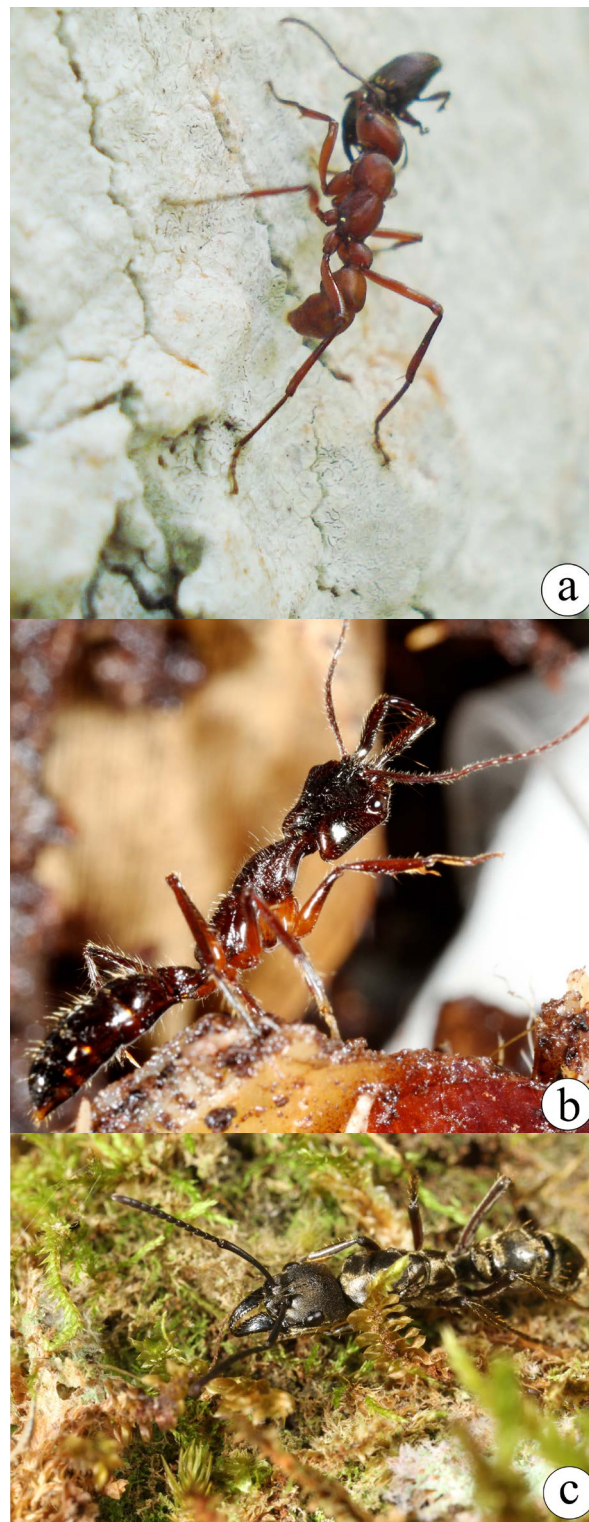
em períodos quentes, enquanto que, nos estratos inferiores, as espécies são em geral menores (KASPARI et al., 2014). Em diferentes estudos, a correlação entre morfologia das formigas (tamanho corporal) e as condições climáticas (por exemplo, temperatura) apontam para uma relação positiva, sendo que as formigas do dossel são em média quatro vezes maiores que as espécies presentes nos estratos inferiores (KASPARI et al., 2014).

Dentro da comunidade de formigas arbóreas, o complexo poneromorfas inclui espécies de maior tamanho corporal como, por exemplo, *Gnamptogenys concinna* (Fr. Smith, 1858) (Figura 20.1a), *Anochetus hohenbergiae* Feitosa; Delabie, 2012 (Figura 20.1b) e *Neoponera villosa* (Fabricius, 1804) (Figura 20.1c), que, segundo a literatura, são as mais bem adaptadas a viver nesse ambiente com elevada amplitude térmica. Por sua vez, o gradiente de umidade não tem efeito aparente sobre o tamanho corporal das formigas (ver KASPARI, 1993) e as formigas de maior tamanho corporal forrageiam indiferentemente da variação de umidade: elas são generalistas microclimáticas. Por sua vez, as espécies menores utilizam estruturas como túneis ou ocos de galhos como trilhas para manter a atividade de forrageio em microclimas secos.

Importância da estrutura do habitat nas comunidades de formigas arbóreas

Aspectos estruturais de um ambiente podem ser tratados como mecanismos determinantes de uma comunidade. Em particular, cada componente estrutural de um habitat, por exemplo, galhos, lianas e epífitas, são fundamentais para a estruturação da comunidade de formigas arbóreas (YANOVIK et al., 2011, 2012; YANOVIK, 2015), assim como os troncos caídos (DELABIE et al., 1997), folhas e espessura da serapilheira (KASPARI; WEISER, 1999) são para as formigas da serapilheira. Assim, os mecanismos estruturadores das assembleias de formigas do dossel são diferentes dos da serapilheira. A serapilheira em uma floresta tropical úmida é um ambiente onde os recursos são mais variáveis e bastante heterogêneos em micro escala. O substrato é extremamente acidentado em pequena escala (“rugoso”), formado pelo acúmulo de folhas, detritos vegetais, com numerosos obstáculos sendo favorável, sobretudo, às formigas pequenas que forrageiam e nidificam nesse mesmo habitat. Também é favorável àquelas espécies hipogeicas que nidificam

FIGURA 20.1 – Poneromorfas arbóricolas: (a) - *Gnamptogenys concinna* transportando uma presa (Curculionidae) a 34 metros de altura na copa de uma gindiba (*Sloanea obtusifolia*, Elaeocarpaceae), Parque Estadual Serra do Conduru, Uruçuca, Bahia, março de 2009; (b) – operária de *Anochetus hohenbergiae* observada na base de uma bromélia epífita (gênero *Hohenbergia*, Bromeliaceae), dossel de uma árvore de sombreamento do agrossistema cacaueteiro (“cabruças”), Una-Bahia, outubro de 2014; e (c) - *Neoponera villosa*, fêmea forrageando na copa de um cacaueteiro (*Theobroma cacao*, Sterculiaceae), Una-Bahia, fevereiro de 2015 (Fotos: Wesley DaRocha).



e buscam recursos no subsolo, por exemplo, ou aquelas que forrageiam em galerias abertas por outros organismos e que muitas vezes são cegas ou com poucos recursos visuais (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Já o dossel de uma floresta tropical úmida é um ambiente que apresenta recursos menos variáveis. Sua constância resulta em previsibilidade espacial; no entanto, os recursos podem ser sazonais como, por exemplo, nas florestas tropicais estacionais. Assim, são animais de grande porte que vivem no dossel e que usam a visão para forragear pelos troncos e galhos (HÖLLDOBLER, 1980). O substrato arbóreo formado pelos troncos, galhos, ramos e até mesmo epífitas pode ser considerado “linear” comparado ao substrato serapilheira, bem mais “tridimensional” comparativamente, o que permite a formação de trilhas lineares ou até a eliminação de trilhas quando as espécies fazem uso da visão (ver HÖLLDOBLER, 1980) (Figura 20.2). Várias operárias de espécies de formigas neotropicais arbóreas apresentam adaptações morfológicas que lhes permite o deslocamento vertical através de planagem na direção do tronco da árvore hospedeira após uma queda ou quando fugindo de algum predador (YANOVIK; FISHER; ALONSO, 2008; YANOVIK; DUDLEY; KASPARI, 2005).

Características morfológicas e estruturais da vegetação, tais como diâmetro do galho, rugosidade da casca e tamanho da árvore, são de grande importância para determinar a distribuição local e o uso dos recursos por diversas espécies de formigas arbóreas. Isso se dá em função de seus atributos morfológicos, tais como tamanho corporal, ou

ainda em função das suas necessidades de nidificação, tais como ninhos instalados em galhos ocos ou construídos com matéria orgânica e encostados a um galho (DELABIE et al., 1991). Segundo Yanoviak et al. (2012), formigas de tamanhos distintos visitam tanto galhos rugosos ou lisos, visto que formigas pequenas podem se deslocar pelos sulcos dos galhos rugosos enquanto que as formigas maiores caminham sobre eles. Portanto, a natureza da casca dos galhos não pode ser considerada um filtro limitante em relação ao tamanho corporal. No entanto, Yanoviak et al. (2012) observaram que, por sua vez, o diâmetro dos galhos funciona como um filtro que limita o tamanho corporal das formigas que ali transitam, mas apenas para formigas maiores. Essas considerações permitem inferir que diversas poneromorfas arborícolas, tais como *Paraponera clavata* (Fabricius, 1775) (Figura 20.3) ou *N. villosa*, juntamente com outras formigas não poneromorfas de grande tamanho corporal, por exemplo, *Camponotus cacticus* Emery, 1903 ou *Cephalotes atratus* (Linnaeus, 1758), utilizam sistematicamente galhos e lianas acima de certo tamanho para se deslocar entre estratos do sub-bosque e do dossel para acessar os recursos.

No dossel estruturas como galhos e lianas são fatores facilitadores para o forrageio de formigas maiores, em especial as poneromorfas. Essas estruturas servem de pontes de acesso para a exploração de numerosos recursos, tais como nectários extraflorais (NEFs), “honeydew”, ou mesmo alcançar presas. Esses elementos estruturais do dossel, como lianas, galhos, epífitas, frutos e mesmo as folhas, conferem uma maior complexidade ao habitat e têm efeito sobre as áreas de ocupação

FIGURA 20.2 – Visão da estrutura da serapilheira (a) formada pela deposição de folhas e gravetos sobre a superfície do solo de uma agrofloresta, e vista em perspectiva da copa de uma árvore de uma agrofloresta a partir de sua base (Fotos: Wesley DaRocha (a) e Jacques Delabie (b)).



FIGURA 20.3 – *Paraponera clavata* (conhecida regionalmente como “tocandira”, ou em inglês como “Bullet Ant”) registrada sobre ramos da vegetação arbórea no bioma cerrado, Mato Grosso do Sul, transportando uma aranha (Foto: Paulo Robson de Souza).



das espécies dominantes e a organização da comunidade de formigas em geral. Entretanto, como os acessos podem ser restritos como descrito acima, há poucas alternativas de uso do dossel como caminho para grandes espécies. Esta limitação resulta em uma menor disponibilidade de recursos e uma maior probabilidade de encontros entre espécies, e assim aumenta a probabilidade de ocorrer interações agonísticas no dossel onde formigas maiores seriam favorecidas diante de uma hipotética competição (YANOVIK; KASPARI, 2000; ESPÍRITO-SANTO et al., 2012).

No dossel, as lianas têm uma importância especial como elementos que aumentam a heterogeneidade e diversidade e atuam como estruturas físicas que favorecem o acesso aos recursos para diversos animais, através do estabelecimento de conexões entre copas de árvores (DIAL et al., 2006; YANOVIK; SCHNITZER, 2013; YANOVIK, 2015), possibilitando o acesso aos nectários, presas e locais de nidificação (YANOVIK; SCHNITZER, 2013). As conexões físicas entre copas de árvores vizinhas, proporcionadas por lianas, permitem a transposição dos espaços, às vezes estreitos, que existem entre as copas das árvores e que são conhecidos como “timidez de dossel” (ver NG, 1977; PUTZ et al., 1984). Além disso, lianas facilitam a conexão do dossel com os estratos inferiores como o sub-bosque e até mesmo a serapilheira. Estudos experimentais de remoção das

lianas (YANOVIK, 2015) demonstram que a ausência destas tem efeito negativo sobre a riqueza de espécies (com uma redução de 22% da riqueza média de formigas), comparativamente às áreas experimentais controle, sem remoção das lianas. Foi atribuído às Ponerinae que ocupam as árvores o papel de reguladoras da mudança na estrutura da assembleia após a remoção das lianas, principalmente através da redução da conexão física entre árvores. Esses predadores mais ou menos especializados utilizam essas conexões entre as copas, e suas distribuições locais e áreas de forrageio passam a ser dependentes dos acessos a áreas mais amplas que esses corredores entre árvores permitem alcançar.

Além das lianas, epífitas são particularmente frequentes no dossel das florestas tropicais (KITCHING et al., 1997; STUNTZ et al., 2002; YANOVIK et al., 2004) e inúmeros estudos destacam a importância dessas plantas para a estruturação das comunidades de formigas arbóreas (DEJEAN; OLMSTEAD; SNELLING, 1995; YANOVIK et al., 2003; DAVIDSON et al., 2003; YANOVIK et al., 2006; YANOVIK et al., 2011; DaROCHA et al., 2015), assim como para a formação de um dos principais microhabitats dos dosséis florestais tropicais. As epífitas apresentam-se como recursos oferecidos para nidificação de formigas arborícolas dependentes dos abrigos e dos recursos nutricionais que podem fornecer e, com

isso, contribuem para a manutenção de uma riqueza elevada de formigas nas florestas neotropicais (YANOVIK et al., 2011; DaROCHA et al., 2015).

Segundo DaROCHA (2010) e DaROCHA et al. (2015), estudos realizados no dossel da floresta tropical úmida apontam que a assembleia de formigas poneromorfas corresponde a uma parcela importante da comunidade de formigas arbóreas, representando de 20% a 30% de todas as formigas presentes nas bromeliáceas epífitas. Em DaROCHA et al. (2015), as poneromorfas amostradas em uma única copa de árvore representam 21,3% das espécies coletadas e 33% dos gêneros (Tabela 20.II). Em um estudo comparativo realizado em sistemas agroflorestais cacauzeiros e Mata Atlântica (DaROCHA, 2010) foi observada a seguinte representatividade para as espécies e gêneros de poneromorfas: 40%-34,8% (Agrofloresta com dossel entre 20 e 25m de altura), 21%-28% (Agrofloresta com dossel superior a 25m), 14,3%-21,7% (Agrofloresta de sombreamento monoespecífica com cerca 20 e 25m de altura) e 31%-35,3% (Floresta secundária madura, dossel com cerca 25-30m de altura) (Tabela 20.II). Com exceção de duas espécies de *Prionopelta*, as demais espécies são todas de grande tamanho corporal. Ressalta-se a importância das bromélias entre as epífitas devido ao seu tamanho que facilita a nidificação de grandes espécies de poneromorfas (por exemplo, *N. villosa* e *A. hohenbergiae*). Essas espécies possuem colônias com relativamente poucos indivíduos (entre 50-500 operárias), porém de grande tamanho corporal quando comparadas às grandes colônias de formigas não poneromorfas com pequenos e numerosos indivíduos dos gêneros *Azteca* (subfamília Dolichoderinae) ou *Crematogaster* (Myrmicinae), às vezes com mais de um milhão de operárias.

Essas relações entre plantas e formigas são diversas, influenciando umas às outras direta ou indiretamente. Algumas plantas podem apresentar estruturas capazes de abrigar colônias de formigas. Estruturas importantes disponíveis para formigas nidificarem, tais como as domácias que existem em plantas de diversas famílias, promovem as interações mutualísticas ou mesmo neutras entre formigas e plantas (ROSUMEK et al., 2009). Um caso clássico de *domácia primária* na Região Neotropical (BENSON, 1984) é o das umbaúbas (ou embaúbas), árvores do gênero *Cecropia* spp., e de sua associação mutualística com formigas Dolichoderinae do gênero *Azteca* (JOLIVET, 1986; HARADA; BENSON, 1988; DAVIDSON; FISHER, 1991). As

formigas ocupam cavidades naturais do tronco das umbaúbas após ter perfurado orifícios em determinadas áreas mais finas das paredes internas e do tronco da planta. *Neoponera insignis* (MACKAY; MACKAY, 2010), na Costa Rica, e *Neoponera luteola* (Roger, 1861), no Peru, são exemplos de Ponerinae especializadas em nidificar em troncos de *Cecropia* (DAVIDSON; FISHER, 1991; MACKAY; MACKAY, 2010). Na América Central, diversas espécies de *Pseudomyrmex* constroem seus ninhos em cavidades pré-existentes nos espinhos de várias espécies de leguminosas do gênero *Acacia* (WARD, 1991, 1993). Diferentes tipos de domácias primárias podem existir em raízes, bulbos, tubérculos, como nas pteridófitas do gênero *Solenopteris*, ou espinhos, como nas *Acacia* da América Central. Em muitos casos, as domácias são cobertas por numerosos pêlos compridos, chamados *tricômios*, destinados, segundo certas interpretações, a limitar o acesso à domácia para formigas acima de certo padrão de tamanho (DAVIDSON; MCKEY, 1993). A coevolução com as plantas, traduzida pela formação de domácias por estas, parece ter ocorrido no gênero *Pseudomyrmex* pelo menos 12 vezes de forma independente (plantas dos gêneros *Acacia*, *Tachigali* e *Triplaris*), enquanto ocorreu pelo menos duas vezes no gênero *Azteca* (LONGINO, 1991; WARD, 1991; DAVIDSON; MCKEY, 1993a; THOMPSON, 1994). Esse fenômeno é conhecido como *coevolução difusa* (WARD, 1991), gerando mudanças evolutivas recíprocas entre os grupos de espécies. Portanto, as plantas implicadas exercitam pressão seletiva sobre as formigas que as habitam e vice-versa. Como exemplo de *domácias secundárias* (BENSON, 1984), pode ser citada a formação de uma bolsa, ou dobra laminar, na base das folhas ou nas suas laterais, como em algumas Melastomataceae (SOLANO et al., 2003). Outras estruturas particulares da planta podem, secundariamente, oferecer abrigos para populações de formigas, como as vagens de algumas leguminosas ou formas de galhas, mas não podem ser consideradas como verdadeiras domácias. Em geral, as poneromorfas encontradas em domácias de plantas da Região Neotropical podem ser consideradas como ocupantes secundárias.

Recursos alimentares determinando as comunidades de formigas no dossel

Os recursos alimentares são vistos como importantes mecanismos reguladores da diversidade

Tabela 20.II - Formicidae coletados em Bromeliaceae ocorrendo em uma única copa de árvore (*Erythrina fusca*) e em árvores de quatro sítios de coleta, RBU - Reserva Biológica de Una; CM - Fazenda Ararauna, Una; Fazenda Bonfim, Ilhéus; CABRUCA - Fazenda Vera Cruz, Una; Fazenda Santa Rita, Ilhéus; DT - Derruba total, Centro de Pesquisa do Cacau, Ilhéus, Bahia.

SUBFAMÍLIA	Espécies	Sítios de coleta				
		<i>Erythrina</i>	RBU	CM	CABRUCA	DT
DOLICHODERINAE						
	<i>Azteca chartifex</i> (Emery 1896)			X	X	
	<i>Azteca instabilis</i> (F. Smith, 1862)	X				
	<i>Azteca</i> sp.2			X	X	X
	<i>Dolichoderus attelaboides</i> (Fabricius, 1775)					X
	<i>Dolichoderus bidens</i> (Linnaeus, 1758)					X
	<i>Dolichoderus lutosus</i> (Smith F., 1858)			X	X	
	<i>Dolichoderus voraginosus</i> (MacKay, 1993)			X		
	<i>Linepithema anathema</i> Wild, 2007	X	X	X	X	
	<i>Linepithema humile</i> (Mayr, 1868)	X				
	<i>Tapinoma</i> sp.1			X	X	
FORMICINAE						
	<i>Camponotus (Myrmobrachys)</i> sp.12			X	X	X
	<i>Camponotus (Myrmobrachys)</i> sp.7				X	X
	<i>Camponotus (Pseudocolobopsis)</i> sp.1					X
	<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.1				X	
	<i>Camponotus atriceps</i> (Smith F., 1858)			X	X	
	<i>Camponotus balzani</i> Emery, 1894	X		X	X	X
	<i>Camponotus cingulatus</i> (Mayr, 1862)		X		X	X
	<i>Camponotus claviscapus</i> Forel, 1899	X				
	<i>Camponotus crassus</i> Mayr, 1862	X		X	X	X
	<i>Camponotus egregius</i> (Smith F., 1858)		X			
	<i>Camponotus fastigatus</i> (Roger, 1863)		X	X	X	X
	<i>Camponotus rectangularis</i> (Emery, 1890)		X			
	<i>Camponotus sexguttatus</i> (Fabricius, 1793)	X			X	X
	<i>Camponotus</i> sp.11			X		
	<i>Camponotus trapezoideus</i> (Mayr, 1870)			X	X	X
	<i>Nylanderia fulva</i> (Mayr, 1862)	X	X	X	X	X
	<i>Nylanderia</i> sp.1	X		X	X	X
	<i>Nylanderia</i> sp.3		X	X	X	X
MYRMICINAE						
	<i>Apterostigma</i> sp.1		X		X	X
	<i>Apterostigma</i> sp.2				X	
	<i>Cephalotes atratus</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X	X	X
	<i>Cephalotes goeldii</i> (Forel, 1912)	X				
	<i>Cephalotes minutus</i> (Fabricius, 1804)			X		X
	<i>Cephalotes pavonii</i> (Latreille, 1809)				X	
	<i>Cephalotes pusillus</i> (Klug, 1824)	X				
	<i>Cephalotes</i> sp.2				X	X
	<i>Cephalotes umbraculatus</i> (Fabricius, 1804)	X		X		X
	<i>Crematogaster acuta</i> (Fabricius, 1804)	X		X	X	X
	<i>Crematogaster curvispinosa</i> (Mayr, 1862)			X		
	<i>Crematogaster erecta</i> Mayr, 1866	X		X	X	X
	<i>Crematogaster longispina</i> (Emery, 1890)			X	X	X

SUBFAMÍLIA	Espécies	Sítios de coleta				
		Erythrina	RBU	CM	CABRUCA	DT
	<i>Crematogaster nigropilosa</i> Mayr, 1870	X	X	X	X	
	<i>Cyphomyrmex</i> gp. <i>rimosus</i>		X	X	X	X
	<i>Cyphomyrmex</i> gp. <i>strigatus</i>				X	
	<i>Cyphomyrmex transversus</i> Emery, 1894	X				
	<i>Eurhopalothrix</i> sp.1(nova)	X				
	<i>Eurhopalothrix</i> sp.2		X	X	X	X
	<i>Lachnomyrmex victori</i> (Feitosa; Brandão, 2008)					X
	<i>Monomorium floracula</i> (Jerdon, 1852)				X	
	<i>Nesomyrmex tristani</i> (Emery, 1896)	X		X		X
	<i>Pheidole asperithorax</i> Emery, 1894	X				
	<i>Pheidole</i> gp. <i>Flavens</i> sp.2	X				
	<i>Pheidole</i> gp. <i>Flavens</i> sp.3	X				
	<i>Pheidole</i> prox. <i>cardinalis</i>	X				
	<i>Pheidole</i> sp.1				X	X
	<i>Pheidole</i> sp.2			X	X	
	<i>Pheidole</i> sp.3			X		
	<i>Pheidole</i> sp.4			X		X
	<i>Pheidole</i> sp.5		X		X	
	<i>Pheidole</i> sp.6					X
	<i>Pheidole</i> sp.7			X		
	<i>Pheidole</i> sp.8			X		
	<i>Pheidole</i> sp.9		X	X		
	<i>Pheidole</i> sp.10		X	X	X	X
	<i>Pheidole</i> sp.11		X	X	X	X
	<i>Pheidole</i> sp.12			X	X	X
	<i>Pheidole</i> sp.13			X		
	<i>Procryptocerus convergens</i> (Mayr, 1887)					X
	<i>Procryptocerus hylaeus</i> (Kempf, 1951)	X			X	
	<i>Procryptocerus spiniperdus</i> Forel, 1899	X				
	<i>Rogeria besucheti</i> (Kugler, 1994)			X	X	X
	<i>Rogeria foreli</i> Emery, 1894	X				
	<i>Rogeria</i> sp.2				X	
	<i>Sericomyrmex</i> sp.1			X	X	
	<i>Solenopsis</i> sp.1	X		X	X	X
	<i>Solenopsis</i> sp.2	X	X	X	X	X
	<i>Solenopsis</i> sp.3	X	X		X	X
	<i>Strumigenys dolichognata</i> (Weber, 1934)	X				X
	<i>Strumigenys elongata</i> (Roger, 1863)	X			X	
	<i>Strumigenys smithii</i> Forel, 1886	X	X	X		X
	<i>Strumigenys</i> sp.1					X
	<i>Strumigenys</i> sp.2				X	
	<i>Wasmannia</i> sp.1			X	X	X
	<i>Xenomyrmex</i> sp.1					X
PSEUDOMYRMECINAE						
	<i>Pseudomyrmex elongatus</i> (Mayr, 1870)					X
	<i>Pseudomyrmex</i> gp. <i>Pallidus</i> sp.1	X				

SUBFAMÍLIA	Espécies	Sítios de coleta				
		<i>Erythrina</i>	RBU	CM	CABRUCA	DT
	<i>Pseudomyrmex</i> gp. <i>Oculatus</i> sp.1			X		X
	<i>Pseudomyrmex</i> gp. <i>Sericeus</i>					X
	<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (Fabricius, 1804)	X			X	X
	<i>Pseudomyrmex oculatus</i> (Smith F., 1855)		X	X	X	
	<i>Pseudomyrmex schuppi</i> (Forel, 1901)			X		
	<i>Pseudomyrmex tenuis</i> (Fabricius, 1804)	X				X
	<i>Pseudomyrmex tenuissimus</i> (Emery, 1906)				X	
	<i>Pseudomyrmex termitarius</i> (F. Smith, 1855)	X				
**PONEROMORFAS						
AMBLYOPONINAE						
	<i>Prionopelta punctulata</i> Forel, 1909					X
	<i>Prionopelta</i> sp.2			X		
ECTATOMMINAE						
	<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier 1792)		X	X	X	
	<i>Gnamptogenys haenschi</i> (Emery, 1902)		X			
	<i>Gnamptogenys moelleri</i> Forel, 1912	X			X	
PONERINAE						
	<i>Anochetus hohenbergiae</i> Feitosa; Delabie, 2012	X		X		
	<i>Hypoponera opacior</i> (Forel, 1893)	X				
	<i>Hypoponera</i> sp.1	X	X			
	<i>Hypoponera</i> sp.2			X	X	
	<i>Hypoponera</i> sp.3			X		
	<i>Hypoponera</i> sp.4		X			
	<i>Hypoponera</i> sp.5		X	X	X	X
	<i>Hypoponera</i> sp.6			X		
	<i>Leptogenys arcuata</i> (Roger, 1861)			X		
	<i>Neoponera apicalis</i> (Latreille, 1802)			X		X
	<i>Neoponera</i> gp. <i>Foetida</i> sp.8			X	X	
	<i>Neoponera inversa</i> (Smith F., 1858)	X	X	X	X	
	<i>Neoponera moesta</i> (Mayr, 1870)	X				
	<i>Neoponera unidentata</i> (Mayr, 1862)					X
	<i>Neoponera venusta</i> (Forel, 1912)		X			X
	<i>Neoponera villosa</i> (Fabricius, 1804)	X		X	X	X
	<i>Odontomachus haematodus</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X	X	X
	<i>Pachycondyla</i> gp. <i>Harpax</i> sp.1		X		X	
	<i>Pachycondyla</i> gp. <i>Harpax</i> sp.2			X	X	X
	<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)	X				
	<i>Platythyrea pilosula</i> (Smith F., 1858)				X	
	<i>Platythyrea sinuata</i> (Roger, 1860)	X				
	<i>Pseudoponera gilberti</i> (Kempf, 1960)			X		
	Total de espécies poneromorfas	10 (21,3%)	9 (31%)	15 (39,5%)	11 (21%)	8 (14,3%)
	Total gêneros poneromorfas	7 (33%)	6 (35,3%)	9 (37,5%)	7 (28%)	5 (21,7%)
	Total de espécies	47	29	38	52	56
	Total de gêneros	21	17	24	25	23

presente nos gradientes de dossel a serapilheira (OKSANEN et al., 1981; KASPARI, YANOVIK, 2001). Segundo Kaspari e Yanoviak (2001), as comunidades de formigas arbóreas apresentam uma maior carência de recursos ricos em proteínas, por isso apresentam preferência por iscas proteicas se forem ofertadas simultaneamente com carboidratos. Já as formigas de serapilheira utilizam igualmente as fontes de recursos ricos em proteínas e açúcares. Essa preferência se deve ao tipo de recurso encontrado em cada habitat. No dossel existe uma disponibilidade de recursos ricos em carboidratos, como nectários extra-florais e insetos trofobiontes, e recursos nitrogenados são ativamente procurados tais como fezes de aves, porque são ricos em ureia. Já na serapilheira, as formigas encontram em seu habitat tanto recursos ricos em proteínas, tais como carcaças de animais, quanto recursos ricos em carboidratos, tais como frutos caídos no solo.

Assim, a produtividade primária elevada encontrada no dossel por ser uma região de intenso crescimento da vegetação resulta em elementos altamente favoráveis para a sobrevivência e estabelecimento de formigas. Seja por espécies de grande tamanho corporal ou espécies pequenas com enormes colônias (como as *Azteca* da subfamília Dolichoderinae), o dossel oferece condições térmicas, recursos alimentares ricos em carboidratos e presas em abundância para sustentar espécies dominantes e manipuladoras de territórios amplos (BLÜTHGEN; STORK, 2007; RIBEIRO et al., 2013).

Algumas das fontes de alimentos presentes na copa das árvores são:

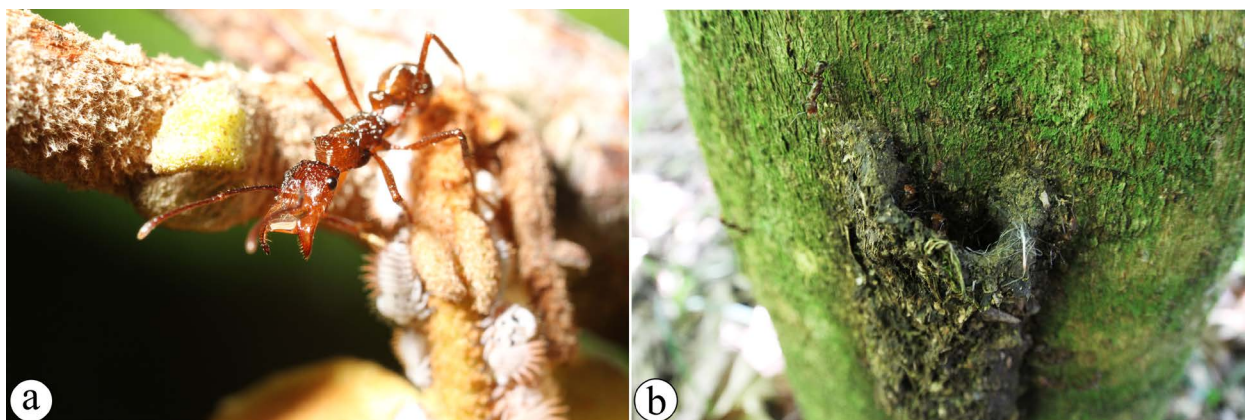
Nectários extraflorais

Os nectários extraflorais (NEF's) estão entre os principais recursos estruturadores da comunidade de organismos nos estudos de interação inseto-planta. O néctar é uma solução aquosa rica em mono- e dissacarídeos concentrados com funções nutritivas e é secretado por algumas plantas (HEIL, 2015); esse termo designa também as excreções açucaradas de alguns insetos (DELABIE, 2001). As fontes de carboidratos ofertadas pelas plantas com NEF's e por esses insetos são recursos alimentares importantíssimos e previsíveis para as comunidades de formigas arbóreas. Isso vale para as poneroformas que apenas forrageiam nesse ambiente, por exemplo, a Ectatomminae *Ectatomma tuberculatum* (Olivier, 1792) (Figura 20.4a), bem como para as que habitam o dossel, por exemplo, *N. villosa*. *Ectatomma tuberculatum* tem seu local de nidificação no solo e a entrada para o ninho é um "túnel" construído na base do tronco de uma árvore, com cerca de 20cm (Figura 20.4b). Porém, apesar de nidificar no solo abaixo da serapilheira, a formiga é encontrada forrageando na copa de árvores de diferentes alturas, seja na vegetação arbustiva ou no estrato superior de dossel onde, com frequência, fica "à espreita" de pequenos artrópodes (DELABIE, 1990; DaROCHA et al., 2015). No dossel superior tropical úmido ela pode ser encontrada forrageando em epífitas da família Bromeliaceae (DaROCHA et al., 2015).

Insetos trofobiontes

O forrageio na busca por recursos ricos em carboidratos por algumas espécies de formigas

FIGURA 20.4 – (a) - *Ectatomma tuberculatum* patrulhando Membracidae, ocorrendo na copa de um cacauzeiro (*Theobroma cacao*), (b) estrutura em chaminé encostada no tronco construída por *E. tuberculatum* para acessar o formigueiro localizado no solo, Una-Bahia, fevereiro de 2015 (Foto: Wesley DaRocha).



também se dá na visitação a insetos produtores de exsudatos com os quais as formigas mantêm interações mutualísticas. As mais estudadas são as relações entre Formicidae-Hemiptera, conhecidas como trofobioses (DELABIE, 2001). Os excretas dos hemípteros de numerosas famílias das subordens Sternorrhyncha e Auchenorrhyncha são conhecidos como “*honeydew*”, e são importantes fontes de nitrogênio para as formigas (ver capítulo 24). A trofobiose ocorre em diferentes subfamílias de Formicidae, sendo de grande importância para as formigas arbóreas territorialmente-dominantes, que constituem o mosaico de formigas arbóreas (DEJEAN et al., 2007). Essas relações podem ser observadas nas subfamílias Myrmicinae, Formicinae e Dolichoderinae em que as espécies predominantemente consomem alimentos líquidos. Algumas poneromorfas também procuram esse tipo de recurso, tais como *E. tuberculatum* (Figura 20.4a) (DELABIE, 1990; HORA et al., 2005) e muitas Ponerinae do gênero *Neoponera*. Entretanto, essas poneromorfas permanecem predominantemente predadoras.

Assim como para os hemípteros mirmecófilos, esse tipo de interação também é conhecido entre Formicidae e larvas de Lepidoptera. Porém, apesar do antagonismo (ex. predação, agressão) ser grande parte da interação existente entre formigas e larvas de lepidópteros (SALAZAR; WHITMAN, 2001; ANDO; OHGUSHI, 2008), para as borboletas da Região Neotropical, a mirmecofilia é amplamente presente em apenas duas famílias (Lycaenidae e Riodinidae) (PIERCE et al., 2002; KAMINSKI et al., 2009). As secreções das larvas dessas famílias também são fontes energéticas atrativas para algumas espécies de formigas, por exemplo, a africana *Oecophylla longinoda* (Latreille, 1802). Isso faz com que algumas espécies de formigas levem as larvas de lepidópteros para dentro da colônia onde lhes são ofertados alimentos e proteção contra potenciais predadores e parasitas (DEJEAN; BEUGNON, 1996) em troca dessas secreções. Portanto, os NEF's e a presença destes organismos (Hemiptera e larvas de Lepidoptera) promovem a visitação das formigas sobre a vegetação. Isso, indiretamente, traz um benefício de defesa para a planta hospedeira. A manutenção dessas relações se facultativas ou obrigatórias é altamente benéfica para as larvas mirmecófilas (DeVRIES, 1991; KAMINSKI, 2008). Nestas simbioses, ambos, Hemiptera e Lepidoptera, obtêm proteção das espécies de formigas com que se relacionam contra potenciais

predadores e parasitoides. Desta maneira, as interações formigas-hemípteros e formiga-lepidópteros presentes nos dosséis florestais são carreadoras do zoneamento da comunidade de formigas, isto é, mosaico.

Predação

Um aspecto ainda negligenciado quanto aos recursos de dossel são as presas, normalmente herbívoros ou outros organismos visitantes foliares. Embora toda a literatura apresente a formiga como um mutualista da planta por expulsar potenciais herbívoros (ROSUMEK et al, 2009), quase nada foi feito para entender o quanto os insetos encontrados são utilizados como recurso alimentar para as formigas territoriais. Lourenço et al. (2015) demonstraram que a riqueza e abundância de herbívoros onde há espécies de formigas territoriais é menor do que onde não ocorrem essas formigas. Neste estudo, a elevada frequência de locais vazios de diversidade de insetos no dossel foi claramente associada à presença de espécies dominantes, assim como estes locais foram inversamente relacionados com a diversidade de espécies de formigas não predadoras e não territoriais (RIBEIRO et al., 2013). Segundo Gonçalves et al. (2005) e Campos et al. (2006a,b), existe um padrão inversamente proporcional de formigas e presas potenciais, inclusive térmitas, no dossel de uma área de Mata Atlântica. Entretanto, pouco foi feito de fato para entender a pressão de predação exercitada pelas formigas sobre a diversidade de artrópodes de dossel, além da descrição dos padrões de distribuição.

Mosaico: as comunidades de formigas arbóreas estruturam-se através das interações entre formigas territorialmente dominantes

Numerosos estudos foram feitos sobre a estrutura das assembleias de formigas arborícolas, em particular em cacauais da África e da Região Neotropical e mais recentemente em áreas de florestas (LESTON, 1973; MAJER et al., 1994; RIBEIRO et al., 2013; CONCEIÇÃO et al., 2014) evidenciando que diversas espécies de formigas arborícolas formam o que foi batizado de mosaico de espécies dominantes. Nesses mosaicos, espécies dominantes, tais como a poneromorfa *E. tuberculatum*, mantêm o controle permanente sobre um amplo território (no caso, amplas extensões de plantações) através de estratégias de nidifi-

cação, de uso de recursos e de reprodução, próprias a cada espécie que compõe o mosaico (MAJER et al., 1994; HORA et al., 2005). A possibilidade de estabelecimento de mosaicos de territórios de espécies dominantes pressupõe a ocorrência de recursos alimentares previsíveis altamente energéticos que motiva o forrageio contínuo ao longo do ano e a perenização da nidificação dessas formigas (BLÜTHGEN; STORK 2007; RIBEIRO et al., 2013). Além disso, o estabelecimento de mosaicos afeta a estrutura e riqueza da mirmecofauna encontrada na copa das árvores jovens ou velhas (MAJER et al., 1994; CAMPOS et al., 2006; CONCEIÇÃO et al., 2014).

Agradecimentos

Wesley DaRocha reconhece sua modalidade de bolsa do CNPq (processo 141751/2012-6). Jacques HC Delabie, Frederico S Neves e Sérgio P Ribeiro reconhecem suas modalidades de bolsas de pesquisa do CNPq e apoio FAPESB - FAPEMIG.

Referências

- BASSET, Y.; NOVOTNY, V.; MILLER, S. E.; KITCHING, R. L. **Arthropods of Tropical Forests - Spatio-Temporal Dynamics and Resource use in the Canopy**. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 2003.
- BASSET, Y.; ABERLENC, H. P.; DELVARE, G. Abundance and stratification of foliage arthropods in lowland rain forest of Cameroon. **Ecological Entomology**, v. 17, p. 310–318, 1992.
- BELL, A. D.; BELL, A.; DINES, T. D. Branch construction and bud defence status at the canopy surface of a West African rainforest. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 26, p. 481–499, 1999.
- BENSON, W. W. Amazon ant-plants. In: PRANCE, G. T.; LOVEJOY, T. E. (Eds.). **Key Environments - Amazonia**. Oxford, UK: Pergamon Press, 1985. p. 239–266.
- BLONDEL, J. (Ed.). **Biogéographie, Approche Écologique et Évolutive**. Paris: Masson, 1995.
- BRANDÃO, C. R. F.; SILVA, R. R.; DELABIE, J. H. C. Neotropical ants (Hymenoptera) functional groups: nutritional and applied implications. In: PANIZZU, A. R.; PARRA, J. R. P. (Eds.). **Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management**. CRC, Boca Raton, 2012. p. 213–236.
- BROWN, J. H. Geographical ecology of desert rodents. In: CODY, M. L.; DIMOND, J. M. (Eds.). **Ecology and Evolution of Communities**. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press, 1975. p. 315–341.
- BROWN, J. H.; LOMOLLINO, M. V. (Eds.). **Biogeography**. 2. ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc, Publishers, 1998.
- CAMPOS, R. I.; VASCONCELOS, H. L.; RIBEIRO, S. P.; NEVES, F. S.; SOARES, J. P. Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. **Ecography**, v. 29, n. 3, p. 442–450, 2006.
- CONCEIÇÃO, E. S.; DELABIE, J. H. C.; DELLA LUCIA, T. M. C.; COSTA NETO, A. O.; MAJER, J. D. Structural changes in arboreal ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) in an age sequence of cocoa plantations in the south-east of Bahia, Brazil. **Austral Ecology**, v. 55, n. 3, 2014.
- DaROCHA, W. D. **As Formigas Associadas às Plantas Epífitas e sua Contribuição ao Manejo dos Cacauais do Sudeste da Bahia**. [s.l.] Universidade de Santa Cruz, 2010.
- DaROCHA, W. D.; RIBEIRO, S. P.; NEVES, F. S.; FERNANDES, G. W.; LEPONCE, M.; DELABIE, J. H. C. How does bromeliad distribution structure the arboreal ant assemblage (Hymenoptera: Formicidae) on a single tree in a Brazilian Atlantic forest agroecosystem? **Myrmecological News**, 2015.
- DAVIDSON, D. W.; FISHER, B. L. Symbiosis of ants with *Cecropia* as a function of light regime. In: Huxley, C. R.; Cutler, D. (Eds.). **Ant-Plant Interactions**, Oxford Univ. Press, 1991. p. 289–309.
- DAVIDSON, D. W.; COOK, S. C.; SNELLING, R. R.; CHUA, T. H. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. **Science**, v. 300, p. 969–072, 2003.
- DAVIDSON, D. W.; MACKAY, D. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationship. **Journal of Hymenoptera Research**, v. 2, p. 13–83, 1993.
- DEJEAN, A.; CORBARA, B.; ORIVEL, J.; LEPONCE, M. Rainforest canopy ants: the implications of territoriality and predatory behavior. **Functional Ecosystems and Communities**, v. 1, n. 2, p. 105–120, 2007.
- DEJEAN, A.; OLMSTEAD, I.; SNELLING, R. R. Tree-Epiphyte-Ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. **Biotropica**, v. 27, n. 1, p. 57–70, 1995.

- DEJEAN, A.; BEUGNON, G. Host-ant trail following by myrmecophilous larvae of Liphyrinae (Lepidoptera, Lycaenidae). **Oecologia**, v. 106, p. 57-62, 1996.
- DELABIE, J. H. C. The ant problems of cocoa farms in Brazil. In: VANDER MEER, R. K.; JAFFÉ, K.; CEDEÑO, A. (Eds.). **Applied Myrmecology : a World Perspective**. Colorado, USA: Westview Press, Boulder, 1990. p. 555-569.
- DELABIE, J. H. C. Comunidades de formigas das árvores nas formações florestais da América do Sul, com ênfase no sudeste da Bahia. **Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia**, UFSC, Florianópolis-SC, 109-114, 2003.
- DELABIE, J. H. C. et al. Communauté des fourmis des souches d'arbres morts dans trois réserves de la forêt Atlantique brésilienne (Hymenoptera, Formicidae). **Ecologia Austral**, v. 7, p. 95-103, 1997.
- DELABIE, J. H. C. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. **Neotropical Entomology**, v. 30, n. 4, p. 501-516, 2001.
- DELABIE, J. H. C.; BENTON, F. P.; MEDEIROS, M. A. La polydomie de Formicidae arboricoles dans les cacaoyères du Brésil: optimisation de l'occupation de l'espace ou stratégie défensive? **Actes des Colloques Insectes Sociaux**, v. 7, p. 173-178, 1991.
- DELABIE, J. H. C.; JAHYNY, B.; NASCIMENTO, I. C.; MARIANO, C. S. F.; LACAU, S.; CAMPIOLO, S.; PHILPOTT, S. M.; LEPONCE, M. Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic forest fauna of southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, p. 2359-2384, 2007.
- DELABIE, J. H. C.; DaROCHA, W. D.; FEITOSA, R. M.; DEVIENNE, P.; FRESNEAU, D. *Gnamptogenys concinna* (F. Smith, 1858): nouvelles données sur sa distribution et commentaires sur ce cas de gigantisme dans le genre *Gnamptogenys* (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, v. 115, n. 3, p. 269-277, 2010.
- DELABIE, J. H. C.; JAHYNY, B. A mirmecosfera animal : relações de dependência entre formigas e outros animais. **O Biológico**, v. 69, n. 2, p. 7-12, 2007.
- DELABIE, J. H. C.; OSPINA, M. & ZABALA, G. Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. F. Fernández (Ed.), Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia, 167-180, 2003.
- DeVRIES, P. J. Mutualism between *Thisbe irenea* butterflies and ants, and the role of ant ecology in the evolution of larval-ant associations. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 43, p. 179-195, 1991.
- DIAL, R. J.; ELLWOOD, M. D. F.; TURNER, E. C.; FOSTER, W. A. Arthropod abundance, canopy structure, and microclimate in a Bornean lowland tropical rain forest. **Biotropica**, v. 38, n. 5, p. 643-652, 2006.
- DJIÉTO-LORDON, C.; DEJEAN, A.; GIBERNAU, M.; HOSSAERT-MCKEY, M.; MCKEY, D. Symbiotic mutualism with a community of opportunistic ants: protection, competition, and ant occupancy of the myrmecophyte *Barteria nigriflora* (Passifloraceae). **Acta Oecologica**, v. 26, p. 109-116, 2004.
- DUNN, R. R.; AGOSTI, D.; ANDERSEN, A. N.; ARNAN, X.; BRUHL, C. A.; CERDÁ, X.; ELLISON, A. M.; FISHER, B. L.; FITZPATRICK, M. C.; GIBB, H.; GOTELLI, N. J.; GOVE, A. D.; GUENARD, B.; JANDA, M.; KASPARI, M.; LAURENT, E. J.; LESSARD, J. P.; LONGINO, J. T.; MAJER, J. D.; MENKE, S. B.; McGLYNN, T. P.; PARR, C. L.; PHILPOTT, S. M.; PFEIFFER, M.; RETANA, J.; SUAREZ, A. V.; VASCONCELOS, H. L.; WEISER, M. D.; SANDERS, N. J. Climatic drivers of hemispheric asymmetry in global patterns of ant species richness. **Ecology Letters**, v. 12, n. 4, p. 324-333, 2009.
- FEITOSA, R. M.; LACAU, S.; DaROCHA, W. D.; OLIVEIRA, A. R.; DELABIE, J. H. C. A giant new arboreal species of the ant genus *Anochetus* from Brazil (Formicidae: Ponerinae). **Annales de la Société entomologique de France**, v. 48, n. 3-4, p. 253-259, 2012.
- FONSECA, C. R. Herbivory and the long-lived leaves of an Amazonian ant-tree. **Journal of Ecology**, v. 82, p. 833-842, 1994.
- FONSECA, C. R.; BENSON, W. W. Ontogenetic succession in Amazonian ant trees. **Oikos**, v. 41, p. 2-7, 2003.
- FOWLER, H. G.; DELABIE, J. H. C.; BRANDÃO, C. R. F.; FORTE, L. C.; VASCONCELOS, H. L. Ecologia nutricional de formigas. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Eds.). **Ecologia Nutricional de Insetos e Suas Implicações no Manejo de Pragas**. Manole/Brasília: CNPq, 1991. p. 131-209.
- HALLÉ, F.; OLDEMAN, R. A. A.; TOMLINSON, P. B. **Tropical Trees and Forests, an Architectural Analysis**. Berlin: Springer-Verlag, 1978.
- HEIL, M. Extrafloral nectar at the plant-insect interface: a spotlight on chemical ecology, phenotypic plasticity, and food webs. **Annual Review of Entomology**, v. 60, p. 213-232, 2015.

- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Massachusetts: Harvard University Press, 1990. v. N1
- HOOD, W. G.; TSCHINKEL, W. R. Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. **Physiological Ecology**, v. 15, p. 23–35, 1990.
- HORA, R. R.; VILELA, E. F.; FÉNERON, R.; PEZON, A.; FRESNEAU, D.; DELABIE, J. H. C. Facultative polygyny in *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae Ectatomminae). **Insectes Sociaux**, v. 52, n. 2, p. 194–200, 2005.
- JIMÉNEZ, E.; FERNÁNDEZ, F.; ARIAS, T. M.; LOZANO-ZAMBRANO, F. H. (Eds.). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia**. Bogotá, D. C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2008.
- JOVILET, P. **Ants and Plants, an Example of Coevolution**. Leiden: Backhuys Publishers, 1996.
- KAMINSKI, L. A. Polyphagy and obligate myrmecophily in the butterfly *Hallonympha paucipuncta* (Lepidoptera: Riodinidae) in the Neotropical Cerrado Savanna. **Biotropica**, v. 40, n. 3, p. 390–394, 2008.
- KAMINSKI, L. A.; SENDOYA, S. F.; FREITAS, A. V. L.; OLIVEIRA, P. S. Ecologia comportamental na interface formiga-planta-herbívoro: interações entre formigas e lepidópteros. **Oecologia Brasiliensis**, v. 13, p. 27–44, 2009.
- KASPARI, M. Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. **Oecologia**, v. 96, p. 500–507, 1993.
- KASPARI, M.; CLAY, N. A.; LUCAS, J.; YANOVIK, S. P.; KAY, A. Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. **Global Change Biology**, v. 21, p. 1092–1102, 2014.
- KASPARI, M.; WARD, P. S.; YUAN, M. Energy gradients and the geographic distribution of local ant diversity. **Oecologia**, v. 140, n. 3, p. 407–414, 2004.
- KASPARI, M.; WEISER, M. D. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. **Functional Ecology**, v. 13, p. 530–538, 1999.
- KASPARI, M.; YANOVIK, S. P. Bait use in tropical litter and canopy ants - evidence of differences in nutrient limitation. **Biotropica**, v. 33, n. 1, p. 207–211, 2001.
- KASPARI, M.; YANOVIK, S. P. Biogeochemistry and the structure of tropical brown food webs. **Ecology**, v. 90, n. 12, p. 3342–3351, 2009.
- KITCHING, R. L.; MITCHELL, H.; MORSE, G.; THEBAUD, C. Determinants of species richness in assemblages of canopy arthropods in rainforests. In: STORK, N. E.; DIDHAM, R. K.; ADIS, J. (Eds.). **Canopy Arthropods**. London, UK: Chapman and Hall, 1997. p. 131–150.
- LATTKE, J. E. Revision of the ant genus *Gnamptogenys* in the New World (Hymenoptera : Formicidae). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 4, p. 137–193, 1995.
- LAWRENCE, R.; POTTS, B. M.; WHITHAM, T. G. Relative importance of plant ontogeny, host genetic variation, and leaf age for a common herbivore. **Ecology**, v. 84, p. 1171–1178, 2003.
- LAWTON, J. H. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. **Annual Review of Entomology**, v. 28, p. 23–39, 1983.
- LESTON, D. A Neotropical ant garden. **Annals of Entomological Society of America**, v. 71, p. 649–653, 1978.
- LUCAS, C.; FRESNEAU, D.; KOLMER, K.; HEINZE, J.; DELABIE, J. H. C.; PHO, D. B. A multidisciplinary approach to discriminating different taxa in the species complex *Pachycondyla villosa* (Formicidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 75, p. 249–259, 2002.
- MaCKAY, W. P.; MaCKAY, E. E. **The Systematics and Biology of the New World Ants of the Genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae)**. Edwinn Mellon Press, Lewiston, 2010.
- MAJER, J. D.; DELABIE, J. H. C.; SMITH, M. R. B. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. **Biotropica**, v. 26, n. 1, p. 73–83, 1994.
- MARTINEZ, J. J. I. Monopolization of resources by ground-nesting ants foraging on trees in Mediterranean forests **Acta Oecologica**, v. 11–16, p. 65–66, 2015.
- NADKARNI, N. M. Good-bye, Tarzan: the science of life in the treetops gets down to business. **The Sciences**, v. 35, p. 28–33, 1995.
- NEVES, F. S.; QUEIROZ-DANTAS, K. S.; DaROCHA, W. D.; DELABIE, J. H. C. Ants of three adjacent habitats of a transition region between the Cerrado and Caatinga biomes: the effects of heterogeneity and variation in canopy cover. **Neotropical Entomology**, v. 48, p. 258–268, 2013.
- NG, F. S. P. Shyness in trees. **Nature Malaysiana**, v. 2, n. 2, p. 35–37, 1977.

- PAOLETTI, M. G.; TAYLOR, R. A. J.; STINNER, B. R.; STINNER, D. H.; BENZING, D. H. Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a Venezuelan cloud forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 7, p. 373–383, 1991.
- PERFECTO, I.; RICE, R. A.; GREENBERG, R.; VAN DER VOORT, M. E. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. **BioScience**, v. 46, n. 8, p. 598–608, 1996.
- PIERCE, N. E.; BRABY, M. F.; HEATH, A.; LOHMAN, D. J.; MATHEW, J.; RAND, D. B.; TRAVASSOS, M. A. The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). **Annual Review of Entomology**, v. 47, p. 733–771, 2002.
- PUTZ, F. E.; PARKER, G. G.; ARCHIBALD, R. M. Mechanical abrasion and intercrown spacing. **The American Midland Naturalist**, v. 112, n. 1, p. 24–28, 1984.
- RIBEIRO, S. P.; ESPÍRITO SANTO, N. B.; DELABIE, J. H. C.; MAJER, J. D. Competition, resources and the ant (Hymenoptera: Formicidae) mosaic: a comparison of upper and lower canopy. **Myrmecological News**, v. 18, p. 113–120, 2013.
- ROBERTS, D. L.; COOPER, R. J.; PETIT, L. J. Use of premontane moist forest and shade coffee agroecosystems by army ants in western Panama. **Conservation Biology**, v. 14, p. 192–199, 2000.
- SOLANO, P. J.; DUROU, S.; CORBARA, B.; QUILICHINI, A.; CERDAN, P.; BELIN-DEPOUX, M.; DELABIE, J. H. C. & DEJEAN, A. Myrmecophytes of the understory of French Guianian rainforests: their distribution and their associated ants. **Sociobiology**, v. 41, n. 2, p. 605–614, 2003.
- STUNTZ, S.; ZIEGLER, C.; SIMON, U.; ZOTZ, G. Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. **Journal of Tropical Ecology**, v. 18, p. 161–176, 2002.
- TOBIN, J. E. Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. In: LOWMAN, M. D.; NADKARNI, N. M. (Eds.). **Forest Canopies**. San Diego, California: Academic Press, 1995. p. 129–147.
- VASCONCELOS, H. L.; DAVIDSON, D. W. Relationship between plant size and ant associates in two Amazonian ant-plants. **Biotropica**, v. 32, n. 1, p. 100–111, 2000.
- WAY, M. J.; KHOO, K. C. Role of ants in pest-management. **Annual Review of Entomology**, v. 37, p. 479–503, 1992.
- WEISER, M. D.; SANDERS, N. J.; AGOSTI, D.; ANDERSEN, A. N.; ELLISON, A. M.; FISCHER, B. L.; GIBB, H.; GOTELLI, N. J.; GOVE, A. D.; GROSS, K.; GUÉNARD, B.; JANDA, M.; KASPARI, M.; LESSARD, J. P.; LONGINO, J. T.; MAJER, J. D.; MENKE, S. B.; MCGLYNN, T. P.; PARR, C. L.; PHILPOTT, S. M.; RETANA, J.; SUAREZ, A. V.; VASCONCELOS, H. L.; YANOVIK, S. P. Canopy and litter ant assemblages share similar climate-species density relationships. **Biology Letters**, v. 6, n. 6, p. 769–772, 2010.
- WILSON, E. O. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. **Biotropica**, v. 19, n. 3, p. 245–251, 1987.
- WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, p. 7411–7414, 2005.
- YANOVIK, S. P.; BERGHOFF, S. M.; LINSENMAIR, K. E.; ZOTZ, G. Effects of an epiphytic orchid on arboreal ant community structure in Panama. **Biotropica**, v. 43, n. 6, p. 731–737, 2011.
- YANOVIK, S. P.; SILVERI, C.; HAMM, C. A.; SOLIS, M. Stem characteristics and ant body size in a Costa Rican rain forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 28, p. 199–204, 2012.
- YANOVIK, S. P. Effects of lianas on canopy arthropod community structure. In: SCHNITZER, S. A.; BONGERS, F.; BURNHAM, R. J.; PUTZ, F. E. (Eds.). **Ecology of lianas**. UK: John Wiley & Sons Ltda, 2015. p. 345–361.
- YANOVIK, S. P.; KASPARI, M. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. **Oikos**, v. 89, n. 2, p. 259–266, 2000.
- YANOVIK, S. P.; NADKARNI, N. M.; GERING, J. C. Arthropods in epiphytes: a diversity component that is not effectively sampled by canopy fogging. **Biodiversity and Conservation**, v. 12, p. 731–741, 2003.
- YANOVIK, S. P.; DUDLEY, R.; KASPARI, M. Directed aerial descent in canopy ants. **Nature**, v. 433, 624–626, 2005.
- YANOVIK, S. P.; NADKARNI, N. M.; SOLANO, J. R. Arthropod assemblages in epiphyte mats of Costa Rican cloud forests. **Biotropica**, v. 36, n. 2, p. 202–210, 2006.
- YANOVIK, S. P.; FISHER, B. L.; ALONSO, A. directed aerial descent behavior in African canopy ants (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Insect Behavior**, v. 21, 164–171, 2008.

YANOVIK, S. P.; SCHNITZER, S. A. Functional roles of lianas for forest canopy animals. In: LOWMAN, M. D.; DEVY, S.; GANESH, T. (Eds.). **Treetops at risk: challenges of global canopy ecology and conservation**. New York: Springer Science+Business Media, 2013. p. 209–214.

YANOVIK, S. P.; WALKER, H.; NADKARNI, N. M. Arthropod assemblages in vegetative vs. humic portions of epiphyte mats in a Neotropical cloud forest. **Pedobiologia**, v. 48, n. 1, p. 51–58, jan. 2004.

YU, D. The structural role of epiphytes in ant gardens. **Biotropica**, v. 26, p. 222–226, 1994.



Epiphytic bromeliads as key components for maintenance of ant diversity and ant–bromeliad interactions in agroforestry system canopies



Wesley D. DaRocha^{a,c,*}, Frederico S. Neves^a, Wesley Dáttilo^b, Jacques H.C. Delabie^c

^a Laboratório de Ecologia de Insetos, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais 31270-901, Brazil

^b Red de Ecoetología, Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz 91070, Mexico

^c Laboratório de Mirmecologia UESC/CEPLAC, Centro de Pesquisa do Cacau, C.P. 7, 45600-900 Itabuna, BA, Brazil

ARTICLE INFO

Article history:

Received 30 January 2016

Received in revised form 5 April 2016

Accepted 6 April 2016

Keywords:

Tropical forests
Ecological networks
Beta diversity
Tank bromeliads
Formicidae

ABSTRACT

Cocoa is produced in a wide range of land use systems, with the traditional shaded systems in Bahia (Brazil) as the most forest-like and biodiverse. The aim of this study was to evaluate the role of different cocoa agroforestry systems (AFSs) in maintaining community structure and interactions between ants and epiphytic bromeliads. The study was conducted at four sites in the cocoa producing region of the southeastern of the state of Bahia, Brazil, and comprised a native forest and three different cocoa AFSs. We found a total of 103 ant species associated with epiphytic bromeliads, with 83% of the species occurring in native forest canopy bromeliads also occurring in cocoa AFSs. The Cocoa Cabruca System (CAB) and the Rustic-Planted Shade System (RPS) had ant community structural components of biodiversity similar to those found in the native forest environment. The alpha and gamma diversity of ants found in Monospecific-Shaded Cocoa Agroforestry System (MCA) associated with *Erythrina* spp. shade trees were significantly different from the diversity found in the other AFSs and native forest. The presence of epiphytic bromeliads, regardless of the system and scale, maintained ant diversity in agroforestry system canopies similar to that of native forest. Using metrics derived from graph theory, we found a high level of specialization regarding ant–bromeliad interactions in native forest, with a gradual decrease in specialization with environmental homogenization. Agroforestry systems thus represent an important strategy for maintaining the structure of canopy-associated ant communities by enabling the establishment of numerous bromeliad species, thus contributing to the maintenance of ant diversity and services in a mosaic landscape AFSs and native forest.

© 2016 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Agroforestry systems (AFSs) have emerged as a good strategy for maintaining natural forest biodiversity while taking into account the economic needs of producers (Bhagwat et al., 2008; Falcão et al., 2015; Schroth et al., 2004; Steffan-Dewenter et al., 2007). Within this context, cocoa (*Theobroma cacao* L., Malvaceae) AFSs have been particularly successful in some tropical regions due to the exceptional potential of these systems to reconcile economic needs with conservation of biodiversity (Schroth et al., 2011, 2015). Cocoa AFSs are characterized by replacement of the original forest understory with cocoa crop, while maintaining or establishing

a fraction of the canopy as shade for crops (Rice and Greenberg, 2000; Ruf and Schroth, 2004). Vascular epiphytes are among the plant types found in the canopy (Cruz-Angón and Greenberg, 2005; Hietz, 2005; Hylander and Nemomissa, 2008; Souza et al., 2015). Consisting mainly of bromeliads, cacti, ferns, and orchids, vascular epiphytes make up about 10% of the world's flora (Gentry and Dodson, 1987), with most species being typical of forest canopies (Benzing, 1995; Nieder et al., 2001). Tropical agroforestry canopies can have high structural complexity, including because of the frequent occurrence of epiphytes in tree crowns (Cruz-Angón and Greenberg, 2005; Hietz, 2005; Moffett, 2013). It follows that, since epiphytes increase microhabitat diversity in the agroforestry canopy, they play an important ecological role in community structure, and in the maintenance of diversity of ants and other arthropods that use epiphytes for foraging or nesting substrate (DaRocha et al., 2015; Rodgers and Kitching, 2011; Stuntz et al., 2003; Yanoviak et al., 2004).

* Corresponding author at: Laboratório de Ecologia de Insetos, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais 31270-901, Brazil.

E-mail address: wd.darocha@gmail.com (W.D. DaRocha).

In tropical forest canopies, ants constitute the largest group of canopy-occupying organisms, representing between 20% and 40% of the total arthropod biomass present there (Davidson et al., 2003; Hunt, 2003; Tobin, 1995). Several different mechanisms have been suggested as pivotal in structuring the forest canopy invertebrate fauna, including epiphyte architectural morphometry and suspended soil formation associated with the roots of epiphytes that attach to tree branches and twigs (DaRocha et al., 2015; Paoletti et al., 1991; Yanoviak et al., 2004). Structural components of the canopy, such as tree crowns, vines, twigs, branches, and epiphytes increase habitat heterogeneity and complexity, and consequently shape the spatial and temporal diversity of species in these environments (Campos et al., 2006; Dáttilo and Dyer, 2014; Neves et al., 2013; Yanoviak et al., 2011). In this way, structural components are able to alter canopy community structure at different spatial scales.

Human land use and other anthropogenic changes can modify ant–plant interactions (Falcão et al., 2015) and may alter biodiversity at different spatial scales, including local (α -diversity) (Gibson et al., 2011; Newbold et al., 2015) and differences in species composition among sites (β -diversity) (Karp et al., 2012; Solar et al., 2015; Whittaker, 1972). Land use systems, such as AFSs, maintain a structured community of canopy epiphytes, and may be of especial interest for the maintenance of ant diversity and services, as well as ant–plant interactions (Gras et al., 2016). In AFSs, different species of ants and epiphytes interact with each other, creating complex interaction networks. Graph theory uses a unique set of metrics and tools to describe the structure of ecological interaction networks (Santos et al., 2014), which provide inferences about the ecological and evolutionary dynamics of a system (Bascompte et al., 2006). Despite the increasing number of studies using network theory to understand plant–animal interactions (i.e., especially mutualistic interactions: Bastolla et al., 2009; Dáttilo et al., 2014; Mello et al., 2011; Olesen et al., 2008), ant–epiphyte interactions have been neglected, possibly due to the difficulties associated with canopy sampling. Thus, general knowledge of community structure and ant–plant interactions in these environments are not well understood, nor are the effects of anthropogenic changes (i.e., in land use) upon these communities.

This study describes an ant community structure and ant–bromeliad interactions in a native forest and three different AFS types in an Atlantic forest region of Brazil. We tested the prediction that cocoa agroforestry systems with shading from native trees are more complex and heterogeneous than simpler (i.e., with monospecific shading) AFSs, and that these systems maintain ant community structure and ant–bromeliad interaction networks in ways similar to native forest.

2. Material and methods

2.1. Study sites

The study was carried out in one native forest area and three agroforestry cocoa systems in a cocoa region of the southeastern state of Bahia, Brazil from February 2009 to February 2010, in the months with higher temperatures and lower rainfall. The cocoa producing region of southeastern state of Bahia is defined here as the whole region standing between the Contas and Jequitinhonha Rivers (Fig. 1). The sampling areas were within Una and Ilhéus municipalities, distributed near the latitude 15°S close to the Atlantic coast where the dominant vegetation is South Bahiana humid forest (Gouvêa et al., 1976). This region falls within the Atlantic Forest biome, one of the priority biomes for the conservation of biodiversity (Myers et al., 2000). Atlantic forest is characterized by having tall, broadleaf, and evergreen trees with numerous

vines and epiphytes. The climate is characterized as hot and humid, with the absence of a well-defined dry season (Type 'Af' on the Köppen's scale), with annual rainfall ranging between 1300 and 2000 mm. The annual average temperature is 24–25 °C, with warmer periods between October and April (max ~38 °C) and the coldest between June and August (min ~7 °C) (Mori, 1989). Average annual relative humidity is between 80% and 90%.

The Una Biological Reserve (15°11.230'S, 39°03.727'W) is covered by native forest (Saldarriaga and Uhl, 1991) in advanced succession with a closed canopy about 30–35 m in height, and with an understory largely devoid of underbrush and reaching about 18 m in height. The cocoa agroforestry systems were divided into three categories: rustic-planted shade system (RPS), cocoa cabruca system (CAB), and monospecific-shaded cocoa agroforestry system (MCA). The AFSs in this study differ from each other and from native forest in structural characteristics, and when compared to native forests. The RPS is cocoa plantations that keep different trees shading a combination of Rustic cocoa and Planted Shade system (see Rice and Greenberg, 2000). Therefore, here the RPS refers to the presence of shading by trees native forest remnants, primary and secondary naturally present intercropped with exotic trees planted for polycultures shading. The RPS were located in the Fazenda Ararauna (15°18.451'S, 39°09.773'W) and Fazenda Bonfim (14°39.606'S, 39°11.574'W). These two farms are shaded by trees characteristic of primary and secondary forest, such as: jequitibá-rosa (*Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze), sapucaia (*Lecythis pisonis* Cambess. (Lecythidaceae)), *Cecropia* sp. (Urticaceae), *Inga* sp. (Mimosoideae), as well as numerous exotic species such as cajá (*Spondias mombin* L. (Anacardiaceae)), jackfruit (*Artocarpus heterophyllus* Lam. (Moraceae)), and eritrina (*Erythrina* spp. (Fabaceae)). Tree density is roughly 25–30 trees per hectare, and the canopy structure is discontinuous-open and reaches about 20–25 m in height. It has a heterogeneous landscape in terms of crop diversity, featuring next to cocoa plantations a variety of other cultivated plants such as açai (*Euterpe oleracea* Mart (Arecaceae)), pupunha (*Bactris gasipaes* Kunth (Arecaceae)), cupuaçu (*Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.) K. Schum. (Malvaceae)), banana (*Musa* sp. (Musaceae)), guaraná (*Paullinia cupana* Kunth (Sapindaceae)) and *Heliconia* sp. (Heliconiaceae). The CAB were located in the Fazenda Vera Cruz (15°18.327'S, 39°09.358'W) and Fazenda Santa Rita (14°41.889S, 39°11.786'W). Both farms have a cocoa agrosystem that involves retaining part of the primary native forest (trees at a density of 25–30 trees per hectare) for shading the cocoa plantation (Schroth et al., 2011). Examples of species retained are gindiba (*Sloanea obtusifolia* (Moric.) K. Schum. (Elaeocarpaceae)) are sapucaia (*Lecythis pisonis* Cambess. (Lecythidaceae)). The canopy structure is discontinuous to continuous, and reaches about 30–35 m in height. The canopy also features other crop types next to cocoa plantations, such as açai, pupunha, and banana. The MCA, also known as “*derruba total*” or “total clearing”, is located in the Cocoa Farming Research Center (CEPEC/CEPLAC) (45°44.114'S 39°14.011'W). The plants used for shading cocoa consist primarily of exotic tree species of the genus *Erythrina*, mainly *Erythrina fusca* Lour. (Fabaceae). This system has a discontinuous canopy at about 20–25 m height. Tree density for shading is 17.4 trees per hectare. The creation of the MCA system was a recommendation made by CEPLAC, which called in the 1960s (Gramacho et al., 1992).

2.1.1. Epiphyte sampling

We sampled the ant fauna associated with epiphytes by collecting bromeliads from the canopy of shade trees in cocoa agroforestry plantations and native forest canopy. As there is a high epiphyte diversity in the southeastern region of Bahia (Souza et al., 2015), sampling concentrated on bromeliad species in the genera *Hohenbergia* Schult. and Schult. F. and *Aechmea* Ruiz and Pav. (Bromeliaceae, subfamily Bromelioideae). *Hohenbergia*

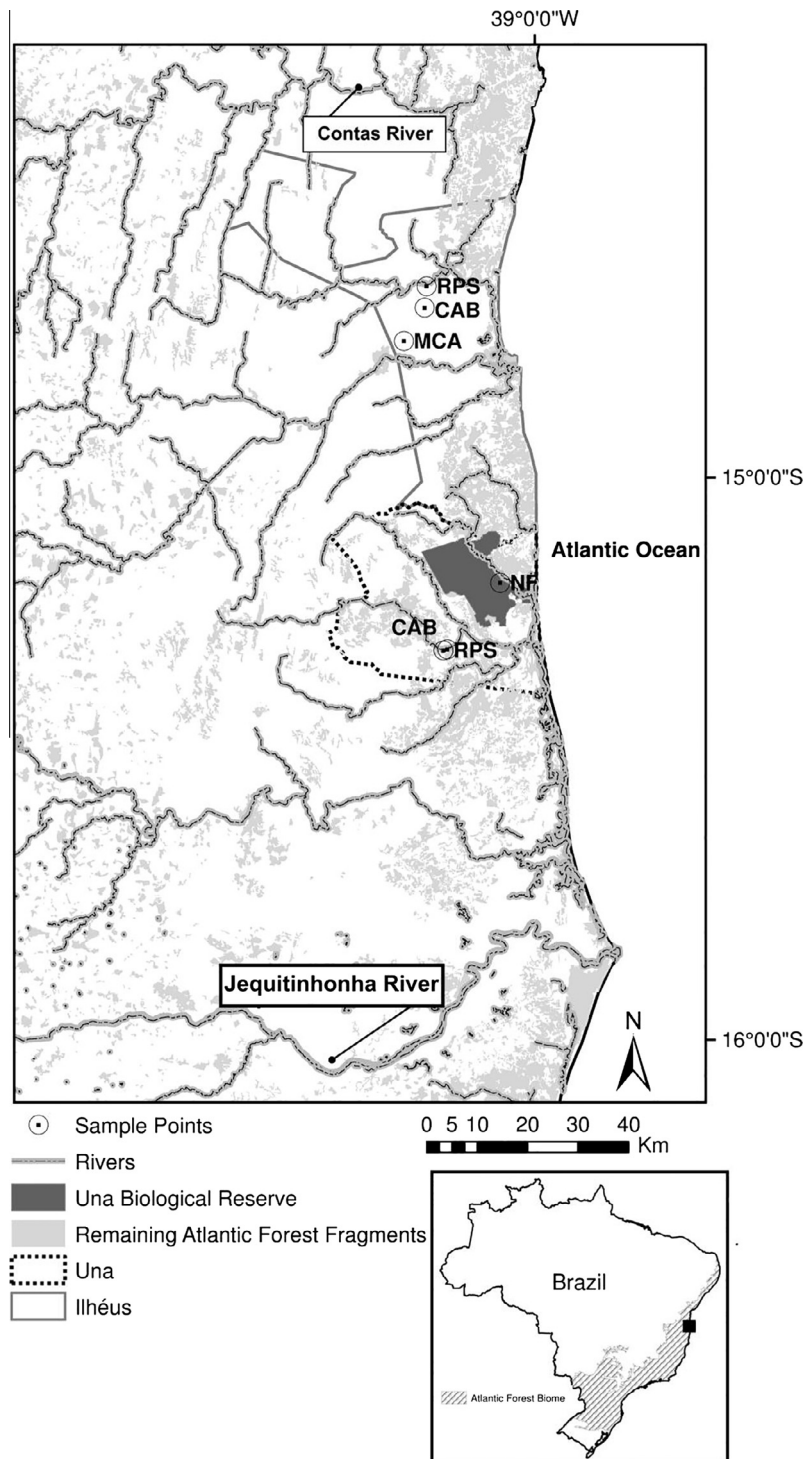


Fig. 1. The cocoa region of southern Bahia, Brazil, delimited by the Contas River (north) and Jequitinhonha River (south), with the distribution of environments studied in the agroforestry cocoa landscape, in Una and Ilhéus municipalities. NF – native forest, CAB – cocoa agroforestry system, RPS – rustic-planted shade system, and MCA – monospecific-shaded agroforestry system.

contains 65 species in total with distribution from Central America to Brazil (Luther, 2012), of which 21 species are endemic to Brazil and occur in Bahia (Martinelli et al., 2008; Ramírez-Morillo et al., 2010). *Aechmea* is the largest genus in the Bromelioideae subfamily, from which at least 50% of the species are found in Brazil (Martinelli et al., 2008).

Certain species in the study were grouped into species complexes because inflorescences were not present at the time of field sampling, so species identification was not possible. These

included: (I) *Aechmea* spp. – including *Aechmea depressa* L.B. Smith, *Aechmea conifera* and *Aechmea blanchetiana* (Baker) L.B.; and (II) *Hohenbergia* spp. – including *Hohenbergia blanchettii* (Baker) E. Morren ex Mez, and three unidentified species in the study area.

2.2. Sample design

Thirty shade trees were arbitrarily chosen, comprising five trees in native forest – NF, ten in the CAB system (five of them being

located at the sample point in Una and the other five in Ilhéus), ten in the RPS (five of them being located at the sample point in Una and the other five in Ilhéus), and five in the MCA (see Fig. 1). Distance between trees was standardized by at least 50 meters. Criteria for tree selection was circumference at breast height (CBH) of at least 130 cm, and with at least six *Hohenbergia* or *Aechmea* bromeliads present in the crown. For the safety of the climber, we only chose host trees (phorophytes) with “healthy” crowns, with no evidences of rot on the branches and trunks. We collected up to six bromeliads from each tree, giving a total of 180 bromeliads. We chose this sample number per tree to optimize crown sampling while minimizing any negative impacts of epiphyte removal on the phorophyte biota.

2.2.1. Epiphyte and associated ant fauna collection

Tree canopies were accessed by climbing using the single rope technique (Perry, 1978). We used “canopy hamper” collectors to collect bromeliads and ants (DaRocha et al., 2015). The canopy hamper was connected to a rope passing through a pulley that was attached to the highest point of the canopy and suspended to one of the main branches of the host tree, where it was positioned just below the epiphytes to be collected. The canopy hamper was used to collect epiphytes, suspended soil, and associated fauna. This type of collector is designed to catch fallen epiphytes after they are cut with a large chisel. Once on the ground, ants on the bromeliads were removed either manually, or using a Winkler trap (Bestelmeyer et al., 2000) which is suitable for sampling the mesofauna community in suspended soil (see DaRocha et al., 2015).

Collected biological material was preserved in the field with 70% alcohol and afterwards taken to the CEPEC Myrmecology Laboratory. Ants were identified to species level and deposited in the entomological collection (CPDC) under the following numbers: #5584 (Una REBIO), #5585 (Fazenda Ararauna), #5586 (Fazenda Vera Cruz), #5587 (CEPEC), #5588 (Fazenda Bonfim) and #5589 (Fazenda Santa Rita). Some botanical specimens, such as tree samples and bromeliads that were not identified on the field, were taken to the CEPEC Herbarium for identification.

2.3. Statistical analyses and network topology

Species accumulation curves were constructed to compare species richness between areas and to verify the degree of sampling sufficiency in each environment. The number of species was plotted as a function of the number of bromeliads, with 10,000 randomizations performed to generate a confidence interval. A non-parametric estimator (Jackknife 1) was used to estimate the total species richness per environment.

We used generalized linear models (GLMs) to test whether ant diversity differed at different spatial scales in the study systems. Specifically, we tested whether bromeliad α diversity, bromeliad/tree β diversity, and tree γ diversity differed between native forest and AFSs (Crawley, 2013). We verified suitability of error distribution for all models when necessary (Crawley, 2013). Contrast analysis was used to amalgamate forest classes with AFSs that did not significantly differ from each other ($p > 0.05$) (Crawley, 2013). β -diversity (i.e., heterogeneity) was calculated using Whittaker's formula (1972): $\beta = [\gamma \text{ tree} / \alpha \text{ bromeliad}]$, where gamma diversity (γ tree) is the total ant species richness in a tree crown, and alpha diversity (α) is the average ant richness in a tree crown. Using this approach, β -diversity values are independent of α diversity of values, which is vital in studies where β is calculated from the species counts (Baselga and Orme, 2012), and is a better approach for comparing β values among locations with different α values (Chao et al., 2012).

To describe ant–bromeliad interactions, we built an adjacency matrix A , or interaction network, for each environment, where $a_{ij} = 1$ if an interaction existed between a bromeliad individual (j) and an ant species (i), and $a_{ij} = 0$ if it does not. We then calculated metrics to describe the structure of these interactions in terms of connectance (proportion of interactions taking place relative to the total number of possible interactions in the network), links per species (average number of interactions per species), and network specializations. We used the specialization index (H_2), which ranges from 0 to 1 to indicate extreme generalization to extreme specialization, to evaluate the network specialization (Blüthgen et al., 2006). Analyses were done in R (R Core Team, 2015) using the “bipartite” package (Dormann et al., 2009). We then performed a second approach that involves the search for non-random patterns of ant–bromeliad interactions commonly found in ecological networks. Specifically, we initially evaluated if selective ant species would visit only a subset of individual or species of bromeliads visited by the generalist ant species (i.e., nested pattern of ant–bromeliad interactions). For this, we estimated nestedness using the *NODF-metric* (Almeida-Neto et al., 2008) in the software ANINHADO version 3.0 (Guimarães-Jr and Guimarães, 2006). *NODF* values range from 0 (non-nested) to 100 (perfectly nested). Moreover, we also tested whether within each ant–bromeliad network there were groups of ant species strongly associated with a particular set of bromeliads, as expected in modular networks. For this case, we used the modularity index (M) based on Simulated Annealing (SA) (Guimerà et al., 2004) using the software MODULAR (Marquitti et al., 2014). This index ranges from 0, no subgroups, to 1, totally separated subgroups. We generated random networks to test the significance of modularity and nestedness according to the Null Model II (CE), where the probability of occurrence of an interaction is proportional to the number of interactions of species within the observed network (Bascompte et al., 2003).

3. Results

We sampled a total of 15 phorophyte species across 11 families, including four species in the native forest, six species in the CAB, seven in the RPS, and *Erythrina fusca* in the MCA. Lecythidaceae was the most abundant family, with three tree species: *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze, *Lecythis lurida* (Miers) S.A. Mori and *Lecythis pisonis* (Cambess.). The collected epiphytes included 12 bromeliad species equally distributed among the included genera, consisting of six *Aechmea* species, and six *Hohenbergia* species. *Hohenbergia* was the most abundant genus, representing 73.9% of all samples ($n = 133$), while the remainder were from *Aechmea* (26.1%, $n = 47$) (Table 1).

We collected a total of 103 ant species distributed among seven subfamilies and 34 genera. The subfamily Myrmicinae had the highest species richness (46 species, 44.6%), followed by Ponerinae (19 species, 18.5%), Formicinae (17 species, 16.5%), Dolichoderinae and Pseudomyrmecinae (eight species each; 7%), and finally Amblyoponinae and Ectatomminae (two and three species respectively; 2% and 3%) (see Supplementary Material Appendix 1, Table A1). Thirty-one percent of the sampled ants were typical hypogean species (see Supplementary material Appendix 1 Table A1). Among all sampled genera, *Camponotus* had the greatest number of species (13.6% of total). Among collection sites, native forest had the lowest ant species richness, with 29 species and only 5 unique; of these species 83% were also sampled in AFSs. We sampled 56 species in the MCA (14 exclusive), and 61 species in the CAB and RPS systems (with 12 and 14 exclusive species, respectively).

The species accumulation curves no tended to stabilize (Fig. 2). According to the Jackknife 1 estimator, the sampling sufficiency

Table 1

Numbers of individuals of the bromeliad species collected in the canopy in the four environments: NF – Native Forest; CAB – Cocoa Cabruca System; RPS – Rustic-Planted Shade System; MCA – Monospecific-shaded Cocoa Agroforestry System. Also shown is geographic distribution: Endemics of southern Bahia and Espírito Santo, Brazil.

Genus Species	Environments				Geographic distribution
	NF	CAB	RPS	MCA	
Aechmea Ruiz & Pav.					
<i>Aechmea blanchetiana</i> (Baker) L.B. Smith		3			Endemic
<i>Aechmea conifera</i> (L.B. Smith)	6				Endemic
<i>Aechmea depressa</i> (L.B. Smith)	3	2			Endemic
<i>Aechmea</i> sp. 2		9			Unknown
<i>Aechmea</i> sp. 3	18				Unknown
<i>Aechmea</i> spp.			6		Unknown
Hohenbergia Schult. F.					
<i>Hohenbergia blanchetii</i> (Baker) E. Morren ex Mez		32	31	23	Endemic
<i>Hohenbergia brachycephala</i> (L.B. Smith)			1	1	Endemic
<i>Hohenbergia</i> sp. 1		8			Unknown
<i>Hohenbergia</i> sp. 2		4			Unknown
<i>Hohenbergia</i> sp. 3	3				Unknown
<i>Hohenbergia</i> spp.		2	22	6	Unknown
<i>Aechmea</i> individuals: 47	27	14	6		
<i>Hohenbergia</i> individuals: 133	3	46	54	30	

was 62.5% in native forest (observed richness: 29; estimated richness: 46.4), 71.3% in CAB (observed richness: 61; estimated richness: 85.6), 72.1% in RPS (observed richness: 61; estimated richness: 84.6), and 74.3% in MCA (observed richness: 56; estimated richness: 75.3).

When comparing the components of beta diversity among the different systems studied, we found that ant diversity varies with spatial scale. We found higher diversity in the MCA environment compared to the others; at a small scale, the average ant richness per bromeliad (α) was higher, and at a larger scale, ant richness per tree (γ tree) was also higher ($p < 0.001$; Table 2, Fig. 3A and C). We found no significant differences between habitats in bromeliad β -diversity in a tree, ($p = 0.2$; Table 2, Fig. 3B). The patterns of diversity found for the native forest were similar to the CAB and RPS at all spatial scales.

We found an intermediate level of ant–bromeliad network specializations in all environments (H_2 Mean \pm S.D. = 0.59 ± 0.08), and low connectivity values in networks (Table 3). Specialization was

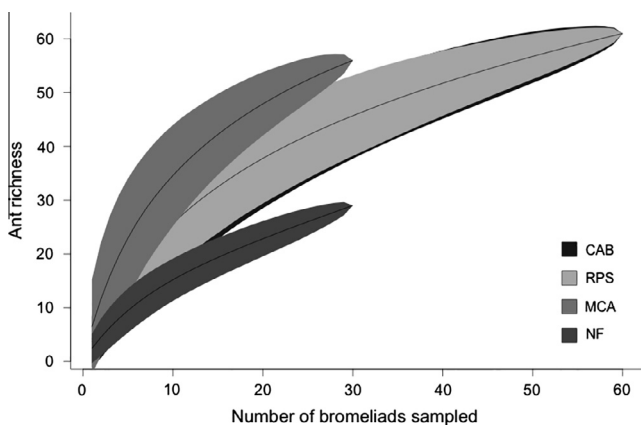


Fig. 2. Species accumulation curves of ant species richness based on the number of bromeliads sampled in CAB – Cocoa Cabruca System, RPS – Rustic-Planted Shade System, MCA – Monospecific-Shaded Cocoa Agroforestry System and NF – Native Forest in southeastern state of Bahia, Brazil. The shaded area represents the confidence intervals of 95% based on 10,000 randomizations.

Table 2

Results of deviance of the minimal model linking structural components (alfa, beta and gamma: response variables) of ant community to the explanatory variables in the native Forest and three cocoa growing system.

Response variables	Explanatory variable	Error distribution	df	Deviance/F	P
Ant richness/bromeliads (α)	Environments	Gaussian	3	44.26	0.001
β Diversity	Environments	Gaussian	3	3.56	0.21
Ant richness/tree (γ)	Environments	Quasi-Poisson	3	32.18	0.0001

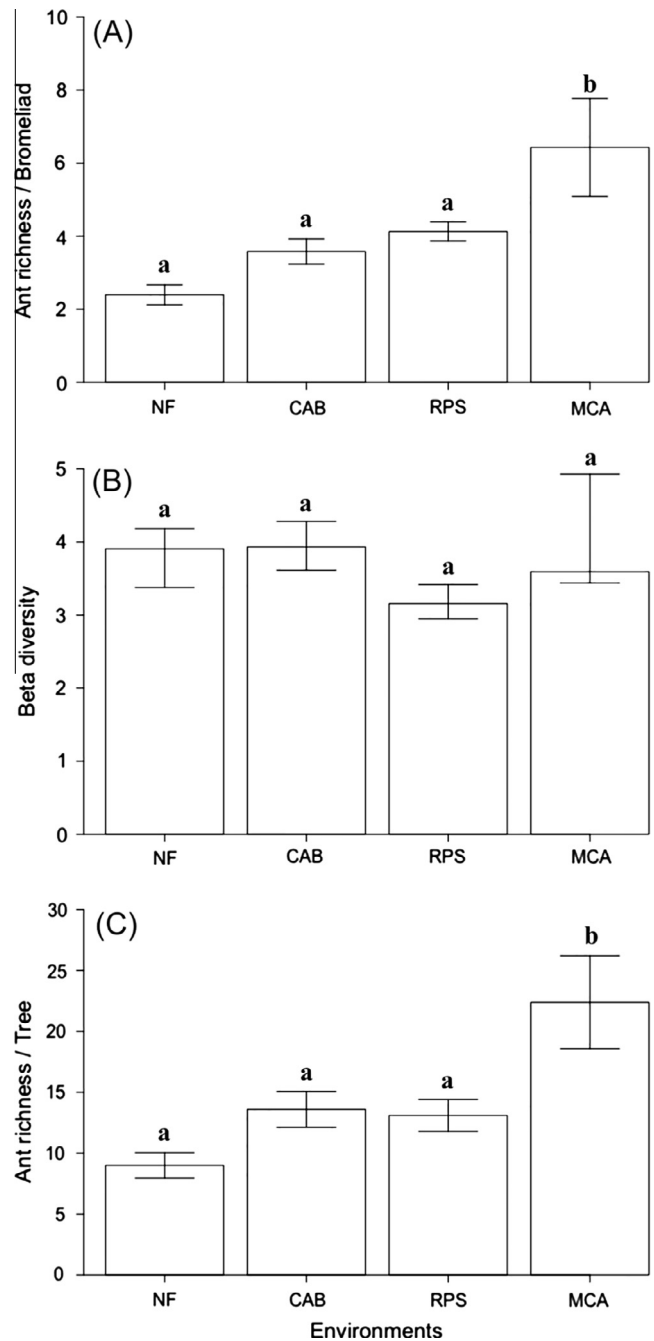


Fig. 3. Average ant richness (α) per bromeliad (A), β diversity of ants between bromeliads (B) and ant richness per tree crown (γ) (C) observed for the four environments (NF – Native Forest, CAB - Cocoa Cabruca System, RPS – Rustic-Planted Shade System and MCA – Monospecific-Shaded Cocoa Agroforestry System). Different letters above the columns represent statistically different means ($p < 0.05$).

highest in native forest ($H_2 = 0.69$), with a gradual decrease along a reducing gradient of environmental complexity (H_2 was lowest in the MCA with a value of 0.49). With respect to non-random patterns of ant–bromeliad interactions, we found a significantly nested structure only for AFS networks ($NODF$ values ranging from 11.74 to 23.22, all p -values < 0.05) (Fig. 4, and see Supplementary Material – Appendix 2). This nested pattern was not found for native forest ($NODF = 11.33$; $p = 0.64$). Further, no ant–bromeliad network was significantly modular when compared to neutral patterns from the null model (M values ranging from 0.388 to 0.587; all p -values > 0.05).

4. Discussion

Epiphytic bromeliads contribute to maintaining the canopy ant diversity in agroforestry systems in a manner similar to that found in native forest. However, the structure of ant–bromeliad interactions differs between these habitat types, where the native forest environment presents greater specialization than agroforestry environments. This strongly suggests that bromeliads are especially important for maintaining ant community structure regardless of the presence or variety of phorophytes. Epiphytic bromeliads were present in areas with greater structural complexity (i.e., forest, CAB and RPS as well as structurally simpler areas MCAs), indicating bottom-up effects upon associated ant communities. Epiphytes provide nesting cavities and food resources for several taxonomic groups that inhabit them or occur around them (Armbruster et al., 2002; Paoletti et al., 1991), and were recently found to maintain high ant diversity in trees (DaRocha et al., 2015). A similar pattern was found in another study in Panama, in which arboreal ant species richness was significantly higher on *Annona glabra* L. (Annonaceae) if epiphytes were present (Yanoviak et al., 2011).

In most cases cocoa agroforestry systems maintain a high tree richness while the tree density results in a high arthropod diversity (Novais et al., in press, 2016; Sperber et al., 2004). Simplification of the vegetation structure also had a negative effect on the diversity of insects, while a similar insect community structure is expected between native forests and agroforestry cocoa systems shaded by native trees (Novais et al., in press). However, here the MCA had the greatest diversity of ants in bromeliads and trees, a result that differs from other studies demonstrating higher animal diversity associated with environments that have higher tree diversity and density (Arnan et al., 2011; Lassau and Hochuli, 2004; Ribas et al., 2003; Stein et al., 2014). Phorophyte architecture (i.e., size (Sáyago et al., 2013)) allows establishment and wide distribution of many species of bromeliad and bromeliad-associated ants (DaRocha et al., 2015). Consequently, despite this environment having a greater degree of homogeneity compared to the other

study sites, the architectural complexity of *Erythrina* provides conditions that are extremely favorable for colonization by bromeliads (WDR, personal observation). Hence, the structural characteristics of *Erythrina*, such as the crown size, allow them to carry a higher density of large bromeliads, which probably increases the microhabitat heterogeneity within the crown. This greater heterogeneity allows harboring a greater diversity of associated ants. So apparently tree characteristics are more important in determining the interactions between canopy ants and bromeliads that the structure of surrounding habitats, and the diversity of ants associated with canopy bromeliads is not influenced by tree density and richness.

We found that ant species heterogeneity (β -diversity) in *Hohenbergia* and *Aechmea* did not differ among the crop systems studied. Similarity in compositional variation of bromeliad-associated ants may thus be due to the large number of ant species that a single crown can support (DaRocha et al., 2015). This findings highlights the importance of agroforestry for maintenance of epiphytes (Moorhead et al., 2010), which act as keystone assemblages for the maintenance of ant communities and services (Gras et al., 2016).

Many ants maintain a facultative association with bromeliads (Blüthgen et al., 2000; Dejean et al., 1995; Talaga et al., 2015), with the ants living in the shelters (generally the base of dried leaves or around the roots) provided by the bromeliads. Therefore, bromeliad microhabitats offer physical conditions of nesting as well as opportunities for foraging for a range of species of ants inhabiting the canopy, i.e. large species such as *Camponotus caryocarpus*, *Neoponera villosa*, *Anochetus hohenbergiae*, *Odontomachus haematodus* and *Gnamptogenys concinna*. In addition to physical aspects, tank bromeliads are also attractive to potential preys (essentially small arthropods). However, when dealing with bromeliad–ant interactions, we found low connectance and high specialization values in both native forest and all studied AFSs. However, we found ants have non-random interactions with bromeliads only in AFSs, as the interaction networks were highly nested in this environment. In other words, those ant species that visiting few bromeliads are a subset of species that interact more generally with bromeliads. On the other hand, we did not observe nested interaction patterns in native forest where the ant–bromeliad interactions were more exclusive. According to Blüthgen (2010), the nested pattern describes the organization of niche breadth of an interactive community, in which more nested networks tend to have the highest niche overlap (i.e., high functional redundancy). Thus, the lack of a nested pattern of interactions in native forest is possibly due to a vertical partitioning of epiphyte species and epiphyte-dwelling ants, which creates a small scale mosaic specialized in terms of interactions (Ribeiro et al., 2013). This partitioning does not occur in cocoa agroforestry environments, which only keep a single stratum made by the tree crowns.

We observed that *O. haematodus* (Linnaeus, 1758) was the ant species that interacted most frequently with bromeliads in all environments. This ant is a generalist predator that is able to live in a range of habitats, both on trees and on the ground (Brown, 1976). This ability to interact with bromeliads is due to characteristics of our studied bromeliads, including the rosette structure, with dried leaves at its periphery offering adequate cavities for establishment of large species such as *O. haematodus*. Furthermore, *Hohenbergia* and *Aechmea* provide a microhabitat with accumulation of decomposing organic matter and suspended soil, favoring colonization by various organisms including a range of potential prey species (Armbruster et al., 2002; DaRocha et al., 2015; Paoletti et al., 1991). In addition to ensuring permanent access to water (a limiting factor for animals living in canopy), such characteristics provide an active “trap” to the benefit of host ants. Thus association between the *Aechmea* epiphytic bromeliads with *O.*

Table 3

Descriptors of ecological networks for the study of ant–bromeliad interactions in the canopy in the following environments: Forest (NF), Cocoa Cabruca System (CAB), Rustic-Planted Shade System (RPS) and Monospecific-Shaded Cocoa Agroforestry System (MCA).

Network descriptor	Environments			
	NF	CAB	RPS	MCA
Nestedness ($NODF$)	11.33	11.74*	14.18*	23.22*
Modularity (M)	0.58	0.50	0.49	0.38
Connectance	0.09	0.06	0.07	0.13
Network specialization (H_2)	0.69	0.60	0.59	0.49
Links per species	1.28	1.88	2.10	2.35
No. of bromeliads	27	53	57	26
Ant richness	29	61	61	56

* Represents P values < 0.001.

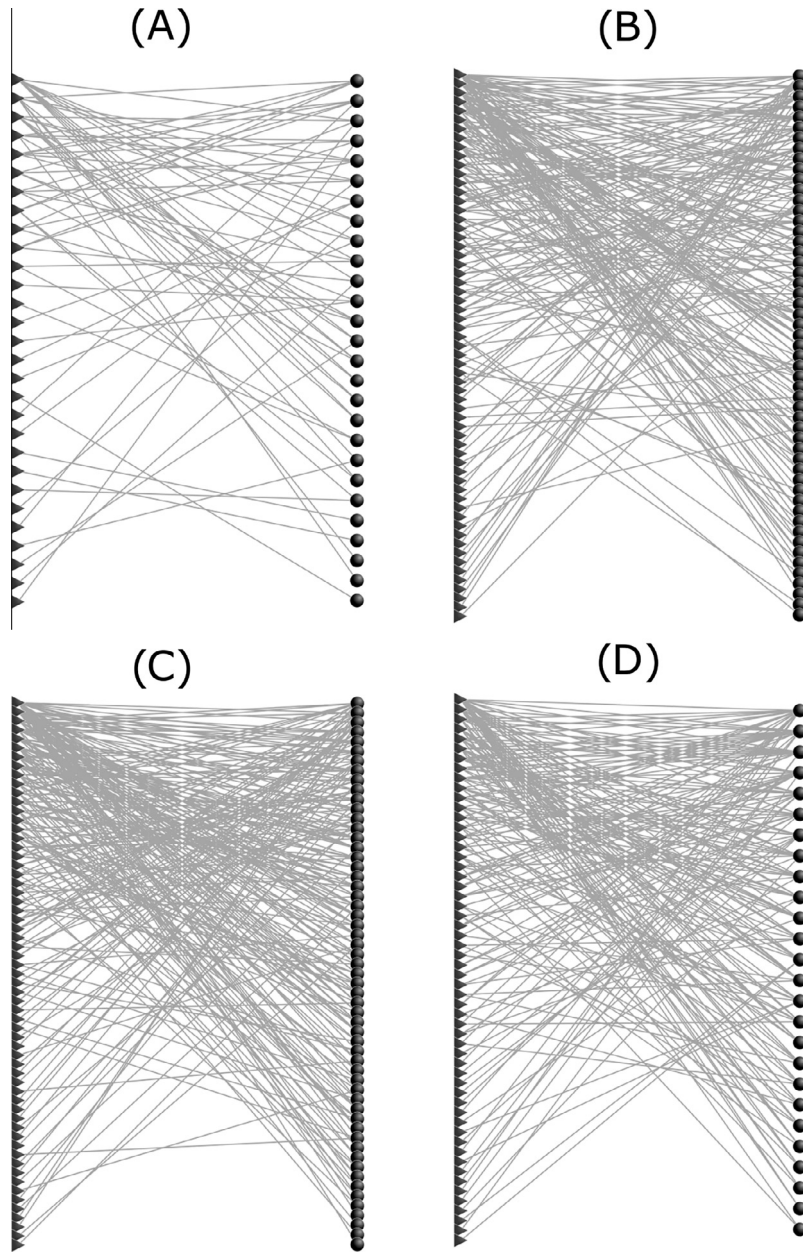


Fig. 4. Interaction networks involving ant–bromeliad associations in native forest (A), Cocoa Cabruca System (B), Rustic-Planted Shade System (C) and Monospecific-Shaded Cocoa Agroforestry System (D). Each triangle (left) and circle (right) presents an ant species and individuals of bromeliads, respectively. Lines represent ant–bromeliad associations. Species and individuals are arranged according to their number of interactions. Please see Supplementary Material – Appendix 2 to see the position of ants and individuals of bromeliads within networks.

haematodus results in a bottom-up positive effect on ants due to the large amount of associated organic matter. The presence of *O. haematodus* nests also directly negatively affect top predators by decreasing available space in bromeliads (Talaga et al., 2015).

In this study, we also report for the first time the presence of a few typical ground-dwelling species in the canopy, including *Prionopelta punctulata* Forel, 1909 and *Prionopelta* sp. 2, both found at about 20 m height between bromeliad leaves and among the cavities formed by the associated organic matter. These ant species are probably highly specialized predators, as they are cryptobiotic, living in moist habitats and having several morphological adaptations linked to this type of habitat (e.g., tiny eyes with few ommatidia and a toothed clypeus) (Brandão et al., 2009). Canopy bromeliads frequently offer a convergent microhabitats with that the leaf litter on the ground. The aggregation of suspended soil, leaves and roots

(Nadkarni et al., 2004), and small branches inside the rosette provide favorable conditions for species that normally inhabit leaf litter. Newly fertilized founder (ant) females are also attracted to these bromeliads for use as nesting sites.

5. Conclusions

In summary and according to our findings, we found that maintaining shaded cocoa plantations in agroforestry systems in southeast Bahia is an interesting strategy for the conservation of canopy-associated ant communities, since it enables the establishment of bromeliads of the *Hohenbergia* and *Aechmea* genera and maintains the ant diversity at different spatial scales. We especially consider erythrin as “friendly to biodiversity” in agroforestry systems because this tree enables the maintaining of a rich diversity

of ant–bromeliad interactions, hence we suggest the conservation of this exotic tree in shaded cocoa plantations in agroforestry systems. Maintaining ant community structure originally living in tropical forest canopies is critical for the wildlife found in agroforests, as well as for the maintenance of ecological services and functions.

Acknowledgements

The authors acknowledge important suggestions of two anonymous reviewers for helpful comments on a previous version of the manuscript, and Gabriela Duarte for her help in making the map of our study area. We thank Jose Lima and Talita Fontoura (UESC) for help with identifying trees and bromeliads. We also thank Leonardo Oliveira, Bila, and the field staff, with a special thank you to our collaborators Julia, Luca, Tomas, Beatrix, and Marc. We could not have done this study without the help and support of the intern students and technicians from the Myrmecology Laboratory. We thank the owners of the Ararauna, Vera Cruz, Santa Rita, and Bonfim farms, and the Una Biological Reserve for their support in developing this study. This study was supported by the Ph.D. program in Ecology, Conservation and Wild Life Management at UFMG, the Zoology M.S. program at UESC, the Cocoa Research Center (CEPEC), and the Myrmecology Laboratory (CPDC). WDR was supported by CNPq scholarships (processes 134349/2008-3 and 141751/2012-6) and funding from FAPESB (DTE0036/2013). FSN and JHCD were supported by research grants from CNPq.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.011>.

References

- Almeida-Neto, M., Guimarães, P.R., Guimarães Jr., P.R., Loyola, R.D., Ulrich, W., 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117, 1227–1239.
- Armbruster, P., Hutchinson, R.A., Cotgrave, P., 2002. Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. *Oikos* 96, 225–234.
- Arnan, X., Bosch, J., Comas, L., Gracia, M., Retana, J., 2011. Habitat determinants of abundance, structure and composition of flying Hymenoptera communities in mountain old-growth forests. *Insect Conserv. Divers.* 4, 200–211. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00123.x>.
- Bascompte, J., Jordano, P., Meliá, C.J., 2003. The nested assembly of plant – animal mutualistic networks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 9383–9387.
- Bascompte, J., Jordano, P., Olesen, J.M., 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312, 431–433. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1123412>.
- Baselga, A., Orme, C.D.L., 2012. Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol. Evol.* 3, 808–812. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>.
- Bastolla, U., Fortuna, M.A., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B., Bascompte, J., 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458, 1018–1020. <http://dx.doi.org/10.1038/nature07950>.
- Benzing, D.H., 1995. Vascular epiphytes. In: Lowman, M.D., Nadkarni, N.M. (Eds.), *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego, California, pp. 225–254.
- Bestelmeyer, B.T., Agosti, D., Alonso, L.E., Brandão, C.R.F., Brown Jr., W.L., Delabie, J.H.C., Silvestre, R., 2000. Field techniques for the study of ground-living ants: an overview, description, and evaluation. In: Agosti, D., Majer, J.D., Tennant, L.A., Schultz, T.R. (Eds.), *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington DC, pp. 122–144.
- Bhagwat, S.A., Willis, K., Birks, H., Whittaker, R., 2008. Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 23, 261–267.
- Blüthgen, N., 2010. Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. *Basic Appl. Ecol.* 11, 185–195. <http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2010.01.001>.
- Blüthgen, N., Verhaagh, M., Goitía, W., Jaffé, K., Morawetz, W., Barhloft, W., 2000. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia* 125, 229–240. <http://dx.doi.org/10.1007/s004420000449>.
- Blüthgen, N., Menzel, F., Blüthgen, N., 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol.* 6, 12–18. <http://dx.doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>.
- Brandão, C.R.F., Silva, R.R., Delabie, J.H.C., 2009. Formigas (Hymenoptera). In: Panizzi, A.R., Parra, J.R.P. (Eds.), *Bioecologia E Nutrição de Insetos: Base Para O Manejo Integrado de Pragas*. Empresa Tecnológica, Brasília, pp. 1–56.
- Brown, W.L.J., 1976. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, subtribal characters. *Genus Odontomachus. Stud. Entomol.* 19, 67–171.
- Campos, R.I., Vasconcelos, H.L., Ribeiro, S.P., Neves, F.S., Soares, J.P., 2006. Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. *Ecography* 29, 442–450. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04520.x>.
- Chao, A., Chiu, C.-H., Hsieh, T.C., 2012. Proposing a resolution to debates on diversity partitioning. *Ecology* 93, 2037–2051.
- Crawley, M.J., 2013. *The R book*. John Wiley & Sons Ltd, London, UK.
- Cruz-Angón, A., Greenberg, R., 2005. Are epiphytes important for birds in coffee plantations? An experimental assessment. *J. Appl. Ecol.* 42, 150–159. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2004.00983.x>.
- DaRocha, W.D., Ribeiro, S.P., Neves, F.S., Fernandes, G.W., Leponce, M., Delabie, J.H.C., 2015. How does bromeliad distribution structure the arboreal ant assemblage (Hymenoptera: Formicidae) on a single tree in a Brazilian Atlantic forest agroecosystem? *Myrmecol. News* 21, 83–92.
- Dáttilo, W., Díaz-Castelazo, C., Rico-Gray, V., 2014. Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant–plant networks. *Biol. J. Linn. Soc.* 113, 405–414. <http://dx.doi.org/10.1111/bj.12350>.
- Dáttilo, W., Dyer, L., 2014. Canopy openness enhances diversity of ant–plant interactions in the Brazilian Amazon rainforest. *Biotropica* 46, 712–719. <http://dx.doi.org/10.1111/btp.12157>.
- Davidson, D.W., Cook, S.C., Snelling, R.R., Chua, T.H., 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300, 969–972.
- Dejean, A., Olmstead, I., Sneelling, R.R., 1995. Tree-Epiphyte-Ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica* 27, 57–70.
- Dormann, C.F., Fründ, J., Blüthgen, N., Gruber, B., 2009. Indices, graphs and null models. *Anal. Bipartite Ecol. Networks*, 7–24.
- Falcão, J.C.F., Dáttilo, W., Izzo, T.J., 2015. Efficiency of different planted forests in recovering biodiversity and ecological interactions in Brazilian Amazon. *For. Ecol. Manage.* 339, 105–111.
- Gentry, A.H., Dodson, C.H., 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Ann. MO. Bot. Gard.* 74, 205–233.
- Gibson, R.H., Knott, B., Eberlein, T., Memmott, J., 2011. Sampling method influences the structure of plant–pollinator networks. *Oikos* 120, 822–831. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18927.x>.
- Gouvêa, J.B.S., Silva, L.A.M., Hori, M., 1976. *Fitogeografia*. In: *Diagnóstico Socioeconômico Da Região Cacaueira*. CEPLAC/IICA, Ilhéus, pp. 1–7.
- Gramacho, I.C.P., Magno, A.E.S., Mandarino, E.P., Matos, A., 1992. *Cultivo e beneficiamento do cacau na Bahia*. CEPLAC, Ilhéus.
- Gras, P., Tscharnkte, T., Maas, B., Tjoa, A., Hafsah, A., Clough, Y., 2016. How ants, birds and bats affect crop yield along shade gradients in tropical cacao agroforestry. *J. Appl. Ecol.* <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2664.12625>.
- Guimarães Jr., P.R., Guimarães, P.R., 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environ. Model. Softw.* 21, 1512–1513.
- Guimerà, R., Sales-Pardo, M., Amaral, L.A.N., 2004. Modularity from fluctuations in random graphs and complex networks. *Phys. Rev. E* 70, 025101.
- Hietz, P., 2005. Conservation of vascular epiphyte diversity in Mexican coffee plantations. *Conserv. Biol.* 19, 391–399.
- Hunt, J.H., 2003. Cryptic herbivores of the rainforest canopy. *Science* 300, 916–917.
- Hylander, K., Nemonissa, S., 2008. Home garden coffee as a repository of epiphyte biodiversity in Ethiopia. *Front. Ecol. Environ.* 6, 524–528. <http://dx.doi.org/10.1890/080001>.
- Karp, D.S., Rominger, A.J., Zook, J., Ranganathan, J., Ehrlich, P.R., Daily, G.C., 2012. Intensive agriculture erodes beta-diversity at large scales. *Ecol. Lett.* 15, 963–970.
- Lassau, S.A., Hochuli, D.F., 2004. Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography* 27, 157–164.
- Luther, H.E., 2012. *An Alphabetical List of Bromeliad Binomials*, 13th ed. Marie Selby Botanical Gardens & the Bromeliad Society International, Sarasota, Florida.
- Marquitti, F.M.D., Guimarães, P.R., Pires, M.M., Bittencourt, L.F., 2014. MODULAR: software for the autonomous computation of modularity in large network sets. *Ecography* 37, 221–224.
- Martinelli, G., Vieira, C.M., Gonzalez, M., Leitman, P., Piratinga, A., Costa, A., Forzza, R.C., 2008. Bromeliaceae da Mata Atlântica: lista de espécies, distribuição e conservação. *Rodriguésia* 59, 209–258.
- Mello, M.A.R., Marquitti, F.M.D., Guimarães, P.R., Kalko, E.K.V., Jordano, P., de Aguiar, A.M., 2011. The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia* 167, 131–140. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-011-1984-2>.
- Moffett, M.W., 2013. Comparative canopy biology and the structure of ecosystems. In: Lowman, M.D., Devy, S., Ganesh, T. (Eds.), *Treetops at Risk: Challenge of Global Canopy*. Springer, New York, NY.
- Moorhead, L.C., Philpott, S.M., Bichier, P., 2010. Epiphyte biodiversity in the coffee agricultural matrix: canopy stratification and distance from forest fragments. *Conserv. Biol.* 24, 737–746. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01430.x>.

- Mori, S.A., 1989. Eastern extra-amazonian Brasil. In: Campbell, D.G., Hammond, H.D. (Eds.), Floristic Inventory of Tropical Countries: The Status of Plant Systematics, Collections, and Vegetation, plus Recommendations for the Future. The New York Botanical Garden, New York, pp. 427–455.
- Myers, N., Mittermeier, R.E., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspot for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- Nadkarni, N.M., Schafer, D., Matelson, T.J., Solano, R., 2004. Biomass and nutrient pools of canopy and terrestrial components in a primary and a secondary montane cloud forest, Costa Rica. *For. Ecol. Manage.* 198, 223–236. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2004.04.011>.
- Neves, F.S., Sperber, C.F., Campos, R.I., Soares, J.P., Ribeiro, S.P., 2013. Contrasting effects of sampling scale on insect herbivores distribution in response to canopy structure. *Rev. Biol. Trop.* 61, 125–137.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverrii-Londoño, S., Edgar, M.J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M.L.K., Alhusseini, T., Ingram, D.J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Correia, D.L.P., Martin, C.D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H.R.P., Purves, D.W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S.L., Weiher, E., White, H.J., Ewers, R.M., Mace, G. M., Scharlemann, J.P.W., Purvis, A., 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* 520, 45–50. <http://dx.doi.org/10.1038/nature14324>.
- Nieder, J., Prospero, J., Michaloud, G., 2001. Epiphytes and their contribution to canopy diversity. *Plant Ecol.* 153, 51–63.
- Novais, S.M.A., Macedo-Reis, L.E., DaRocha, W.D., Neves, F.S., 2016. Contrasting effects of habitat management on different feeding guilds of herbivorous insects in cacao agroforestry systems. *Rev. Biol. Trop.* (in press)
- Novais, S.M.A., Macedo-Reis, L.E., Neves, F.S., 2016. Predatory beetles in cacao agroforestry systems in Brazilian Atlantic Forest: a test of the natural enemy hypothesis. *Agrofor. Syst.* 1–9. <http://dx.doi.org/10.1007/s10457-016-9917-z>.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Elberling, H., Jordano, P., 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology* 89, 1573–1582.
- Paoletti, M.G., Taylor, R.A.J., Stinner, B.R., Stinner, D.H., Benzinger, D.H., 1991. Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a Venezuelan cloud forest. *J. Trop. Ecol.* 7, 373–383.
- Perry, D.R., 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10, 155–157. <http://dx.doi.org/10.2307/2388019>.
- Ramírez-Morillo, I.M., Carnevali, G., Cetzal-ix, W., 2010. *Hohenbergia mesoamericana* (Bromeliaceae), first record of the genus for Mesoamerica. *Rev. Mex. Biodivers.* 81, 21–26.
- R Core Team, 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Ribas, C.R., Schoederer, J.H., Pic, M., Soares, S.M., 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral. Ecol.* 28, 305–314. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1442-9993.2003.01290.x>.
- Ribeiro, S.P., Espírito Santo, N.B., Delabie, J.H.C., Majer, J.D., 2013. Competition, resources and the ant (Hymenoptera: Formicidae) mosaic: a comparison of upper and lower canopy. *Myrmecol. News* 18, 113–120.
- Rice, R.A., Greenberg, R., 2000. Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio* 29, 167–173.
- Rodgers, D.J., Kitching, R.L., 2011. Rainforest Collembola (Hexapoda: Collembola) and the insularity of epiphyte microhabitats. *Insect Conserv. Divers.* 4, 99–106. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00104.x>.
- Ruf, F., Schroth, G., 2004. Chocolate forests and monocultures – an historical review of cocoa growing and its conflicting role in tropical deforestation and forest conservation. In: Schroth, G., da Fonseca, G.A.B., Harvey, C.A., Gascon, C., Vasconcelos, H.L., Izac, A.-M.N. (Eds.), *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Island Press, Washington, DC, pp. 107–134.
- Saldarriaga, J.G., Uhl, C., 1991. Recovery of forest vegetation following slash-and-burn agriculture in the upper Rio Negro. In: Gomez-Pompa, A., Whitmore, T.C., Hadley, M. (Eds.), *Tropical Rain Forest: Regeneration and Management*. Blackwell, New York, pp. 303–312.
- Santos, G.M.M., Dáttilo, W., Presley, S.J., 2014. The seasonal dynamic of ant–flower networks in a semi-arid tropical environment. *Ecol. Entomol.* 39, 674–683. <http://dx.doi.org/10.1111/een.12138>.
- Sáyago, R., Lopezaraiza-Mikel, M., Quesada, M., Álvarez-Anórve, M.Y., Cascante-Marín, A., Bastida, J.M., 2013. Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte–phorophyte network. *Proc. R. Soc. Biol. Sci. B* 280, 20122821. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.2821>.
- Schroth, G., Faria, D., Araujo, M., Bede, L., Van Bael, S.A., Cassano, C.R., Oliveira, L.C., Delabie, J.H.C., 2011. Conservation in tropical landscape mosaics: the case of the cacao landscape of southern Bahia, Brazil. *Biodivers. Conserv.* 20, 1635–1654. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-011-0052-x>.
- Schroth, G., Garcia, E., Griscom, B.W., Teixeira, W.G., Barros, L.P., 2015. Commodity production as restoration driver in the Brazilian Amazon? Pasture re-agroforestation with cocoa (Theobroma cacao) in southern Pará. *Sustain. Sci.* <http://dx.doi.org/10.1007/s11625-015-0330-8>.
- Schroth, G., Harvey, C.A., Vincent, G., 2004. Complex agroforests: their structure, diversity, and potential role in landscape conservation. In: Schroth, G., da Fonseca, G.A.B., Harvey, C.A., Gascon, C., Vasconcelos, H.L., Izac, A.-M.N. (Eds.), *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Island Press, Washington, DC, pp. 227–260.
- Solar, R.R.de C., Barlow, J., Ferreira, J., Berenguer, E., Lees, A.C., Thomson, J.R., Louzada, J., Maués, M., Moura, N.G., Oliveira, V.H.F., Chaul, J.C.M., Shoederer, J.H., Vieira, I.C.G., Nally, R.M., Gardner, T.A., 2015. How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecol. Lett.* 18, 1108–1118. <http://dx.doi.org/10.1111/ele.12494>.
- Souza, V.F., Bomfim, J.A., Fontoura, T., Cazetta, E., 2015. Richness and abundance of *Aechmea* and *Hohenbergia* (Bromeliaceae) in forest fragments and shade cocoa plantations in two contrasting landscapes in southern Bahia, Brazil. *Trop. Conserv. Sci.* 8, 58–75.
- Sperber, C.F., Nakayama, K., Valverde, M.J., Neves, F.D.S., 2004. Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cacao agroforestry. *Basic Appl. Ecol.* 5, 241–251. <http://dx.doi.org/10.1016/j.baee.2004.04.001>.
- Steffan-Dewenter, I., Kessler, M., Barkmann, J., Bos, M.M., Buchori, D., Erasmi, S., Faust, H., Gerold, G., Glenk, K., Gradstein, S.R., Guhardja, E., Harteveid, M., Hertel, D., Kappas, M., Ko, S., Leuschner, C., Maertens, M., Marggraf, R., Migge-kleian, S., Moge, J., Pitopang, R., Schaefer, M., Schwarze, S., Weber, R., Woltmann, L., Zeller, M., Tschamtk, T., 2007. Tradeoffs between income, biodiversity, and ecosystem functioning during tropical rainforest conversion and agroforestry intensification. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104, 4973–4978.
- Stein, A., Gerstner, K., Kreft, H., 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol. Lett.* 17, 866–880.
- Stuntz, S., Linder, C., Linsenmair, K.E., Simon, U., Zotz, G., 2003. Do non-myrmecophilic epiphytes influence community structure of arboreal ants? *Basic Appl. Ecol.* 4, 363–374.
- Talaga, S., Dézerald, O., Carteron, A., Petitclerc, F., Leroy, C., Céréghino, R., Dejean, A., 2015. Tank bromeliads as natural microcosms: a facultative association with ants influences the aquatic invertebrate community structure. *C. R. Biol.* 338, 696–700. <http://dx.doi.org/10.1016/j.crvi.2015.05.006>.
- Tobin, J.E., 1995. Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. In: Lowman, M.D., Nadkarni, N.M. (Eds.), *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego, California, pp. 129–147.
- Whittaker, R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 12, 213–251.
- Yanoviak, S.P., Berghoff, S.M., Linsenmair, K.E., Zotz, G., 2011. Effects of an epiphytic orchid on arboreal ant community structure in Panama. *Biotropica* 43, 731–737.
- Yanoviak, S.P., Walker, H., Nadkarni, N.M., 2004. Arthropod assemblages in vegetative vs. humic portions of epiphyte mats in a neotropical cloud forest. *Pedobiologia* 48, 51–58. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pedobi.2003.07.003>.

How does bromeliad distribution structure the arboreal ant assemblage (Hymenoptera: Formicidae) on a single tree in a Brazilian Atlantic forest agroecosystem?

Wesley D. DAROCHA, Sérgio P. RIBEIRO, Frederico S. NEVES, G. Wilson FERNANDES, Maurice LEPONCE & Jacques H.C. DELABIE



Abstract

Some tropical agro-forestry systems contribute to the maintenance of diverse vascular epiphytes. Due to high bromeliad density, they may resemble native Brazilian Atlantic forest canopies offering resources for organisms living at the top of the trees such as ants. The present study investigates the importance of epiphytes on trees planted to shade cocoa plantations as habitats for ants. The following hypotheses were tested: (I) The bromeliad structure and location (distance from the tree centre) in the canopy affect ant species richness; (II) epiphytes with suspended soil support higher ant species richness; (III) the composition of ant assemblages differs between bromeliads with and without suspended soil and also as a function of bromeliad size; (IV) epiphyte-dwelling ant species composition depend on the epiphyte genera and species. The study was carried out in March 2007, in a cocoa agro-forestry area from the Cocoa Research Center, Ilhéus, state of Bahia, Brazil. On a single *Erythrina* tree, 47 ant species were collected in 36 out of the 52 bromeliad epiphytes sampled. The ant composition was strongly affected by the presence of suspended soils where many bromeliads root. We detected a significant negative correlation between location of the bromeliad and ant richness. The ant species richness and composition depended on the epiphyte size and the occurrence of suspended soil. These results stress the importance for biodiversity conservation in agroforestry systems of choosing shade trees that can accommodate epiphytes. This study demonstrates the remarkable diversity of ants associated with the epiphyte community of a single tree, in addition to the distinctive association between the different species of epiphytes, their physical characteristics, and their inhabiting ant fauna.

Key words: Canopy, agroforestry, cocoa plantations, *Erythrina*, habitat structure, epiphytes, suspended soil.

Myrmecol. News 21: 83-92

ISSN 1994-4136 (print), ISSN 1997-3500 (online)

Received 8 October 2014; revision received 6 March 2015; accepted 9 March 2015

Subject Editor: Philip J. Lester

Wesley Duarte DaRocha, Laboratório de Ecologia Evolutiva & Biodiversidade, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Minas Gerais, 30161-970, Belo Horizonte, MG, Brazil. U.P.A. Laboratório de Mirmecologia, Convênio UESC / CEPLAC, Centro de Pesquisa do Cacau, C.P. 7, 45600-900, Itabuna, BA, Brazil. E-mail: wd.darocho@gmail.com

Sérvio P. Ribeiro, Laboratório Ecologia Evolutiva de Insetos de Dossel e Sucessão Natural, Departamento de Biodiversidade, Evolução e Meio Ambiente / ICEB, Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, 35400-000, MG, Brazil. E-mail: spribeiro@iceb.ufop.br

Frederico Siqueira Neves, Laboratório de Ecologia de Insetos, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Minas Gerais, 30161-970, Belo Horizonte, MG, Brazil. E-mail: fred.neves@gmail.com

Geraldo Wilson Fernandes, Laboratório de Ecologia Evolutiva & Biodiversidade, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Minas Gerais, 30161-970, Belo Horizonte, MG, Brazil. E-mail: gw.fernandes@gmail.com

Maurice Leponce, Aquatic and Terrestrial Ecology, Operational Directorate Nature, Royal Belgian Institute of Natural Sciences, 29 rue Vautier, B-1000 Brussels, Belgium. E-mail: maurice.leponce@naturalsciences.be

Jacques H.C. Delabie (contact author), Laboratório de Mirmecologia UESC/CEPLAC, Centro de Pesquisa do Cacau, C.P. 7, 45600-900, Itabuna, BA, Brazil. E-mail: jacques.delabie@gmail.com

Introduction

Ecological systems are extremely complex due to the multiplicity of interactions between organisms and the environment in which they live (STORK & GASTON 2004). Some factors, such as habitat structure (BELL & al. 1991, YANOVIK & al. 2004, CAMPOS & al. 2006, YANOVIK & al. 2011, NEVES & al. 2013), are important to determine the species richness of ecological communities. Usually, traditional agricultural systems are homogeneous and simple.

However, agroforestry systems retain a naturally high structural complexity compared with agricultural systems without trees (PERFECTO & al. 1996, RICE & GREENBERG 2000, SCHROTH & al. 2004). Some tropical agroforests are known for their contribution to the maintenance of vascular epiphytes (CRUZ-ANGÓN & GREENBERG 2005, HIETZ 2005, HYLANDER & NEMOMISSA 2008), and in the Neotropics for having high densities of bromeliads, similar to native for-

ests, in particular in the canopy (HIETZ & HIETZ-STEIFERT 1995). Vascular epiphytes represent 10% of the world's flora, comprising mainly bromeliads, cacti, ferns, and orchids (GENTRY & DODSON 1987), and are mostly restricted to the canopy of tropical forests (BENZING 1995, NIEDER & al. 2001).

The canopy of tropical agroforests, just as the canopy of rainforests, has high structural complexity, which partially results from the occurrence of epiphytes in tree crowns (BENZING 1990, YANOVIK & al. 2004, HIETZ 2005, MOFFETT 2013). These epiphytes can play an extremely important role in the maintenance of the abundance and diversity of ants and other arthropods in Neotropical forest canopies (KITCHING & al. 1997, BENZING 2000, STUNTZ & al. 2003, YANOVIK & al. 2004, RODGERS & KITCHING 2011). In addition, epiphytes also contribute to the biotic complexity of agroecosystems (CRUZ-ANGÓN & GREENBERG 2005, PHILPOTT & al. 2008, CRUZ-ANGÓN & al. 2009), which demonstrates their importance as a structural element in the tropical canopy. Ants are the taxon with largest biomass among canopy invertebrates (TOBIN 1995, DAVIDSON & al. 2003). In the tropics, canopy ants represent around half the diversity of the whole Formicidae family (FLOREN & al. 2014) and are between the most active groups in the occupation of epiphytes, given their capacity to move and aggregate soil, biomass, and humus. Several authors suggest that epiphyte architecture and the suspended soil associated with epiphyte roots and bromeliad rosettes affect the fauna of invertebrates that inhabit the canopy of tropical forests (PAOLETTI & al. 1991, YANOVIK & al. 2004, RODGERS & KITCHING 2011).

However, due to sampling limitations, those systems and the interactions that occur in them are still poorly known. Several studies on the arthropod fauna that inhabits the upper canopy were based on chemical shock (canopy fogging) (ERWIN & SCOTT 1980, ERWIN 1983, DIAL & al. 2006, RICHTER & al. 2007, CRUZ-ANGÓN & al. 2009). Nevertheless, previous studies show that this technique, in spite of being frequently used in tropical environments, does not allow to sample all arboreal species in Neotropical forest canopies especially when epiphytes are a major structural component (YANOVIK & al. 2003). Consequently, the largest problem with massive invertebrate sampling is the difficulty in associating the specimens collected with a particular habitat or microhabitat. Hence, limited ecological information can be obtained from such method, for example for studying territorial ant mosaics (RIBEIRO & ESPÍRITO SANTO 2007).

Some studies have shown the importance of host plant architecture to explain the arthropod richness and composition associated with plants (e.g., BASSET & NOVOTNY 1999, CAMPOS & al. 2006). The influence of epiphytes on canopy arthropods remains unknown, in spite of some studies on the role of epiphytes in this environment (YANOVIK & al. 2004, CRUZ-ANGÓN & al. 2009, YANOVIK & al. 2011). Architecture of epiphytes, occurrence of suspended soils and epiphyte diversity are some of the variables that have been investigated to explain the structure of the canopy arthropod fauna (STUNTZ & al. 2002b, YANOVIK & al. 2004, GONÇALVES-SOUZA & al. 2011, RODGERS & KITCHING 2011, YANOVIK & al. 2011). Studies on the importance of epiphytes in the structuring of the arboreal arthropod community are still scarce in forests and agroecosystems.

In the present study, we investigated the effects of bromeliads and canopy structure on the ant community found associated with epiphytic bromeliads of a tree crown in an agroforestry system. We tested the following hypotheses: (I) the bromeliad structure and location (distance from the tree centre) in the canopy affect ant species richness; (II) epiphytes with suspended soil support higher ant species richness; (III) the composition of ant assemblages differs between bromeliads with and without suspended soil and also as a function of bromeliad size; (IV) epiphyte-dwelling ant species follow a heterogeneous distribution and respond to epiphyte genera and species differently.

Methods

Study area: The present study was carried out in March 2007, in a cocoa agroforest (14° 45.3' S, 39° 13.9' W), which belongs to the Cocoa Research Center (CEPEC / CEPLAC) at Ilhéus, in the state of Bahia, north-eastern Brazil. The annual average temperature in Ilhéus is 24.7°C, with a seasonal range of 18 - 26°C. Annual rainfall varies from 1,300 to 2,000 mm, and annual average relative humidity is 80 - 90% (MORI & BOOM 1983). The region's main biome is the Atlantic Forest and its main economical activity is cocoa plantation (DELABIE & al. 2007, CASSANO & al. 2008). The agroforestry model known as "clear-cutting" predominates in the study site. This system consists of cocoa crops shaded almost exclusively by *Erythrina* trees. The tree *Erythrina fusca* LOUR. (Fabaceae) has a Neotropical origin (KASS 1998), was introduced in the area and is currently extremely common in the cocoa-producing region of Bahia. In this region, *E. fusca* is widely used as a shade-providing tree to cocoa crops, mainly due to its perfect adaptation to the humid areas where cocoa is cultivated.

Sampling design: In the present study, we sampled all epiphytic bromeliads found in the canopy of a single individual *Erythrina fusca* tree 25 m in height. Some other epiphytes present in the crown of the host tree (phorophyte) were excluded from the analysis, mainly because they lacked a rosette structure and represented only a very small proportion of the total biomass of epiphytes in the tree. These epiphytes were small and belonged to Bryophyta, Pteridophyta and Orchidaceae (*Catacetum* sp.). The tree canopy was accessed by climbing using single the rope technique (PERRY 1978).

Epiphytes and associated fauna: To collect bromeliads with and without suspended soil and their associated fauna, we used a cloth collector with a 70 × 100 cm opening, 90 cm in height tied to a rectangular iron frame (Fig. 1), which is hereafter referred to as a "canopy hamper". The canopy hamper was connected to a rope that passed through a pulley fixed to the highest point of the canopy, which allowed its suspension from one of the main branches of the phorophyte, in order to be positioned immediately below the epiphyte to be collected. The system is meant to slow down the fall of the epiphyte when it is dislodged with a large chisel (160 cm long and with a blade 20 cm wide). The canopy hamper was developed to collect the epiphyte with its suspended soil and associated fauna, so that it could be studied when brought to the ground. Several structural measurements of the epiphyte were then taken and a preliminary collection was carried out in the field, in order to separate the suspended soil and the most agile animals.



Fig. 1: (A, B) Use of the canopy hamper, installed in the crown below the epiphyte to be collected; (C, D) bromeliad epiphyte collected with all the organic matter and suspended soil retained between its roots and leaves.

Ants, other invertebrates and even vertebrates were captured by hand, and then the rest of the material was placed in a Winkler trap (BESTELMEYER & al. 2000), used mainly to extract the mesofauna living in suspended soil (PAOLETTI & al. 1991, RODGERS & KITCHING 2011). The ants were sorted to species or morphospecies and the genera identified based on the method developed by BOLTON (1994); nomenclature followed BOLTON (2015). Voucher specimens were deposited in the Laboratório de Mirmecologia, Cocoa Research Centre CEPEC / CEPLAC (Ilhéus, Bahia, Brazil), and the Centre's reference collection was used in aiding identification.

Epiphyte distribution and architecture: All bromeliads of the tree crown were sampled and identified to the species or morphospecies level using the collection of the CEPEC Herbarium, Cocoa Research Center, Ilhéus, Bahia, Brazil as reference. We also determined the: (1) height of the bromeliad from the ground, determined from the bromeliad anchorage on the branch or twig, (2) distance to the central axis of the crown (hereafter referred as "DNC"),

(3) presence or absence of suspended soil, (4) length of the most internal and most external leaves of the rosette, (5) width at the base of the most external leaf of the rosette, (6) rosette diameter, measured at the point where the leaves are no longer coalescent, (7) number of leaves per rosette, and (8) circumference of the phorophyte branch at the point of anchorage of the bromeliad.

Organic matter deposits inside the bromeliad rosette and between leaves are offering a foraging, sheltering and nesting place for ants. We approximated the central part of the rosette to a cylinder whose volume V (cm^3) was calculated as follows:

$$V = \pi r^2 * h$$

with r = rosette radius [half of measure "6" above] (cm) and h = length of the most internal leaf (cm).

Statistical analyses: We used a hierarchical partitioning to determine which structural variables (volume, number of leaves, length of the most internal and most external leaves, width at the base of the most external leaf), affected ant species richness. Hierarchical partitioning pro-

Tab. 1: Ant species collected associated with epiphytic bromeliads, present in the crown of *Erythrina fusca* LOUR. (Fabaceae). The occurrence of habitat (arboreal strict [cavities in twigs and bark] (a) and hypogeic [litter or suspended soil] (h)), and the number of occurrence of ant species throughout the sampling. n. i.* = unidentified genus.

Subfamily Species	Habitat	Suspended soil		Occurrence	Bromeliad genera			
		Absence	Presence		<i>Aechmea</i> (n = 4)	n. i.* (n = 16)	<i>Hohenber-</i> <i>gia</i> (n = 13)	<i>Vriesea</i> (n = 19)
Dolichoderinae								
<i>Azteca instabilis</i> (F. SMITH, 1862)	a	15	8	23	1	5	9	8
<i>Linepithema anathema</i> WILD, 2007	h		2	2		1	1	
<i>Linepithema humile</i> (MAYR, 1868)	h		1	1			1	
Ectatomminae								
<i>Gnamptogenys moelleri</i> FOREL, 1912	h		1	1		1		
Formicinae								
<i>Camponotus balzani</i> EMERY, 1894	a		2	2		1	1	
<i>Camponotus claviscapus</i> FOREL, 1899	a		4	4	1	1	2	
<i>Camponotus crassus</i> MAYR, 1862	a		7	7	1	1	5	
<i>Camponotus sexguttatus</i> (FABRICIUS, 1793)	a		2	2	1	1		
<i>Nylanderia fulva</i> (MAYR, 1862)	a	5	13	18	1	6	10	1
<i>Nylanderia</i> sp. 1	a		1	1			1	
Myrmicinae								
<i>Cephalotes atratus</i> (LINNAEUS, 1758)	a		4	4	1	2	1	
<i>Cephalotes goeldii</i> (FOREL, 1912)	a		2	2		1	1	
<i>Cephalotes pusillus</i> (KLUG, 1824)	a		5	5		4	1	
<i>Cephalotes umbraculatus</i> (FABRICIUS, 1804)	a	1	4	5		3	1	1
<i>Crematogaster acuta</i> (FABRICIUS, 1804)	a		8	8		6	2	
<i>Crematogaster erecta</i> MAYR, 1866	a	1	8	9	2	4	3	
<i>Crematogaster nigropilosa</i> MAYR, 1870	a		5	5	1	2	2	
<i>Cyphomyrmex transversus</i> EMERY, 1894	h		2	2			2	
<i>Eurhopalothrix</i> sp.	h	1	2	3			2	1
<i>Nesomyrmex tristani</i> (EMERY, 1896)	a	1	5	6		2	3	
<i>Pheidole asperithorax</i> EMERY, 1894	?		8	8	1	4	3	
<i>Pheidole</i> prox. <i>cardinalis</i>	?		11	11	2	7	2	
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> sp. 2	?		4	4			4	
<i>Pheidole</i> gp. <i>flavens</i> sp. 3	?		2	2		1	1	
<i>Procryptocerus hylaeus</i> KEMPF, 1951	a		3	3	1	1	1	
<i>Procryptocerus spiniperdus</i> FOREL, 1899	a		2	2			2	
<i>Rogeria foreli</i> EMERY, 1894	h		1	1		1		
<i>Solenopsis</i> sp. 1	h	3	1	3	1	1	1	
<i>Solenopsis</i> sp. 2	h	2		2		2		
<i>Solenopsis</i> sp. 3	h	1	1	1	1			
<i>Strumigenys denticulata</i> MAYR, 1887	h	1		1			1	
<i>Strumigenys dolichognata</i> WEBER, 1934	h	1		1		1		
<i>Strumigenys elongata</i> ROGER, 1863	h	4	1	4	1	2	1	
<i>Strumigenys smithii</i> FOREL, 1886	h	1		1			1	
Ponerinae								
<i>Anochetus hohenbergiae</i> FEITOSA & DELABIE, 2012	a	1	4	5			5	
<i>Hypoponera opacior</i> (FOREL, 1893)	h		4	4		3	1	
<i>Hypoponera</i> sp.1	h		1	1			1	
<i>Neoponera inversa</i> (F. SMITH, 1858)	h	1		1		1		
<i>Neoponera moesta</i> (MAYR, 1870)	a	2	3	5		2	2	1
<i>Neoponera villosa</i> (FABRICIUS, 1804)	a	2	11	13		6	5	2
<i>Odontomachus haematodus</i> (LINNAEUS, 1758)	a / h		15	15	2	8	5	
<i>Pachycondyla harpax</i> (FABRICIUS, 1804)	h		2	2			2	
<i>Platythyrea sinuata</i> (ROGER, 1860)	a		1	1			1	

Pseudomyrmecinae								
<i>Pseudomyrmex gracilis</i> (FABRICIUS, 1804)	a	2	5	7	1	2	4	
<i>Pseudomyrmex</i> gp. <i>pallidus</i> sp. 1	a		1	1			1	
<i>Pseudomyrmex tenuis</i> (FABRICIUS, 1804)	a		2	2		1	1	
<i>Pseudomyrmex termitarius</i> (F. SMITH, 1855)	a		1	1		1		
Ant species per bromeliad genus					16	33	39	6
Ant species exclusively found on one bromeliad genus					1	5	12	0

cedures were performed with the package hier.part (CHEVAN & SUTHERLAND 1991, MAC NALLY & WALSH 2004). Then, we used a generalized linear model (GLM) (CRAWLEY 2007) to estimate the effect of these pre-selected structural variables, bromeliad locations in the crown ("DNC"), epiphyte genera and presence / absence of suspended soil (explanatory variables) on ant species richness (response variable). We conducted additional residual analyses to check data adequacy to the chosen probability distribution, as well as error distribution for all models (CRAWLEY 2007). When significant differences were observed between bromeliads, the data were submitted to contrast analysis by aggregating levels (CRAWLEY 2007). If the level of aggregation was not significant and did not alter the deviance explained by the null model, the levels were pooled together (contrast analyses).

We performed non-metric multidimensional scaling (NMDS) to address the hypotheses about variations of ant species composition according to the structure, volume, presence / absence of suspended soil, and bromeliad genera and species. Using a permutation multivariate analysis of variance (PERMANOVA, ANDERSON 2001), we tested the influence of volume, presence / absence of suspended soil, bromeliad genera, and bromeliad species on ant species composition, using the Jaccard distance and 999 permutations. PERMANOVA is a permutation ANOVA, which was developed to test the simultaneous response of one or more variables to one or more factors. PERMANOVA uses the "Adonis" procedure in the vegan package for R (OKSANEN & al. 2013). We also used NMDS to represent the results of the PERMANOVA analyses. In the NMDS, we also used the Jaccard for the ordination of species composition. All analyses were performed in the software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2014).

Results

We studied a total of 52 bromeliads of the genera *Hohenbergia* SCHULT.f. (n = 13; 3 species), *Vriesea* LINDL. (n = 19; 3 species), *Aechmea* RUIZ & PAV. (n = 4; 1 species), and one unidentified bromeliad species (n. i.) (n = 16; 1 species). None of the *Vriesea* species (*Vriesea procera* MART. ex SCHULT. f., *Vriesea* sp. 1, and *Vriesea* sp. 2) aggregated suspended soil. By contrast part of the other bromeliad species (*Hohenbergia blanchetii* (E. MORREN.) (n = 5), *Hohenbergia* sp. 1 (n = 4), *Hohenbergia* sp. 2 (n = 1), *Aechmea* sp. 1 (n = 4), and Bromeliaceae (n. i.) (n = 9) aggregated suspended soil in their roots and among the rosette leaves. Ants were present in 36 (69.2%) of the 52 epiphytes sampled (Tab. 1). We found a total of 47 ant species of 21 genera and six subfamilies (Tab. 1). Ant species richness varied from zero to 14 species per bromeliad. We recorded a total of 42 ant species in bromeliads with

Tab. 2: Analyses of deviance of the minimal adequate models showing the effects of volume, location of the bromeliad in relation to the central vertical axis (DNC), genera and suspended soil (explanatory variables) on the species ant richness (response variable) in the canopy of a single *Erythrina* in an agroecosystem. The error distribution used in the model was Quasi-Poisson.

Explanatory variables	df	Deviance	P
Volume	1	50.90	< 0.001
DNC	1	11.08	0.01
Genera	1	64.06	< 0.001
Suspended soil	1	30.50	< 0.001

suspended soil (29 exclusively in this habitat) and only 18 species in bromeliads without suspended soil (5 exclusively in this habitat). Myrmicinae and Ponerinae were the most frequent subfamilies, with 24 and nine species, respectively, and represented together 70% of all species collected. 34% of the ant species sampled were typically hypogeic (Tab. 1). Only one ant species, *Anochetus hohenbergiae* FEITOSA & DELABIE, 2012, was found only in a single bromeliad genus, *Hohenbergia* spp. (Tab. 1) (FEITOSA & al. 2012).

Ant species richness was positively correlated to bromeliad size (volume) ($p < 0.001$, Tab. 2, Fig. 2a). We also observed a significant negative correlation between location of the bromeliad in the crown (DNC) and ant richness ($p = 0.01$, Tab. 2, Fig. 2b), where the ant species richness was associated to bromeliads localized nearest to the central axis of the crown.

Bromeliads taxa that presented suspended soil showed higher ant species richness than bromeliads without suspended soil ($p < 0.001$, Tab. 2, Fig. 3). The occurrence of suspended soil in bromeliads significantly increased their ant species richness ($p < 0.001$, Tab. 2, Fig. 3). The average ant species richness did not differ among *Aechmea*, unidentified bromeliad (NI), and *Hohenbergia* ($\text{Deviance}_{2,49} = -2.873$, $p > 0.05$), but was significantly lower in *Vriesea* bromeliads ($\text{Deviance}_{1,48} = 137.19$, $p < 0.001$). Regardless of genus, the presence of substrate increased the ant richness in bromeliads.

Ant species composition was influenced by bromeliad size, suspended soil presence, and bromeliad genus (Fig. 4, Tab. 3), but not by bromeliad species ($p > 0.05$, Tab. 3). These parameters determine the dissimilarity composition of ant species in different microhabitats of the same tree crown.

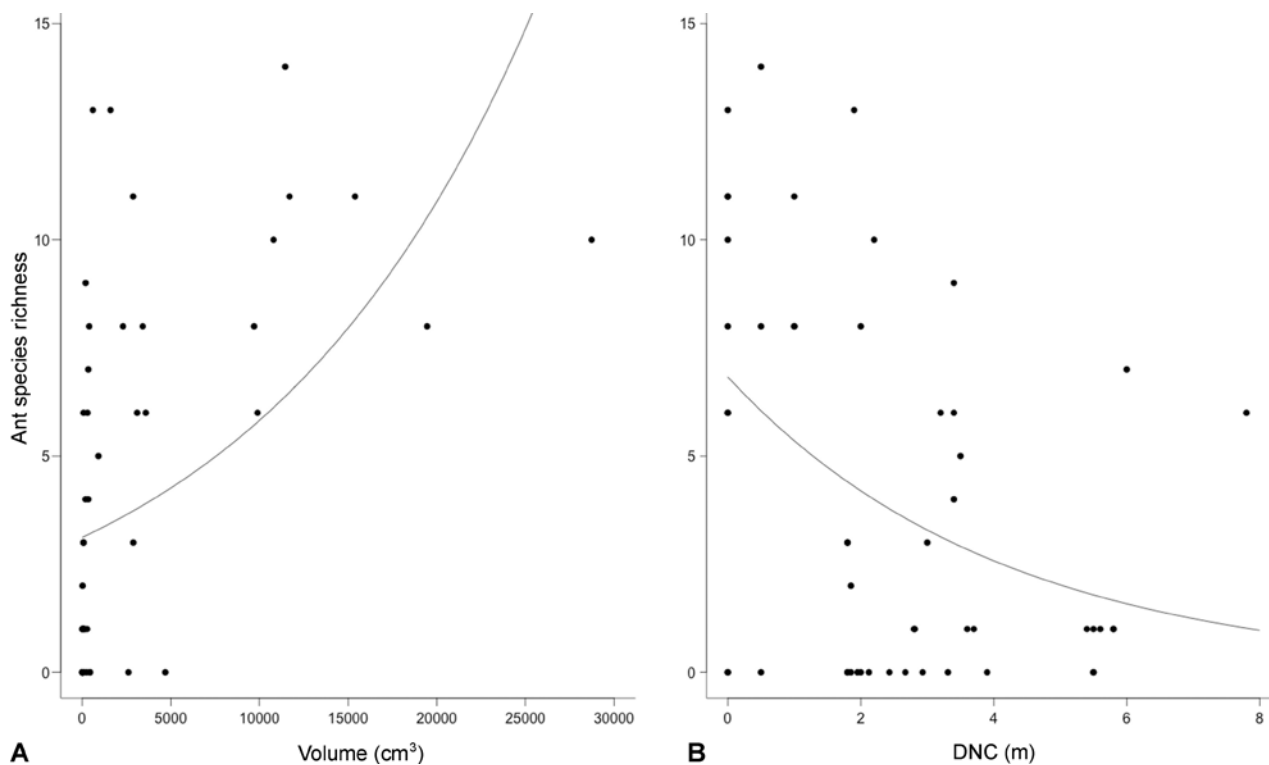


Fig. 2: Effect on ant species richness of (A) the size (volume) of bromeliads, and of (B) the distance of bromeliads to the tree central vertical axis (DNC, in m). The error distribution used in the model was Quasi-Poisson.

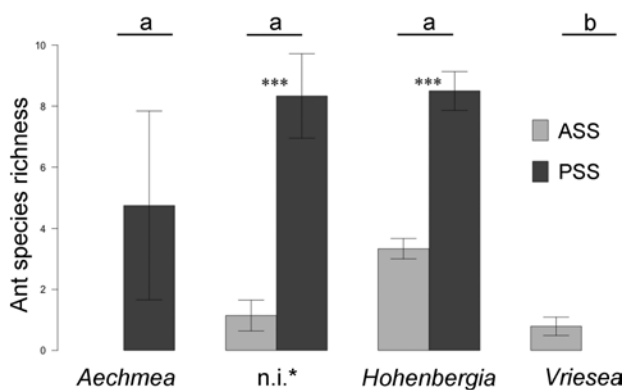


Fig. 3: Effect of the absence or presence of suspended soil on the ant species richness observed in different bromeliad genera (ASS = Absence of Suspended Soil; PSS = Presence of Suspended Soil). The vertical bars correspond to the standard error (\pm se) and (***) represent statistically different means ($P < 0.001$). Different letters above the columns represent statistically different means ($P < 0.05$). n.i.* – unidentified Bromeliaceae.

Tab. 3: PERMANOVA analysis for species composition of ants collected in 52 bromeliads present in the canopy of a single *Erythrina* in an agroecosystem.

Factors	Permanova r^2	P
Volume	0.14	< 0.001
Suspended soil	0.16	< 0.001
Bromeliad genera	0.10	< 0.003
Bromeliad species	0.05	> 0.13

Discussion

The ant species richness associated with bromeliads in the crown of a single *Erythrina fusca* tree (47 species) is the highest recorded for a single tree in a tropical agroecosystem and is comparable to the richness found in primary forests. For example, in the Peruvian Amazon, WILSON (1987) collected by insecticidal fogging 43 ant species in the canopy of a single tree. In Malaysia, YUSAH & al. (2012) found up to 45 ant species on a single tree by combining fogging, purse-string trapping, standard baiting and pitfall trapping.

We observed that bromeliad size, location (distance from the tree central axis) and presence of suspended soil influence the bromeliad ant species richness. Epiphytes may be considered as "islands" (in the island biogeography theory sense of MACARTHUR & WILSON 1967), since the number of ant species increases with the bromeliad size. This result corroborates another study on fern epiphytes (FAYLE & al. 2012), where larger ferns supported more ant colonies and species, instead of colonies with a larger population of few species, suggesting that the housing provided by the fern shelter is useful to a range of partner ants. This theory has received increasing attention in diversity studies carried out in the canopy of tropical forests, which aim at explaining the structure of ecological communities. Finally, the high ant species richness found in the present study demonstrates the importance in terms of biodiversity conservation of shade-providing trees and epiphytes (PERFECTO & al. 2003, CRUZ-ANGÓN & al. 2009, STEFFAN-DEWENTER & al. 2011, TOLEDO-ACEVES & al. 2012).

We expect that the longer the bromeliad remains on the tree, the more complex its structure becomes, as there will be favourable conditions for the deposition of organic mat-

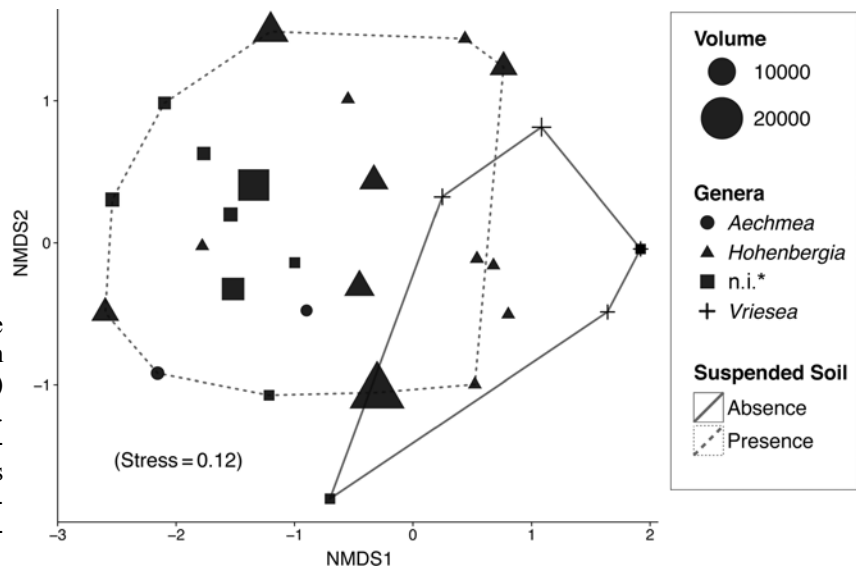


Fig. 4: NMDS analysis showing the similarity of ant species composition in bromeliads with (polygon with solid line) and without (dashed line) suspended soil. Each symbol represents a different bromeliad genus. The size of the symbols is proportional to the volume of bromeliads (cm³). n.i.* – unidentified Bromeliaceae.

ter and aggregated suspended soil, which increase the number of habitats available and provide suitable for ant nests. Resident ants may depend on epiphytes, as epiphyte size can directly affect the occurrence and structure of nesting habitats, food, and refuges (DEJEAN & al. 1995, ARMBRUSTER & al. 2002, GONÇALVES-SOUZA & al. 2011). For example, our own observations show that a large colony of *Neoponera villosa* (FABRICIUS, 1804) permanently occupied the inner cavities formed by the root entanglement of large *H. blanchetii* bromeliads, offering multiple nesting sites. A similar attractive effect for sheltering large ant colonies was observed also when groups of several small bromeliads were placed near to the trunk and branches of the phorophyte.

The location of the bromeliad also determined the richness of associated ant species. The more external to the crown, the smaller the bromeliad, and the lower was the ant richness. The tree crown architecture determines microclimatic conditions (BENZING 1995, NADKARNI & al. 2001, STUNTZ & al. 2002a, MONDRAGÓN & al. 2015) more or less favorable to colonization by the arboreal fauna. The crown edge, more exposed to wind and branch falls, is subject to broader variations of thermic amplitude and relative humidity. Other abiotic factors, such as high light incidence and low humidity, also increase from the centre of the crown, and influence the nesting and foraging area in some ant species (YANOVIK & KASPARI 2000, KERSCH & FONSECA 2005).

The presence of suspended soil is one of the main factors that determine the composition of the ant assemblage associated with bromeliads. This result corroborates other studies (PAOLETTI & al. 1991, RODGERS & KITCHING 2011) carried out in tropical forests that assessed the presence of suspended soil as a resource for invertebrates. In addition to large and abundant bromeliads (Bromeliaceae n.i. and *Hohenbergia* spp.) harbouring more ant species per rosette, the presence of the substrate alone contributes to increase ant richness.

A large size together with the presence of suspended soil can provide a larger amount and better quality of food and nesting resources for ants, and, hence, sustain higher species richness. This corroborates DEJEAN & al. (1995)

study, which suggested that there might be an influence of epiphyte size and associated cavities. According to ARMBRUSTER & al. (2002), the structural complexity of epiphytic bromeliads explains the variation in animal species found in them. When the bromeliad is larger, it retains a larger amount of water and leaf litter, and, hence, can harbour a larger amount of associated macroarthropods, as the number of microhabitats increases (FRANK 1983, ARMBRUSTER & al. 2002), larger bromeliads are presumably also older and therefore there will have been more time for ants to colonize. In the present study, ant species richness was substantially higher with *Hohenbergia*, *Aechmea* and unidentified Bromeliaceae (n.i.) than *Vriesea*.

The PERMANOVA results showed that the presence of suspended soil and the volume of the bromeliad lead not only to higher ant species richness, but also affected the composition of ant species in different microhabitats of the same tree crown. Our results corroborate those of PAOLETTI & al. (1991) and RODGERS & KITCHING (2011), who studied other invertebrate groups such as Collembola in forest canopies. RODGERS & KITCHING (2011) detected differences in the composition of the Collembola assemblage found in the suspended leaf litter of epiphytes along a vertical gradient and among seasons. This may explain differences in ant species composition found in the present study. Some terricolous ant species, such as *Pachycondyla harpax*, had their first record of canopy nesting restricted to bromeliads with suspended soil aggregated to their rosettes and roots. The same occurred with the arboreal ant *Anochetus hohenbergiae* (FEITOSA & al. 2012), with four occurrences (out of five observations) in bromeliads with suspended soil. This suggests, therefore, a specificity of some species for particular structural resources that occur in the canopy.

There were differences between bromeliad genera in terms of ant assemblage composition. The differences in ant species composition resulted clearly from differences in the fauna associated with the genus *Hohenbergia*, and were more obvious in 12 ant species, for example *Anochetus hohenbergiae* and *Pheidole* sp. 2 (Tab. 1). Preferential ant-plant relationships, in particular in *Vriesea*, could be related to the plant architecture, larger size

and occurrence of suspended soil. However, the observed dissimilarity does not imply an ecological isolation of these elements of the fauna. Still, those differences were detected in function of idiosyncrasies and distribution of low-frequency species (see Tab. 1) and, therefore, suggest the existence of a specific substitution for each epiphyte genus. This was also observed in the PERMANOVA analysis for the presence and absence of suspended soil and bromeliad volume.

The marked differences in ant species distribution among bromeliad genera suggests an effect of dominant ants (DAVIDSON 1998, DEJEAN & al. 2007) on species composition and distribution of ants on trees (LESTON 1978, MAJER & al. 1994), especially related to bromeliad distribution within the tree crown. Hence, the heterogeneous distribution of ant species among bromeliads may result from the location of bromeliads in the phorophyte's crown: either distant or close to the central axis. In other words, the tree crown is heterogeneous in terms of microclimate. Less demanding species in terms of microclimate or that better control nesting resources (dominant) spread all over the crown, whereas the less abundant species or more specialized in terms of microclimate are restricted to specific microhabitats. Hence, temporary regions, such as potential nesting sites provided by dry leaves in the periphery of the rosette, can favour the least abundant species (e.g., *Camponotus claviscapus* FOREL, 1899 and *Procryptocerus hylaeus* KEMPF, 1951). FAYLE & al. (2015) also showed that similar-sized ant species tend to exclude each other from epiphytes (bird's nest ferns).

Despite its limitations due to a lack of replication our study shows that even introduced shade species such as *Erythrina fusca* can support a large biodiversity of canopy arthropods because it provides adequate support for a large diversity of epiphytes. Epiphytes represent a key resource in forest canopies, in particular in agroforestry systems (CRUZ-ANGÓN & al. 2009, YANOVIK & al. 2011). However, the clear-cutting management regime used in the study area certainly has the great disadvantage of eliminating native tree species, which impoverishes the managed forest that has survived for many years in association with a so-called cabruca system. In the cabruca system, part of the native forest is preserved and the cocoa is planted in its understory (SCHROTH & al. 2011). Hence, to understand how the canopy can compensate for part of this biodiversity loss through epiphytes is crucial for elaborating strategies for the conservation of the arboreal fauna, especially if this implies the maintenance of an exotic species, such as *Erythrina*.

Acknowledgements

The authors acknowledge important suggestions of Phil Lester, Tom Fayle, and Volker Schmid on a previous version of the manuscript. Special thanks are due to Julia, Luca, and Tomas DaRocha and to the staffs of Cocoa Research Center (CEPEC) Herbarium and Myrmecological Laboratory, Ilhéus, and to Ricardo Solar for technical help. This study was supported by the PhD training program Ecologia Conservação e Manejo da Vida Silvestre at UFMG, MS Zoologia program at UESC, Cocoa Research Center (CEPLAC), and Laboratório de Mirmecologia (CPDC). WDR acknowledges his CNPq scholarships (processes 134349/2008-3 and 141751/2012-6), funding from FA-

PEMIG and the FAPESB/SECTI-CNPq PRONEX program PNX0011/2009. SPR, FSN, GWF, and JHCD acknowledge their research grants to CNPq. ML and JHCD acknowledge the support of a bilateral cooperation grant between the FRS-FNRS (Belgium) and CNPq.

References

- ANDERSON, M.J. 2001: A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. – *Austral Ecology* 26: 32-46.
- ARMBRUSTER, P., HUTCHINSON, R.A. & COTGRAVE, P. 2002: Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. – *Oikos* 96: 225-234.
- BASSET, Y. & NOVOTNY, V. 1999: Species richness of insect herbivore communities on *Ficus* in Papua New Guinea. – *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 477-499.
- BELL, S.S., MCCOY, E.D. & MUSHINSKY, H.R. 1991: Habitat structure – the physical arrangement of objects in space. – Chapman & Hall, London, 130 pp.
- BENZING, D.H. 1990: Vascular epiphytes. General biology and related biota. – Cambridge University Press, Cambridge, UK, 354 pp.
- BENZING, D.H. 1995: Vascular epiphytes. In: LOWMAN, M.D. & NADKARNI, N.M. (Eds.): *Forest canopies*. – Academic Press, San Diego, CA, pp. 225-254.
- BENZING, D.H. 2000: Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. – Cambridge University Press, Cambridge, UK, 690 pp.
- BESTELMEYER, B.T., AGOSTI, D., ALONSO, L.E., BRANDÃO, C.R.F., BROWN Jr., W.L., DELABIE, J.H.C. & SILVESTRE, R. 2000: Field techniques for the study of ground-living ants: an overview, description, and evaluation. In: AGOSTI, D., MAJER, J.D., TENNANT, L.A. & SCHULTZ, T.R. (Eds.): *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. – Smithsonian Institution Press, Washington and London, pp. 122-144.
- BOLTON, B. 1994: Identification guide to the ant genera of the world. – Harvard University Press, Cambridge, MA, 222 pp.
- BOLTON, B. 2015: AntWeb: Bolton World Catalog Ants. – <<http://www.antweb.org/page.do?name=world>>, retrieved on 13 March 2015.
- CAMPOS, R.I., VASCONCELOS, H.L., RIBEIRO, S.P., NEVES, F.S. & SOARES, J.P. 2006: Relationship between tree size and insect assemblages associated with *Anadenanthera macrocarpa*. – *Ecography* 29: 442-450.
- CASSANO, C.R., SCHROTH, G., FARIA, D., DELABIE, J.H.C. & BEDE, L. 2008: Landscape and farm scale management to enhance biodiversity conservation in the cocoa producing region of southern Bahia, Brazil. – *Biodiversity and Conservation* 18: 577-603.
- CHEVAN, A. & SUTHERLAND, M. 1991: Hierarchical partitioning. – *The American Statistician* 45: 90-96.
- CRAWLEY, M.J. 2007: *The R book*. – John Wiley & Sons Ltda, UK, 942 pp.
- CRUZ-ANGÓN, A. & GREENBERG, R. 2005: Are epiphytes important for birds in coffee plantations? An experimental assessment. – *Journal of Applied Ecology* 42: 150-159.
- CRUZ-ANGÓN, A., BAENA, M.L. & GREENBERG, R. 2009: The contribution of epiphytes to the abundance and species richness of canopy insects in a Mexican coffee plantation. – *Journal of Tropical Ecology* 25: 453-463.
- DAVIDSON, D.W. 1998: Ecological studies of Neotropical ant gardens. – *Ecology* 69: 1138-1152.
- DAVIDSON, D.W., COOK, S.C., SNELLING, R.R. & CHUA, T.H. 2003: Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. – *Science* 300: 969-1072.

- DEJEAN, A., CORBARA, B., ORIVEL, J. & LEPONCE, M. 2007: Rainforest canopy ants: the implications of territoriality and predatory behavior. – *Functional Ecosystems and Communities* 1: 105-120.
- DEJEAN, A., OLMSTEAD, I. & SNELLING, R.R. 1995: Tree-epiphyte-ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. – *Biotropica* 27: 57-70.
- DELABIE, J.H.C., JAHYNY, B., NASCIMENTO, I.C., MARIANO, C.S.F., LACAU, S., CAMPIOLO, S., PHILPOTT, S.M. & LEPONCE, M. 2007: Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic forest fauna of southern Bahia, Brazil. – *Biodiversity and Conservation* 16: 2359-2384.
- DIAL, R.J., ELLWOOD, M.D.F., TURNER, E.C. & FOSTER, W.A. 2006: Arthropod abundance, canopy structure, and microclimate in a Bornean lowland tropical rain forest. – *Biotropica* 38: 643-652.
- ERWIN, T.L. 1983: Tropical forest canopies: the last biotic frontier. – *Bulletin of the Entomological Society of America* 29: 14-19.
- ERWIN, T.L. & SCOTT, J.C. 1980: Seasonal and size patterns, trophic structure, and richness of Coleoptera in the tropical arboreal ecosystem: the fauna of the tree *Luehea seemannii* TRIANA and PLANCH in the Canal Zone of Panama. – *The Coleopterists Bulletin* 34: 305-322.
- FAYLE, T.M., EDWARDS, D.P., TURNER, E.C., DUMBRELL, A.J., EGGLETON, P. & FOSTER, W.A. 2012: Public goods, public services, and by-product mutualism in an ant-fern symbiosis. – *Oikos* 121: 1279-1286.
- FAYLE, T.M., EGGLETON, P., MANICA, A., YUSAH, K.M. & FOSTER, W.A. 2015: Experimentally testing and assessing the predictive power of species assembly rules for tropical canopy ants. – *Ecology Letters* 18: 254-262.
- FEITOSA, R.M., LACAU, S., DAROCHA, W.D., OLIVEIRA, A.R. & DELABIE, J.H.C. 2012: A giant new arboreal species of the ant genus *Anochetus* from Brazil (Formicidae: Ponerinae). – *Annales de la Société Entomologique de France* 48: 253-259.
- FLOREN, A., WETZEL, W. & STAAB, M. 2014: The contribution of canopy species to overall ant diversity (Hymenoptera: Formicidae) in temperate and tropical ecosystems. – *Myrmecological News* 19: 65-74.
- FRANK, J.H. 1983: Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquito. In: FRANK, J.H. & LOUNIBOS, L.P. (Eds.): *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*. – Plexus Publishing Inc, Medford, NJ, pp. 101-128.
- GENTRY, A.H. & DODSON, C.H. 1987: Diversity and biogeography of Neotropical vascular epiphytes. – *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 205-233.
- GONÇALVES-SOUZA, T., ALMEIDA-NETO, M. & ROMERO, G.Q. 2011: Bromeliad architectural complexity and vertical distribution predict spider abundance and richness. – *Austral Ecology* 36: 476-484.
- HIETZ, P. 2005: Conservation of vascular epiphyte diversity in Mexican coffee plantations. – *Conservation Biology* 19: 391-399.
- HIETZ, P. & HIETZ-STEIFERT, U. 1995: Composition and ecology of vascular epiphyte communities along an altitudinal gradient in central Veracruz. – *Journal of Vegetation Science* 6: 487-498.
- HYLANDER, K. & NEMOMISSA, S. 2008: Home garden coffee as a repository of epiphyte biodiversity in Ethiopia. – *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 524-528.
- KASS, D.L. 1998: *Erythrina* species pantropical multipurpose tree legumes. In: ROSS, C.G. & SHELTON, H.M. (Eds.): *Forage tree legumes in tropical agriculture*. – The Tropical Grassland Society of Australia Inc, Brisbane, pp. 84-96.
- KERSCH, M.F. & FONSECA, C.R. 2005: Abiotic factors and the conditional outcome of an ant-plant mutualism. – *Ecology* 86: 2117-2126.
- KITCHING, R.L., MITCHELL, H., MORSE, G. & THEBAUD, C. 1997: Determinants of species richness in assemblages of canopy arthropods in rainforests. In: STORK, N.E., DIDHAM, R.K. & ADIS, J. (Eds.): *Canopy Arthropods*. – Chapman and Hall, London, UK, pp. 131-150.
- LESTON, D. 1978: A Neotropical ant garden. – *Annals of Entomological Society of America* 71: 649-653.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967: *The theory of island biogeography*. – Princeton University Press, Princeton, NJ, 224 pp.
- MAC NALLY, R. & WALSH, C.J. 2004: Hierarchical partitioning public-domain software. – *Biodiversity and Conservation* 13: 659-660.
- MAJER, J.D., DELABIE, J.H.C. & SMITH, M.R.B. 1994: Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. – *Biotropica* 26: 73-83.
- MOFFETT, M.W. 2013: Comparative canopy biology and the structure of ecosystems. In: LOWMAN, M.D., DEVY, S. & GANESH, T. (Eds.): *Treetops at risk: challenge of global canopy*. – Springer New York, NY, pp. 13-53.
- MONDRAGÓN, D., VALVERDE, T. & HERNÁNDEZ-APOLINAR, M. 2015: Population ecology of epiphytic angiosperms: a review. – *Tropical Ecology* 56: 01-39.
- MORI, S.A. & BOOM, B.M. 1983: Southern Bahian moist forest. – *Botanical Review* 49: 155-232.
- NADKARNI, N.M., MERWIN, M.C. & NIEDER, J. 2001: Forest canopies, plant diversity. In: LEVIN, S. (Ed.): *Encyclopedia of Biodiversity*. – Academic Press, San Diego, CA, pp. 27-40.
- NEVES, F.S., SPERBER, C.F., CAMPOS, R.I., SOARES, J.P. & RIBEIRO, S.P. 2013: Contrasting effects of sampling scale on insect herbivores distribution in response to canopy structure. – *Revista de Biologia Tropical* 61: 125-137.
- NIEDER, J., PROSPERI, J. & MICHALOUD, G. 2001: Epiphytes and their contribution to canopy diversity. – *Plant Ecology* 153: 51-63.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F.G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P.R., O'HARA, R.B., SIMPSON, G.L., SOLYMOS, P., STEVENS, M.H.H. & WAGNER, H. 2013: *vegan: Community Ecology Package*. – <cran.r-project.org/package=vegan>, retrieved on 12 January 2015.
- PAOLETTI, M.G., TAYLOR, R.A.J., STINNER, B.R., STINNER, D.H. & BENZING, D.H. 1991: Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a Venezuelan cloud forest. – *Journal of Tropical Ecology* 7: 373-383.
- PERFECTO, I., MAS, A., DIETSCH, T. & VANDERMEER, J. 2003: Conservation of biodiversity in coffee agroecosystems: a tri-taxa comparison in southern Mexico. – *Biodiversity and Conservation* 12: 1239-1252.
- PERFECTO, I., RICE, R.A., GREENBERG, R. & VOORT, M.E. VAN DER 1996: Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. – *BioScience* 46: 598-608.
- PERRY, D.R. 1978: A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. – *Biotropica* 10: 155-157.
- PHILPOTT, S.M., ARENDT, W.J., ARMBRECHT, I., BICHIER, P., DIESTCH, T.V., GORDON, C., GREENBERG, R., PERFECTO, I., REYNOSO-SANTOS, R., SOTO-PINTO, L., TEJEDA-CRUZ, C., WILLIAMS-LINERA, G., VALENZUELA, J. & ZOLOTOFF, J.M. 2008: Biodiversity loss in Latin American coffee landscapes: review of the evidence on ants, birds, and trees. – *Conservation Biology* 22: 1093-1105.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM, R. 2014: *R: a language and environment for statistical computing*. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, 409 pp.

- RIBEIRO, S.P. & ESPÍRITO SANTO, N.B. 2007: Ecologia de formigas de dosséis florestais. – *O Biológico* 69: 183-187.
- RICE, R.A. & GREENBERG, R. 2000: Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. – *Ambio* 29: 167-173.
- RICHTER, A., KLEIN, A.-M., TSCHARNTKE, T. & TYLIANAKIS, J.M. 2007: Abandonment of coffee agroforests increases insect abundance and diversity. – *Agroforestry Systems* 69: 175-182.
- RODGERS, D.J. & KITCHING, R.L. 2011: Rainforest Collembola (Hexapoda: Collembola) and the insularity of epiphyte microhabitats. – *Insect Conservation and Diversity* 4: 99-106.
- SCHROTH, G., FARIA, D., ARAUJO, M., BEDE, L., BAEL, S.A. VAN, CASSANO, C.R., OLIVEIRA, L.C. & DELABIE, J.H.C. 2011: Conservation in tropical landscape mosaics: the case of the cacao landscape of southern Bahia, Brazil. – *Biodiversity and Conservation* 20: 1335-1354.
- SCHROTH, G., FONSECA, G.A.B. DA, HARVEY, C.A., GASCON, C., VASCONCELOS, H.L. & IZAC, A.-M.N. 2004: Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes. – Island Press, Washington, DC, 523 pp.
- STEFFAN-DEWENTER, I., KESSLER, M., BARKMANN, J., BOS, M.M., BUCHORI, D., ERASMI, S., FAUST, H., GEROLD, G., GLENK, K., GRADSTEIN, S.R., GUHARDJA, E., HARTEVELD, M., HERTEL, D., KAPPAS, M., KO, S., LEUSCHNER, C., MAERTENS, M., MARGGRAF, R., MIGGE-KLEIAN, S., MOGEA, J., PITOPANG, R., SCHAEFER, M., SCHWARZE, S., WEBER, R., WOLTMANN, L., ZELLER, M. & TSCHARNTKE, T. 2011: Tradeoffs between income, biodiversity, and ecosystem functioning during tropical rainforest conversion and agroforestry intensification. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 4973-4978.
- STORK, N.E. & GASTON, K.J. 2004: Untangling ecological complexity on different scales of space and time. – *Basic and Applied Ecology* 5: 389-400.
- STUNTZ, S., LINDER, C., LINSENMAIR, K.E., SIMON, U. & ZOTZ, G. 2003: Do non-myrmecophilic epiphytes influence community structure of arboreal ants? – *Basic and Applied Ecology* 4: 363-374.
- STUNTZ, S., SIMON, U. & ZOTZ, G. 2002a: Rainforest air-conditioning: the moderating influence of epiphytes on the microclimate in tropical tree crowns. – *International Journal of Biometeorology* 46: 53-59.
- STUNTZ, S., ZIEGLER, C., SIMON, U. & ZOTZ, G. 2002b: Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. – *Journal of Tropical Ecology* 18: 161-176.
- TOBIN, J.E. 1995: Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. In: LOWMAN, M.D. & NADKARNI, N.M. (Eds.): *Forest Canopies*. – Academic Press, San Diego, CA, pp. 129-147.
- TOLEDO-ACEVES, T., GARCÍA-FRANCO, J.G., HERNÁNDEZ-ROJAS, A. & MACMILLAN, K. 2012: Recolonization of vascular epiphytes in a shaded coffee agroecosystem. – *Applied Vegetation Science* 15: 99-107.
- WILSON, E.O. 1987: The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. – *Biotropica* 19: 245-251.
- YANOVIK, S.P., BERGHOFF, S.M., LINSENMAIR, K.E. & ZOTZ, G. 2011: Effects of an epiphytic orchid on arboreal ant community structure in Panama. – *Biotropica* 43: 731-737.
- YANOVIK, S.P. & KASPARI, M. 2000: Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. – *Oikos* 89: 259-266.
- YANOVIK, S.P., NADKARNI, N.M. & GERING, J.C. 2003: Arthropods in epiphytes: a diversity component that is not effectively sampled by canopy fogging. – *Biodiversity and Conservation* 12: 731-741.
- YANOVIK, S.P., WALKER, H. & NADKARNI, N.M. 2004: Arthropod assemblages in vegetative vs. humic portions of epiphyte mats in a neotropical cloud forest. – *Pedobiologia* 48: 51-58.
- YUSAH, K.M., FAYLE, T.M., HARRIS, G. & FOSTER, W.A. 2012: Optimizing diversity assessment protocols for high canopy ants in tropical rain forest. – *Biotropica* 44: 73-81.