

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÍCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

FRANCISCO CIPRIANO DE LIMA JÚNIOR

**FORMIGAS CORTADEIRAS COMO ENGENHEIRAS DE ECOSISTEMA:
MUDANÇAS NA DEPOSIÇÃO E DECOMPOSIÇÃO DE SERAPILHEIRA NO
ENTORNO DE NINHOS DE *ATTA CEPHALOTES* E *ATTA SEXDENS***

Recife
2016

FRANCISCO CIPRIANO DE LIMA JÚNIOR

**FORMIGAS CORTADEIRAS COMO ENGENHEIRAS DE ECOSSISTEMA:
MUDANÇAS NA DEPOSIÇÃO E DECOMPOSIÇÃO DE SERAPILHEIRA NO
ENTORNO DE NINHOS DE *ATTA CEPHALOTES* E *ATTA SEXDENS***

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Biologia Animal da
Universidade Federal de Pernambuco,
como exigência para a obtenção do grau de
mestre em Biologia Animal.

Orientadora: Profa^a Dra. Inara Roberta Leal

Recife
2016

Catálogo na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Lima Júnior, Francisco Cipriano de

Formigas cortadeiras como engenheiras de ecossistema: mudanças na deposição e decomposição de serapilheira no entorno de ninhos de *Atta cephalotes* e *Atta sexdens*. / Recife: O Autor, 2016.

77 folhas: fig., tab.

Orientadora: Inara Roberta Leal

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Biologia Animal, Recife, 2016.

Inclui referências e anexo

1. Formiga-cortadeira 2. Ecossistemas 3. Serapilheira I.
Leal, Inara Roberta (orient.) II. Título

595.796

CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2017- 568

**FORMIGAS CORTADEIRAS COMO ENGENHEIRAS DE ECOSSISTEMA:
MUDANÇAS NA DEPOSIÇÃO E DECOMPOSIÇÃO DE SERAPILHEIRA NO
ENTORNO DE NINHOS DE *ATTA CEPHALOTES* E *ATTA SEXDENS***

APROVADA EM 26/022016
BANCA EXAMINADORA:

Dra. INARA ROBERTA LEAL (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Dr. MARCELO TABARELLI
Universidade Federal Rural de Pernambuco – UFPE

Dr. XAVIER ARNAN
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

Dra. CLEIDE M^a RIBEIRO DE ALBUQUERQUE
Universidade Federal de Pernambuco – UFPE

SUPLENTE:

Dra. LUCIANA IANNUZZI
Universidade Federal De Pernambuco – UFPE

Dr. JOSÉ DOMINGOS RIBEIRO NETO
Universidade Federal De Pernambuco – UFPE

RECIFE, 2016

AGRADECIMENTOS

Mais uma etapa está se concluindo! Uma etapa de evolução, aprimoramento e aprendizagem. Neste caminho escolhido para trilhar foram dois anos, porém muito rápidos, e há algumas pessoas a quem não posso deixar de agradecer.

À minha orientadora, Inara Leal, a quem agradeço pelas lições, confiança, leituras e correções, sugestões e ter proporcionado toda a estrutura para o desenvolvimento deste estudo.

Ao Comando Militar do Nordeste (CMNE) e ao Jardim Botânico do Recife, pela autorização e apoio para a realização das coletas.

Ao pessoal do herbário da UFPE, a curadora Marlene Barbosa e aos técnicos João Amazonas e Gabriel Mendes pelo apoio na utilização das estufas.

A Josafá Gomes da Gerencia de Meteorologia e Mudanças Climáticas da Agência Pernambucana de Águas e Climas pelos dados meteorológicos.

Aos amigos de laboratório pelas conversas, dicas, aprendizagens, atividades realizadas, lanches, bebedeiras e toda a cafunizagem, Elâine Ribeiro, Xavi Arnan, Clarissa Knoechelmann, Felipe Siqueira, Fernanda Oliveira, Caio/Carlos Félix, Dani Reis, Jônatas Levi, Isabelle Holanda, Welton Lupercinio, Israel Durval, Marcella Nínive, Carol Oliveira, Zezinho Domingos, Pedro Elias e Lucas Lima. Agradeço em especial aos três últimos pela ajuda dada em alguma das etapas deste estudo.

A Cristina Torres, a quem tenho que agradecer, apesar da distância deste ano, por todo o apoio, incentivo, dicas, carinho, amor, companheirismo, compreensão e planos.

À FACEPE (Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco), pela bolsa de estudos, possibilitou dedicação ao Programa de Pós-Graduação e realização deste estudo.

Agradeço desde já, aos titulares e suplentes da banca examinadora pelas correções e sugestões.



Há um tempo em que é preciso abandonar as roupas usadas,
que já tem a forma do nosso corpo,
e esquecer os nossos caminhos,
que nos levam sempre aos mesmos lugares.
É o tempo da travessia: e, se não ousarmos fazê-la,
teremos ficado, para sempre, à margem de nós mesmos.

Fernando Teixeira de Andrade

RESUMO

As formigas cortadeiras do gênero *Atta* são importantes herbívoros e um dos mais conspícuos engenheiros do ecossistema. Devido à construção de seus ninhos e a desfolha na vegetação que ocorre sobre eles, estas formigas têm a capacidade de alterar o regime de luz, as características físico-químicas dos solos e a quantidade de serapilheira nos arredores destes ninhos. Apesar de sua importância para a ciclagem de nutrientes, os mecanismos que causam a redução na serapilheira continuam desconhecidos. Neste estudo, nós investigamos, na Floresta Atlântica, a deposição e a decomposição da serapilheira em cinco distâncias ao longo de um transecto de 50 m a partir de ninhos de *Atta cephalotes* e *A. sexdens* até o sub-bosque não afetado pelas formigas. Encontramos uma diferença na deposição de serapilheira, com valores mais altos em cima do ninho em relação ao tratamento de 25 m da sua. Apesar de estudos anteriores mostrarem uma menor quantidade de serapilheira próximo dos ninhos. Já a decomposição de serapilheira apresentou diferenças entre o ninho e os demais. Isso se dá porque nas áreas dos ninhos há maior incidência de luz, aumento na temperatura e uma maior proporção de plantas pioneiras, as quais possuem maiores taxas de crescimento, de reposição foliar e de decomposição. Atrelado a isso, temos as atividades das formigas de fragmentar e carregar folhas mortas e de depositar solos com alto teor mineral sobre as folhas durante manutenção e ampliação da colônia. Nossos resultados mostram que as formigas cortadeiras têm um papel fundamental na dinâmica da serapilheira e na ciclagem de nutrientes, especialmente em florestas fragmentadas onde a densidade das colônias aumenta quando comparamos com áreas nucleares de florestas contínuas.

Palavras-chave: Atividade de engenharia. Attini, Bioindicadores. Ciclagem de matéria orgânica. Ciclagem de nutrientes. Clareira. Floresta Atlântica. Floresta tropical. Fragmentação de habitat.

ABSTRACT

Leaf-cutting ants of the genus *Atta* are important herbivores and one of the most conspicuous engineers of the ecosystem. Due to the construction of their nests and the defoliation in the vegetation that occurs on them, these ants have the capacity to alter the light regime, the physical-chemical characteristics of the soils and the amount of litter in the surroundings of these nests. Despite their importance for nutrient cycling, the mechanisms that cause the litter reduction remain unknown. In this study, we investigated, in the Atlantic Forest, deposition and litter decomposition at five distances along a 50 m transect from *Atta cephalotes* and *A. sexdens* nests to the understory not affected by the ants. We found a difference in litter deposition, with higher values on top of the nest relative to the treatment 25 m from its border, although previous studies show a smaller amount of litter near the nests. The decomposition of litter presented differences between the nest and the others. It occurs because in areas of nests there is a greater incidence of light, an increase in temperature and a higher proportion of pioneer plants, which have higher growth rates, foliar replacement and decomposition. In addition, the ants fragment and carry dead leaves and deposit soils with high mineral content on the leaves during maintenance and expansion of the colony. Our results show that leaf-cutting ants play a key role in litter dynamics and nutrient cycling, especially in fragmented forests where the density of colonies increases when compared to central areas of continuous forests.

Keywords: Attini. Atlantic rainforest. Bioindicators. Clearing, Engineering activity. Habitat fragmentation. Nutrient cycling. Organic matter cycling. Tropical rainforest.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
2 REFERENCIAL TEÓRICO	11
2.1 Engenharia de ecossistema	11
2.2 Cortadeiras: engenheiras de ecossistema	15
2.3 Serapilheira e a ciclagem de nutrientes	20
3 ARTIGO	28
Formigas cortadeiras como engenheiras de ecossistema: mudanças na deposição e decomposição de serapilheira no entorno de ninhos de <i>Atta cephalotes</i> e <i>Atta sexdens</i>	
3.1 Resumo	29
3.2 Introdução	33
3.3 Métodos	33
3.3.1 Área de Estudo	33
3.3.2 Seleção das colônias	33
3.3.3 Estimativa da deposição e decomposição da serapilheira	34
3.3.4 Análises estatísticas	35
3.4 Resultados	36
3.5 Discussão	37
3.6 Agradecimentos	42
3.7 Literatura citada	43
3.8 Tabela	51
3.9 Legenda de figuras	52
3.10 Figuras	53
4 CONCLUSÃO	56
REFERÊNCIAS	57
ANEXO	71
Normas para publicação no periódico	71

1 INTRODUÇÃO

Alguns organismos afetam direta ou indiretamente a disponibilidade dos recursos para outras as espécies, causando mudanças no meio biótico ou abiótico. Ao fazerem isso, modificam, mantêm e/ou criam novos habitats. Esses organismos são chamados de engenheiros de ecossistema (JONES et al., 1994). As formigas cortadeiras são importantes herbívoros (URBAS et al. 2007; WIRTH et al. 2003), dispersoras/predadoras de sementes (LEAL et al. 1998, SILVA et al. 2007) e um dos mais conspícuos engenheiros do ecossistema da região neotropical (WIRTH et al. 2003, MEYER et al. 2011a, 2013).

A engenharia das formigas cortadeiras se dá por conta de alterações microclimáticas, ocasionadas pela criação de clareiras devido à constante desfolha das árvores que estão sobre o ninho (CORRÊA et al. 2010, MEYER et al. 2011a); mudanças nas propriedades físicas e químicas dos solos devido à construção de seus ninhos gigantescos, trazendo solos minerais para a superfície e solos orgânicos para grandes profundidades (ALVARADO et al., 1981; MOUTINHO et al., 2003; WIRTH et al., 2003; MEYER, 2008), bem como a redução da cobertura de serapilheira nos arredores dos ninhos (MEYER et al. 2013; LIMA-JR 2014). Essas alterações não ocorrem apenas na área do ninho, mas também nas suas redondezas, influenciando o recrutamento de plantas jovens e a regeneração da floresta (CORRÊA et al. 2010, MEYER et al. 2011b).

Enquanto as mudanças microclimáticas e as condições do solo provocadas pela construção, manutenção e expansão dos ninhos dessas formigas têm recebido bastante atenção, os mecanismos que causam a redução na serapilheira continuam um fenômeno totalmente desconhecido, apesar da importância dessa serapilheira para a ciclagem de nutrientes (VITOUSEK, 1984; ABER e MELILLO, 1991). Uma vez que, em florestas tropicais de solos pobres em nutrientes, uma grande proporção dos nutrientes disponíveis são

armazenados na biomassa viva e a produtividade é mantida pela reciclagem rápida e absorção de nutrientes a partir da decomposição da serapilheira (COLE e RAPP, 1980; RICHARDS, 1996; VITAL, et al., 2004;), além de proteger o solo de forças erosivas, como chuvas (EWELL 1976, MORAES 2002).

Diante disso, o objetivo geral deste estudo foi investigar as causas da redução da serapilheira ao redor dos ninhos das formigas cortadeiras *Atta cephalotes* e *A. sexdens*. Através da avaliação da deposição e decomposição de serapilheira ao longo de um transecto que vai do centro do ninho até áreas não afetadas pelas formigas cortadeiras, pretendemos testar se esta redução de serapilheira é por conta: de uma menor deposição, uma maior decomposição ou, caso nenhuma destas hipóteses seja corroborada, maior coleta por parte das formigas. O estudo está dividido em duas partes: (1) referencial teórico e (2) manuscrito em formato de artigo científico a ser enviado para a revista *Journal of Tropical Ecology*.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Engenharia de ecossistema

Há muito tempo, os cientistas reconhecem que os organismos podem ter impactos importantes sobre os processos que ocorrem no ambiente. E os impactos de alguns desses organismos podem afetar significativamente organismos de outras espécies (JONES et al., 1994, 1997; JONES, 2012). Dessa maneira, Jones e colaboradores (1994) definiram como engenheiros de ecossistemas os organismos que direta ou indiretamente modulam a disponibilidade de recursos para outras espécies, causando mudanças de estado físico em matéria biótica ou abiótica e que ao fazerem isso, modificam, mantêm e/ou criam habitats, como castores, elefantes, minhocas, formigas e cupins.

Como Jones e colaboradores (1994) definiram que a engenharia de ecossistemas é um processo que a maioria dos organismos, se não todos, exerce, houve algumas controvérsias sobre o novo conceito, e alguns questionaram a utilidade do termo, visto que, de alguma forma, todas as espécies provocam algum grau de modificação do ambiente (REICHMAN e SEABLOOM, 2002). Mas, em alguns casos, o trabalho de alteração do ambiente é compartilhado entre espécies dentro de um sistema, como o crescimento de uma floresta ou um recife de coral. As árvores e os corais são fontes diretas de alimentos e espaço de vida para inúmeros organismos, mas a deposição de galhos, folhas ou tecido vivo coral não constitui engenharia. Pelo contrário, ela se enquadra na prestação direta de recursos (JONES et al., 1994).

No entanto, o desenvolvimento da floresta ou os recifes resulta em estruturas físicas que mudam o ambiente e modulam a distribuição e abundância de outros recursos (JONES et al., 1994). Devido à capacidade de influenciar a comunidade local, acreditamos que os

organismos classificados como engenheiros de ecossistemas são uma importante forma de interação para nortear os estudos a respeito do funcionamento dos habitats.

Jones e colaboradores (1994) ainda distinguiram os engenheiros entre alogênicos e autogênicos. Os engenheiros alogênicos são aqueles que modificam o ambiente ao transformar materiais vivos ou não vivos de um estado físico para outro estado físico através de meios mecânicos ou outros, como os castores, que transformam árvores vivas em árvores mortas ao cortá-las e utilizá-las para represar cursos de água, criando lagos, e assim alteram a distribuição e abundância de diversos grupos de organismos. Os engenheiros autogênicos modificam o ambiente através de suas próprias estruturas físicas, isto é, seus tecidos vivos e mortos, como árvores e algas gigantes. Pois, à medida que aumentam de tamanho, seus tecidos vivos e mortos criam habitats onde outros organismos poderão viver. Mas vale ressaltar, que todas essas mudanças de estado físico podem afetar diretamente o engenheiro positiva ou negativamente (JONES, 1997).

Jones e colaboradores (1994, 1997) utilizaram a ideia de Dawkins (1982) de que um gene tem influência no ambiente em que vive o organismo através do modo como o gene manipula o comportamento deste organismo e definiram os engenheiros de fenótipo estendido como organismos que criam estruturas ou efeitos que influenciam diretamente a aptidão dos indivíduos, ou colônias, no caso dos insetos sociais. De acordo com essas definições, cupins e formigas podem ser considerados como engenheiros de fenótipo estendido porque seus montes têm efeitos de feedback direto e positivo sobre as colônias, através da manutenção de umidade e proteção da população contra inimigos (NOIROT et al., 2000; TURNER, 2000).

Através das suas atividades de construção, engenheiros do ecossistema têm impactos sobre a agregação e porosidade do solo e, associados à matéria orgânica do solo, disponibilidade de microrganismos (LAVELLE et al., 1997, 2001; BARROS et al., 2001).

Através do seu impacto sobre a fertilidade do solo, essas estruturas biogênicas podem constituir manchas na paisagem, onde a quantidade de nutrientes do solo para as plantas é melhorada (KONATE et al., 1999; MACMAHON et al., 2000; KRISTIANSEN et al., 2001; LAFLEUR et al., 2002) ou piorada (MEYER et al., 2013).

A formação de estruturas como depressões, buracos, montículos, tocas, trilhas, crostas, macroporos e galerias de solo aliadas com a densidade per capita da atividade de engenharia determinam alterações geomorfológicas na estrutura da paisagem (JONES et al., 1994; JONES 2012). Sendo assim, duas espécies de engenheiros na mesma paisagem com mesmo efeito morfológico e densidade per capita - por exemplo, montículos de duas espécies de formigas - podem ter efeitos geomorfológicos acumulados (JONES 2012).

A definição dada por Jones influenciou a forma dos cientistas avaliarem o papel dos organismos no funcionamento do ecossistema. Alguns organismos já são estudados do ponto de vista de serem responsáveis pela alteração da dinâmica do ecossistema através da modificação, manutenção e/ou criação de habitats para outros organismos no ecossistema (e.g. WRIGHT et al., 2002; LAUGEN et al., 2015; OSAWA, 2016). As várias interações diretas e indiretas entre os engenheiros e outros organismos tanto acima quanto abaixo do solo são fatores poderosos na criação de heterogeneidade espacial e temporal. Como heterogeneidade é frequentemente positivamente correlacionada com a diversidade (MACARTHUR e MACARTHUR 1961, MACARTHUR 1968, VIVIAN-SMITH, 1997), os engenheiros do solo podem desempenhar um papel fundamental no aumento da riqueza de espécies de plantas ou modificando a estrutura da comunidade vegetal dos ecossistemas (JOUQUET et al., 2006).

Byers (2006) propõe que os engenheiros de ecossistemas podem ser úteis para orientar a restauração dos sistemas ecológicos, aguçando nossa compreensão de como intervir de

forma mais eficaz. Sendo assim, é necessário conhecer quais espécies e como elas desempenham o papel de engenharia de ecossistemas, pois essas espécies precisam ser preservadas e/ou ter suas populações controladas devido a sua capacidade de estruturação do ambiente, que influencia na estrutura das comunidades, e por serem chaves para o monitoramento de áreas. Para isso, é essencial estabelecer a ligação entre as exigências ecológicas dos engenheiros e seus impactos sobre o funcionamento do ecossistema, uma vez que os engenheiros de ecossistema podem atuar como facilitadores crescentes da diversidade de espécies, particularmente em sistemas fisicamente ou bioticamente estressados (HACKER e GAINES, 1997).

Ao lado dos castores, talvez os engenheiros de ecossistemas mais conhecidos sejam as minhocas, os cupins e as formigas. Estes dois últimos foram identificados como os engenheiros mais importantes do solo devido à capacidade destes organismos de se mover através do solo e de construir estruturas organo-minerais com propriedades físicas, químicas e microbiológicas específicas (LAVELLE et al., 1997).

Todas as formigas (Hymenoptera: Formicidae) são eusociais, compreendendo uma divisão de trabalho em um sistema de castas, cuidado com os jovens e sobreposição de gerações, sendo os insetos sociais ecologicamente mais bem sucedidos (GULLAN e CRANSTON, 2008). Dentre os insetos eusociais, Formicidae é o grupo mais diverso. Além da abundância já citada, a diversidade taxonômica das formigas também impressiona com 13.188 espécies válidas (BOLTON, 2016). As formigas podem modificar as propriedades das suas estruturas de nidificação, dependendo do tamanho do ninho e densidade de indivíduos, de modo a regular o microclima para temperaturas necessárias em seus ninhos para criação da prole e/ou fungicultura (ROSENGREN et al, 1987; MEYER et al., 2011a). Estudos também mostram que o solo de ninhos de formigas pode conter um aumento de nutrientes, quando

comparados com áreas controle (PASSOS e OLIVEIRA, 2004; LEAL et al., 2007; SOUSA-SOUTO et al., 2007).

Mas os efeitos das formigas não ficam apenas nos solos. Algumas formigas podem criar e manter zonas livres de vegetação ao redor de seus ninhos através da remoção de detritos e de cortes na vegetação, onde a formiga se beneficiaria com a facilitação no forrageio, diminuição do risco de exposição ao fogo, predação e aumento da exposição à radiação solar (MACMAHON et al., 2000). Outro tipo de engenharia que chama a atenção nas formigas são as estruturas chamadas jardins de formigas, onde se estabelece uma relação mutualística entre formigas e plantas epífitas especializadas (JOLIVET, 1996). As formigas carregam sementes das epífitas e constroem seus ninhos em torno das raízes dessas epífitas, desenvolvendo assim agregações de solo artificial, onde plantas e formigas adquirem nidificação e nutrientes (BUCKLEY, 1982; ORIVEL e DEJEAN, 1999).

A engenharia de ecossistema por parte das formigas ainda precisa ser mais bem estudada, visto que é um grupo cuja diversidade taxonômica e abundância impressionam. Somam mais de 15% da biomassa total da fauna das florestas tropicais, savanas e campos, podendo existir mais de 8 milhões de formigas em apenas 1 hectare de floresta terra-firme amazônica (FITTKAU e KLINGE, 1973), sendo, portanto, um grupo de grande impacto no ecossistema. Dentro do grupo das formigas, as que possuem a engenharia de ecossistema mais conspícua são provavelmente as formigas cortadeiras do gênero *Atta* Fabricius, 1804.

2.2 Formigas cortadeiras: engenheiras de ecossistema

As formigas exibem vários hábitos alimentares; existem formigas predadoras especialistas em diversos grupos de artrópodes do solo e da vegetação, predadoras, generalistas, detritívoras, nectarívoras e herbívoras (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990). As

formigas herbívoras são, na verdade, formigas cultivadoras de fungo, e, assim, deveriam ser consideradas fungívoras (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990). As cultivadoras de fungo constituem um grupo monofilético, entre as quais as formigas cortadeiras tiveram origem entre 8 e 12 milhões de anos, estando restritas às áreas tropicais e subtropicais do novo mundo, ocorrendo entre as latitudes 40°N e 44°S, que é a região de maior número de gêneros endêmicos de formigas (BOLTON, 1994; LATTKE, 2003; SCHULTZ e BRADY, 2008).

As formigas cortadeiras (*Atta* Fabricius, 1804 e *Acromyrmex* Mayr, 1865) são bastante conhecidas por sua atividade de coleta de material vegetal fresco, especialmente folhas, com o qual elas cultivam seu fungo simbiote (LEAL e OLIVEIRA, 2000). Olf e Ritchie (1998) destacam a importância dos efeitos dos herbívoros na estrutura espacial das comunidades vegetais. Os efeitos da herbivoria variam de uma escala pequena a uma catastrófica, dependendo da parte da planta removida, da intensidade de remoção e do efeito desse ataque no desenvolvimento da planta (CRAWLEY, 1983, WIRTH et al., 2003).

Em teoria, níveis baixos de herbivoria podem estimular o crescimento das plantas (WIRTH et al., 2003). Contudo, níveis anuais de herbivoria de 10% já são considerados suficientes para reduzir o sucesso reprodutivo de espécies arbóreas tropicais (DIRZO, 1984; MARQUIS, 1984; 1992). Tendo isso em vista, colônias de *Atta cephalotes* (Linnaeus, 1758), por exemplo, podem coletar até 15% da quantidade de folhas nas suas áreas de forrageamento (URBAS et al., 2007), abrangendo até 50% da flora regional (WIRTH et al., 2003). Além de herbívoros vorazes (WIRTH et al. 2003; URBAS et al. 2007), essas formigas são dispersoras/predadoras de sementes (LEAL et al., 1998; Silva et al., 2007). Sendo assim, nas florestas e savanas neotropicais, as formigas cortadeiras são os herbívoros generalistas mais conspícuos, participando e influenciando vários processos ecológicos que interferem na regeneração de uma floresta.

Os ninhos das formigas cortadeiras são estruturas biogênicas colossais, podendo atingir profundidades de 7 m, conter até 8.000 câmaras subterrâneas e atingir uma área externa de até 250 m² (CHERRETT, 1989; HÖLLDOBLER e WILSON, 2011). Moutinho (1998) demonstra que *Atta sexdens* cria ninhos com heterogeneidade subterrânea complexa. Devido às atividades de manutenção e expansão de seus ninhos, as formigas cortadeiras fazem uma deposição contínua de material mineral sobre a superfície do ninho, produzindo um novo horizonte edáfico, neste caso, um novo horizonte A1 com elevado teor mineral (ALVARADO et al., 1981, MEYER et al., 2013). Este novo horizonte pode, também, ter sua gênese alterada pela redução de serapilheira da superfície do ninho até uma área de até 39 m ao seu redor diminuindo o conteúdo de carbono e nitrogênio, a capacidade de trocas de cátions e a matéria orgânica dos solos (MEYER et al., 2013). Por outro lado, os horizontes B do solo também podem ser enriquecidos em matéria orgânica (1) pelo acúmulo de material orgânico nas lixeiras subterrâneas, (2) pela remoção de material mineral, como argila e areia, e (3) pela difusão/percolação de nutrientes (ALVARADO et al., 1981; MOUTINHO et al., 2003; WIRTH et al., 2003; MEYER, 2008).

Essas estruturas construídas pelas formigas cortadeiras também servem de abrigo para diversos organismos. Em revisão, Araújo e colaboradores (2011) relacionaram uma série de organismos associados aos ninhos dessas formigas, entre eles, Collembola, Chilopoda, Diplopoda, Blattidae e diversas famílias de Coleoptera os quais possuem representantes detritívoros (participam do processo de ciclagem de nutrientes). Dentre os vertebrados, se destacam os “répteis” e os anfíbios, que são encontrados por circunstâncias diversas (ARAÚJO et al., 2011).

Alguns estudos mostram que as formigas cortadeiras diminuem a quantidade de nutrientes do solo em torno dos seus ninhos (BIEBER et al., 2011; MADUREIRA et al., 2013; MEYER et al., 2013), e que as plantas que crescem próximas a estas estruturas

apresentam menor crescimento e sobrevivência em relação àquelas localizadas mais distantes dos ninhos (SCHOEREDER e HOWSE, 1998; MOUTINHO et al., 2003; FARJI-BRENER et al., 2010; MEYER et al., 2011b). No entanto, outros estudos mostram um aumento na quantidade de nutrientes do solo em torno dos seus locais de nidificação e que as plantas desses locais respondem com um maior crescimento, abundância e/ou desempenho e aumentam a biomassa de raízes e nutrientes foliares de árvores e herbáceas (FARJI-BRENER e TADEY, 2009; STERNBERG et al., 2007; SOUSA-SOUTO 2007; 2008). Essa diferença se dá provavelmente devido à localização das lixeiras da colônia, onde o material orgânico é descartado (LEAL et al., 2014). Ninhos com lixeiras externas (que ocorrem apenas em duas das 17 espécies de *Atta*) influenciam a fertilidade dos solos mais fortemente que ninhos com lixeiras internas (as demais espécies), que tendem a concentrar a matéria orgânica nas camadas inferiores do solo, onde apenas árvores adultas conseguem se beneficiar do aumento em nutrientes (LEAL et al., 2014).

Sobre estes ninhos, as formigas abrem clareiras de tamanho relativamente grande comparadas às clareiras criadas por outros animais ($12,9 \pm 3,3 \text{ m}^2$), mas bem menor que clareiras causadas pela queda de árvores (CORRÊA et al., 2010). Essas clareiras são formadas porque as árvores estabelecidas nos murundus acabam morrendo pela desfolha constante imposta pelas formigas cortadeiras (MEYER et al., 2011a, 2011b). O nível de luz que chega ao chão da floresta é três vezes maior do que aquele que chega a áreas não influenciadas pelas formigas e pode atingir até 4 metros da margem dos formigueiros, sendo acompanhados por aumentos na temperatura e reduções na umidade dos solos dos ninhos quando comparados com áreas-controle (MEYER et al., 2011a, 2011b). Outro dado que extrapola a área das clareias é a redução de serapilheira em uma área de até 40 m a partir do formigueiro (MEYER et al., 2013). As mudanças citadas no regime de luz e no microclima reduzem o recrutamento de espécies vegetais, especialmente de grupos de árvores tolerantes à sombra, não apenas

sobre o ninho, mas por dezenas de metros ao seu redor (CORRÊA et al., 2010, MEYER et al., 2011b).

A fragmentação e a perda de habitat levam a extinções locais, causando quase sempre perda na diversidade taxonômica, funcional e filogenética das comunidades de plantas e animais (SANTOS et al., 2008, 2010, LEAL et al., 2012). Neste sentido, muitas das espécies de formigas têm suas populações reduzidas, ou até mesmo extintas localmente. Apesar disso, as formigas cortadeiras, *Atta* e *Acromyrmex*, constituem um dos poucos grupos que se beneficia deste tipo de perturbação antrópica (WIRTH et al., 2007, MEYER et al., 2009; DOHM et al., 2011; BARRERA et al., 2015). Em pequenos fragmentos e áreas de bordas da Floresta Atlântica, *Atta cephalotes* e *A. sexdens* apresentam uma densidade de colônias cinco vezes mais alta que em áreas nucleares de grandes remanescentes (WIRTH et al., 2007; MEYER et al., 2009). E na Amazônia, estas duas espécies, mais *A. laevigata*, chegam a uma densidade de colônias 20 vezes mais alta nos primeiros 50 m da borda florestal quando comparado com áreas mais nucleares (DOHM et al., 2011).

As causas deste aumento incluem a proliferação de plantas pioneiras (SANTOS et al., 2008), as quais são mais palatáveis (FARJI-BRENER, 2001) e mais utilizadas pelas formigas cortadeiras (URBAS et al., 2007; FALCÃO et al., 2011) e a redução de inimigos naturais, como predadores (WIRTH et al., 2008) e moscas parasitóides (ALMEIDA et al., 2008). Dessa forma, o papel das formigas cortadeiras em florestas e savanas neotropicais será intensificado à medida que estes ambientes se tornam mais fragmentados. De fato, já foi registrado que as taxas de herbivoria das formigas cortadeiras são maiores em bordas de floresta que em áreas nucleares (URBAS et al., 2007). Além disso, as mudanças microclimáticas causadas pela construção dos ninhos também são mais intensas próximas em colônias localizadas mais próximas às bordas da floresta (CORRÊA et al., 2010, MEYER et al., 2011a, 2011b, 2013).

Por fim, a construção desses ninhos extraordinários, os quais servem de abrigo para uma série de organismos, e a atividade de desfolha da vegetação desencadeiam uma série de mudanças nas propriedades físicas e químicas dos solos. Além de agirem na dispersão/predação de sementes (LEAL et al., 1998, SILVA et al., 2007; COSTA et al., 2013), essas formigas também causam alterações do regime de luz (CÔRREA et al., 2010, MEYER et al., 2011a), das condições microclimáticas (MEYER et al., 2011a), e uma redução na quantidade de serapilheira nos arredores dos seus imensos ninhos (MEYER et al., 2013; LIMA-JR., 2014), redução esta que não sabemos ao certo seus mecanismos causadores. Todos esses efeitos modificam o recrutamento de espécies arbóreas e influenciam a estrutura e a dinâmica da comunidade (CÔRREA et al., 2010; MEYER et al., 2011a), com implicações sobre a manutenção da diversidade biológica e isso coloca as formigas cortadeiras como importantes “organismos chaves” classificados como engenheiros de ecossistemas (JONES et al., 1994, 1997; CORRÊA et al., 2010; MEYER et al., 2011a, 2011b e 2013).

2.3 Serapilheira e a ciclagem de nutrientes

Serapilheira é a camada de resíduos orgânicos que se acumula, durante um intervalo de tempo, sobre o solo dos ecossistemas florestais, a qual é constituída por folhas, gravetos, ramos, caules, cascas, frutos, flores, corpos e dejetos de animais (CARPANEZZI, 1980; NEWBOULD, 1967). Destes componentes, a serapilheira de florestas tropicais úmidas é composta, de maneira geral, de 60 a 80% por folhas (BRAY e GORHAM, 1964; MORELLATO, 1992; CUSTÓDIO-FILHO, 1996). Nestas florestas, parte do processo de retorno de matéria orgânica e de nutrientes para o solo florestal se dá por meio da produção ou deposição de serapilheira, sendo considerada o meio mais importante de transferência de

elementos essenciais, como Carbono, Nitrogênio, Fósforo e Cálcio da vegetação para o solo (VITAL, et al., 2004; COLE e RAPP, 1980)

A deposição deste material predominantemente vegetal pode ser influenciada por fatores bióticos e abióticos, como tipo de vegetação, temperatura, precipitação, altitude, latitude, estágio sucessional, luz, características do solo, disponibilidade de água, entre outros (FIGUEIREDO FILHO et al., 2003). Considerando que as florestas tropicais são um dos ambientes mais ricos em termos de diversidade de espécies (PRIMACK e RODRIGUES, 2001) e, portanto, têm uma grande diversidade florística e uma comunidade muito diversificada de organismos decompositores (SANCHES et al., 2009), pode-se concluir que o tipo de vegetação e as condições ambientais são fatores determinantes da quantidade e qualidade do material que cai no solo, determinando a heterogeneidade e a taxa de decomposição do material depositado na superfície do solo (CORREIA et al., 1999; MOREIRA e SIQUEIRA, 2002).

Segundo Delitti (1984), há dois padrões principais para a deposição anual de serapilheira. O primeiro se refere a uma maior deposição na época seca, como ocorre em ecossistemas amazônicos, cerrados e nas florestas estacionais semidecíduas, e está diretamente ligado à quantidade e disponibilidade de água no solo que, nessa época, tende a ser reduzida nestes ambientes, causando um estresse hídrico e, conseqüentemente, a senescência do vegetal, aumentando assim a quantidade de material aportado. O segundo caso é o oposto e consiste em um aumento na intensidade de deposição de serapilheira na época úmida, típico das florestas atlânticas e restingas, estando ligado ao impacto mecânico provocado pelas chuvas e os ventos, provocando um aumento na taxa de deposição. Lourens e colaboradores (2016) relatam que a resiliência da biomassa das florestas depende fortemente de uma alta disponibilidade de água e um pequeno déficit hídrico climatológico. Sendo assim,

podemos esperar que as alterações nos ciclos das chuvas relacionadas às perspectivas de mudanças climáticas podem interferir na dinâmica da ciclagem de nutrientes.

De acordo com Bray e Gorham (1964), temperaturas elevadas e maior quantidade de insolação constituem-se nos fatores climáticos mais relevantes para uma maior deposição de serapilheira. Já Martins e Rodrigues (1999), estudando a deposição de serapilheira em clareiras de uma floresta estacional semidecidual, verificaram que a velocidade dos ventos pode atuar como o fator mais relevante na deposição de serapilheira.

Visto que diversos fatores, como as condições climáticas e fenológicas, afetam a deposição de serapilheira e a ciclagem dos nutrientes (POGGIANI e SCHUMACHER, 2000), podemos esperar uma variação na deposição de serapilheira ao longo dos meses e de sua quantidade acumulada sobre o solo ao longo da floresta. No interior de uma floresta, a serapilheira depositada sobre o solo desempenha papel fundamental na manutenção das condições ideais para o processo de infiltração de água (SCHUMACHER e HOPPE, 1998). O escoamento superficial em áreas florestais é muito pequeno, devido à grande infiltração e retenção de água pela serapilheira (SCHUMACHER e HOPPE, 1998). Dessa maneira, a serapilheira tem papel fundamental, juntamente com a vegetação rasteira, no controle da erosão. Mas Schumacher e Hoppe (1998) ressaltam que essa capacidade tem variado conforme a espessura da serapilheira.

A quantidade de serapilheira também pode facilitar ou inibir a germinação de sementes e emergência de plântulas (FACELLI, 1994; HOVSTAD e OHLSON, 2009). Altas quantidades de serapilheira reduzem a razão vermelho:vermelho-extremo, que inibe a germinação de espécies positivamente fotoblásticas (FACELLI e PICKETT, 1991) e pode representar uma barreira física limitante impedindo a emergência das plântulas (VAZQUEZ-YANES et al., 1990). Rodrigues e Capelloto (2012) mostraram que a serapilheira pode restringir o nascimento de espécies herbáceas, especialmente pteridófitas. Do mesmo modo, a

serapilheira pode favorecer o desenvolvimento de fungos patogênicos e agravar danos físicos causados por herbívoros (BENITEZ-MALVINO e KOSSMANN-FERRAZ; 1999, FACELLI, 1994, GARCIAIA-GUZMAN e BENITEZ-MALVINO, 2003).

Por outro lado, a serapilheira pode assegurar a umidade adequada durante curtos períodos de seca (FOWLER, 1988), diminuir a probabilidade de sucesso dos predadores de sementes (CINTRA, 1997) e assegurar a disponibilidade de nutrientes para as plântulas (BREARLEY et al., 2003). Além disso, a profundidade da serapilheira é o melhor preditor de variação na composição e abundância de espécies de formigas que vivem na serapilheira em diferentes distâncias da borda da floresta (CARVALHO e VASCONCELOS, 1999; SILVA et al., 2011). Então as respostas à quantidade de serapilheira, em geral, são variáveis e são fatores importantes na promoção da diversidade e distribuição de plantas e da fauna edáfica.

Apesar da incrível biodiversidade das florestas tropicais, essas florestas têm geralmente um solo pobre em nutrientes (POGGIANI, 1992; RICHARDS, 1996). Tanto para as florestas primárias, como para as florestas secundárias, a produtividade é mantida pela reciclagem rápida e absorção de nutrientes em decomposição da serapilheira (POGGIANI, 1992; RICHARDS, 1996; WILCKE et al., 2002). A decomposição pode ser definida como a redução ou perda de massa de um substrato (SEASTEDT, 1984). Essa redução de massa é resultado da (1) lixiviação de materiais solúveis, (2) o catabolismo ou oxidação da matéria orgânica, que em última análise converte Carbono fixo em CO₂, H₂O e energia, e (3) fragmentação, que é a redução das partículas em pequenos detritos, expondo assim, uma grande superfície de área para colonização e ataque microbiano (SWIFT, 1979; SEASTEDT, 1984). Na maioria dos ecossistemas florestais, esta cadeia de eventos é impulsionada por fatores ambientais como umidade, temperatura e qualidade da serapilheira (BRINSON et al., 1981; COTEAUX et al., 1995; CADISH e GILLER, 1997; CORREIA et al., 1999; MOREIRA e SIQUEIRA, 2002; SALIMON et al., 2004; CASTANHO e OLIVEIRA, 2008).

As taxas de decomposição em florestas tropicais (Atlântica e restinga) são duas vezes mais rápidas do que para as florestas sazonais (semi-decídua e cerrado) e sustentam a ideia que a intensidade e a distribuição da precipitação são preditores importantes das taxas de decomposição (CASTANHO e OLIVEIRA, 2008). Dessa maneira, uma vez que nas áreas tropicais a temperatura é bastante constante, podemos esperar que os padrões de precipitação sejam os condicionantes mantenedores da dinâmica da ciclagem de nutrientes. O efeito da umidade, juntamente com temperatura e radiação solar, tem papel fundamental sobre a atividade da microbiota que pode levar a diferentes taxas de decomposição entre florestas tropicais com condições de umidade distintas (WILLIAMS e GRAY, 1974; SALIMON et al., 2004).

No processo de decomposição da serapilheira, a responsabilidade dos organismos começa na fase de fragmentação, na qual a fauna edáfica é constituída, sobretudo, de artrópodes, que têm como principal função a degradação do material para que este seja posteriormente decomposto pelos microrganismos e, ao final do processo, haja a liberação gradativa dos nutrientes minerais que são constituintes dos tecidos orgânicos (GOLLEY et al., 1978). Um conjunto diversificado de protozoários, nematoides, anelídeos e artrópodes influencia nesse processo, mas fungos e bactérias são diretamente responsáveis pela maior parte da degradação da matéria orgânica, e a parte que não for assimilada por esses organismos, ficará disponível na forma de nutrientes, e assim, perfazendo o ciclo da matéria (SEASTEDT, 1984).

Além das condições climáticas, fenológicas e dos microrganismos, a qualidade da serapilheira, especialmente a relação C/N, tem sido proposta como uma preditora da taxa de decomposição (HEAL et al., 1997). O Nitrogênio tem sido apontado como um dos fatores que mais limita a decomposição da serapilheira, uma vez que determina o crescimento e a substituição da biomassa microbiana que está mineralizando (quando a substância orgânica é

convertida em uma substância inorgânica) o carbono orgânico (HEAL et al., 1997). A liberação líquida ou imobilização do Nitrogênio (i.e. quando a biomassa microbiana retém substâncias químicas complexas que antes estavam disponíveis para as plantas, passando a não serem mais disponíveis) pode ser prevista a partir da relação de materiais orgânicos como a relação C/N ou concentração de N.

Se a relação de C/N for inferior a 20 ou a concentração de N é superior a 2,5%, o Nitrogênio será libertado e o material se decompõe rapidamente. Se C/N for maior do que 20, o N é susceptível de ser imobilizado até a decomposição e a respiração diminuir a relação C/N (HEAL et al., 1997). Firme (2005) explica que quanto menor a quantidade de Nitrogênio no processo, mais lentamente ocorrerá a decomposição. Contudo, a incorporação ao solo de material com alto teor de carbono orgânico provoca imediata redução de O₂ e aumento de CO₂ do ar do solo, acelerando a velocidade de decomposição da serapilheira.

Taxas de decomposição diferentes entre as espécies vegetais tropicais já foram documentadas (BABBAR e EWELL, 1989; ALVAREZ e BECERRA, 1996; MONTANEZ, 1998; SUNDARAPANDIAN e SWAMY, 1999), porque a composição e a estrutura florística da floresta se alteram durante a sucessão (BROWN e LUGO, 1990). Dessa forma, a decomposição dependerá da idade da floresta (COLEMAN e CROSSLEY, 1996). Plantas pioneiras têm taxas mais elevadas de crescimento e de reposição foliar do que as árvores tardias (COLEY, 1983). Se espécies pioneiras têm altas taxas de decomposição, devido ao maior teor de nutrientes nas folhas, então seria esperada uma decomposição mais rápida em florestas jovens, quando comparada com florestas maduras. Por outro lado, Brown e Lugo (1990) dizem que as florestas maduras podem ser mais eficientes na reciclagem dos nutrientes, dessa forma, poderíamos esperar taxas de decomposição mais elevadas nessas florestas.

Zhang e Zak (1995) investigaram a decomposição sob clareiras e verificaram que as taxas de decomposição da serapilheira variaram consideravelmente, sendo maiores sob a copa, seguida das pequenas clareiras e menores sob as grandes clareiras. Grandes clareiras têm entradas mais elevadas de radiação solar (ZHANG e ZAK, 1995). Essas clareiras também têm maiores entradas do volume de precipitação do que as pequenas clareiras ou sob o dossel sem clareira (ZHANG e ZAK, 1995). No entanto, grandes clareiras podem acelerar a evaporação da umidade do solo e o escoamento superficial (ZHANG e ZAK, 1995). A baixa umidade do solo e maior intensidade de luz em grandes clareiras seriam inadequadas para as atividades de alguns decompositores primários, especialmente algumas bactérias e fungos e, assim, inibir a atividade microbiana, afetando em última análise, as taxas de decomposição (ZHANG e ZAK, 1995).

A qualidade da serapilheira como o determinante primordial para decomposição dentro de um determinado clima varia enormemente de acordo com as espécies, porém isso tem sido pouco estudado (COTEAUX et al., 1995; CADISH e GILLER, 1997; PEREZ-HARGUINDEGUY et al., 2000). Da mesma forma, as consequências da diversidade dos organismos edáficos no ecossistema são pouco compreendidas, com exceção de algumas espécies-chave ou engenheiros do ecossistema, tais como minhocas, cupins e formigas (JONES et al., 1994). Para Souza e Davide (2001), o processo de ciclagem é de grande importância, não só para o entendimento do funcionamento dos ecossistemas, mas também na busca de informações para o estabelecimento de práticas de manejo florestal para recuperação de áreas degradadas e manutenção da produtividade.

ARTIGO A SER ENVIADO À REVISTA *JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY*

3 Formigas cortadeiras como engenheiras de ecossistema: mudanças na deposição e decomposição de serapilheira no entorno de ninhos de *Atta cephalotes* e *Atta sexdens*

Título curto: Engenharia de formigas cortadeiras

Palavras-chaves: Atividade de engenharia, Attini, Bioindicadores, Ciclagem de matéria orgânica, Ciclagem de nutrientes, Clareira, Floresta Atlântica, Floresta tropical, Fragmentação de habitat, Microclima.

Francisco C. Lima-Jr¹, Inara R. Leal^{2,*}

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Moraes Rego, s/n, Cidade Universitária, CEP 50670-901, Recife, PE, Brasil

²Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Prof. Moraes Rego, s/n, Cidade Universitária, CEP 50670-901, Recife, PE, Brasil

*Autor de correspondência: e-mail: irleal@ufpe.br

3.1 Resumo

As formigas cortadeiras do gênero *Atta* são importantes herbívoros e um dos mais conspícuos engenheiros do ecossistema. Devido à construção de seus ninhos e a desfolha na vegetação que ocorre sobre eles, estas formigas têm a capacidade de alterar o regime de luz, as características físico-químicas dos solos e a quantidade de serapilheira nos arredores destes ninhos. Apesar de sua importância para a ciclagem de nutrientes, os mecanismos que causam a redução na serapilheira continuam desconhecidos. Neste estudo, nós investigamos, na Floresta Atlântica, a deposição e a decomposição da serapilheira em cinco distâncias ao longo de um transecto de 50 m a partir de ninhos de *Atta cephalotes* e *A. sexdens* até o sub-bosque não afetado pelas formigas. Encontramos uma diferença na deposição de serapilheira, com valores mais altos em cima do ninho em relação ao tratamento de 25 m da sua borda ($P = 0,014$). Apesar de estudos anteriores mostrarem uma menor quantidade de serapilheira próximo dos ninhos. Já a decomposição de serapilheira apresentou diferenças entre o ninho e os demais tratamentos ($P < 0,0001$). Isso se dá porque nas áreas dos ninhos há maior incidência de luz, aumento na temperatura e uma maior proporção de plantas pioneiras, as quais possuem maiores taxas de crescimento, de reposição foliar e de decomposição. Atrelado a isso, temos as atividades das formigas de fragmentar e carregar folhas mortas e de depositar solos com alto teor mineral sobre as folhas durante manutenção e ampliação da colônia. Nossos resultados mostram que as formigas cortadeiras têm um papel fundamental na dinâmica da serapilheira e na ciclagem de nutrientes, especialmente em florestas fragmentadas onde a densidade das colônias aumenta quando comparamos com áreas nucleares de florestas contínuas.

3.2 INTRODUÇÃO

Engenheiros do ecossistema são organismos que, direta ou indiretamente, afetam a disponibilidade dos recursos para outras espécies, causando mudanças no meio biótico e abiótico dos ecossistemas. Ao fazerem isso, modificam, mantêm e/ou criam novos habitats (Jones *et al.* 1994). Alguns engenheiros constroem estruturas biogênicas, as quais criam manchas e determinam alterações geomorfológicas na estrutura da paisagem (Jones *et al.* 1994; Jones 2012), influenciando a estrutura da comunidade e causando efeitos sobre a manutenção da diversidade biológica (Jones *et al.* 1994; Meyer *et al.* 2011a, 2013; Wirth *et al.* 2003).

Um dos mais conspícuos engenheiros do ecossistema da região neotropical são as formigas cortadeiras do gênero *Atta* Fabricius, 1804 (Formicidae: Myrmicinae) (Wirth *et al.* 2003, Meyer *et al.* 2011a, 2013), as quais são importantes herbívoros (Urbas *et al.* 2007; Wirth *et al.* 2003), dispersoras/predadoras de sementes (Leal *et al.* 1998, Silva *et al.* 2007). A engenharia das formigas cortadeiras se dá devido aos seus ninhos colossais que mudam o regime de luz (Corrêa *et al.* 2010, Meyer *et al.* 2011a) e as características edáficas (Meyer *et al.* 2013), não só na área do ninho mas também em suas redondezas, influenciando o recrutamento de plantas jovens e a regeneração da floresta (Corrêa *et al.* 2010, Meyer *et al.* 2011b). A mudança no regime de luz se dá por causa da constante desfolha das árvores que estão sobre o ninho (Meyer *et al.* 2011a; 2011b), abrindo assim clareiras de tamanho relativamente grande quando comparado àquelas criadas por outros animais ($12,9 \pm 3,3 \text{ m}^2$), mas bem menores do que clareiras criadas devido à queda de árvores (Corrêa *et al.* 2010). A abertura dessas clareiras aumenta a penetração de luz que pode ser de duas a três vezes mais altas sobre o ninho do que em áreas de sub-bosque sem a ação das formigas (Corrêa *et al.* 2010, Meyer *et al.* 2001a). Além disso, provoca aumentos na temperatura e reduções na umidade do ar e do solo não apenas sobre os ninhos, mas em dezenas de metros ao seu redor

quando comparados com áreas controle não afetadas pelas formigas (Meyer *et al.* 2011a; 2011b). O aumento na disponibilidade de luz e as mudanças microclimáticas reduzem o recrutamento de plantas tolerantes à sombra, favorecem a colonização de plantas pioneiras (Corrêa *et al.* 2010, Meyer *et al.* 2011b, Leal *et al.* 2010) influenciam a regeneração das florestas (Garrettson *et al.* 1998, Hull-Sanders & Howard 2003, Wirth *et al.* 2003, Corrêa *et al.* 2010, Meyer *et al.* 2011b), sendo então considerada uma atividade de engenharia das formigas cortadeiras (Leal *et al.* 2014).

A construção e manutenção dos ninhos das formigas cortadeiras também provocam grandes mudanças nas propriedades físico-químicas dos solos (Meyer *et al.* 2013). A deposição contínua pelas formigas de material vegetal para a criação de seu fungo simbiote, além da manutenção de lixeiras subterrâneas (comum na grande maioria das 17 espécies de *Atta*, ver revisão em Leal *et al.* 2014) e a difusão/percolação de nutrientes cria um novo horizonte B em grandes profundidades (Alvarado *et al.* 1981; Moutinho *et al.* 2003; Wirth *et al.* 2003; Meyer, 2008). Por outro lado, a deposição mineral sobre a superfície do ninho produz um novo horizonte A1 com elevado teor mineral (Alvarado *et al.* 1981). Essa inversão de camadas do solo, bem como a redução da quantidade de serapilheira nos arredores dos ninhos (Meyer *et al.* 2013; Lima-Jr 2014), diminuem a fertilidade dos solos, modificando o recrutamento de espécies arbóreas e também influenciando a estrutura da floresta (CORRÊA *et al.* 2010; MEYER *et al.* 2011a; 2011b e 2013). Dessa forma, a construção e manutenção dos ninhos também é considerada uma atividade de engenharia das formigas cortadeiras (Leal *et al.* 2014).

Enquanto as mudanças no regime de luz e nas condições do solo provocadas pela construção e manutenção dos ninhos das formigas cortadeiras têm recebido bastante atenção, os mecanismos que causam a redução na serapilheira nos arredores dos ninhos continuam um fenômeno totalmente desconhecido, apesar de sua importância para a ciclagem de nutrientes

(Aber e Melillo, 1991; Vitousek 1984). A diminuição na serapilheira ao redor dos ninhos das formigas cortadeiras traz consequências negativas importantes porque, em florestas tropicais de solos pobres em nutrientes, uma grande proporção destes nutrientes estão disponíveis são armazenados na biomassa viva e a produtividade é mantida pela reciclagem rápida e absorção de nutrientes a partir da decomposição da serapilheira (Cole & Rapp, 1980; Richards, 1996; Vital, *et al.* 2004), além de abrigar a fauna edáfica e proteger o solo de forças erosivas, como chuvas (Ewell 1976, Moraes 2002). Porém, não se sabe ainda os mecanismos que provocam a redução da serapilheira ao redor dos ninhos de *Atta*.

Uma primeira explicação seria que a deposição de serapilheira é reduzida próximo ao ninho devido às clareiras feitas pelas formigas cortadeiras acima dos ninhos. Se não existem árvores, ou se elas existem em menor número, é razoável esperar que haja uma menor deposição de serapilheira. Uma segunda possibilidade seria que a diminuição é causada por uma maior taxa de decomposição da serapilheira, também devido às clareiras que proporcionariam maior entrada de luz, de águas da chuva e aumento da temperatura, acelerando a decomposição. Por fim, é possível que atividades das formigas de limpeza dos ninhos, de manutenção das trilhas de forrageamento, ou mesmo de coleta das folhas para o cultivo do fungo simbiote, ainda que o uso de serapilheira para a fungicultura seja poucas vezes descrito (Vasconcelos 1990; Wirth *et al.* 2007), também reduzam a serapilheira ao redor dos ninhos. Nenhuma destas hipóteses foi testada até o momento.

Em um estudo prévio, nós verificamos que colônias das formigas cortadeiras *Atta cephalotes* (Linnaeus, 1758) e *Atta sexdens* (Linnaeus, 1758) apresentam biomassa de serapilheira reduzida nas proximidades dos ninhos quando comparadas com áreas mais distantes dos ninhos, mas as causas desta redução também não foram avaliadas (Lima-Jr. 2014). Sendo assim, o objetivo geral deste estudo é investigar as causas da redução da serapilheira ao redor destes mesmos ninhos das formigas cortadeiras *Atta cephalotes* e *A.*

sexdens para isso, utilizaremos os mesmos ninhos onde se verificou uma redução na serapilheira circunvizinha. Através da avaliação da deposição e decomposição de serapilheira ao longo de um transecto que vai do centro do ninho até áreas não afetadas pelas formigas cortadeiras, pretendemos conhecer quais das hipóteses acima propostas contribuem para a deposição deste padrão sobre a serapilheira: menor deposição, maior decomposição e/ou maior coleta por parte das formigas.

3.3 MÉTODOS

3.3.1 Área de estudo

O estudo foi realizado de janeiro a dezembro de 2015, no Refúgio de Vida Silvestre Mata do Curado, Região Metropolitana do Recife, Pernambuco. O Refúgio possui uma área de 102,96 ha (LINS E SILVA e RODAL, 2004), a qual é cortada pela rodovia BR 232. O Refúgio está sob o domínio do Comando Militar do Nordeste (CMNE) e abriga o Jardim Botânico do Recife. O clima da região é classificado como A' (escala de Köppen), tropical com chuvas de outono-inverno (Lins e Silva & Rodal, 2004). O solo pode ser classificado como sendo Nitossolo e Argissolos (Jacomine, 2013). A vegetação pode ser enquadrada como Floresta Ombrófila Densa, apresentando estratos arbóreos mais ou menos densos, com poucas lianas e epífitas (Veloso *et al.* 1991)

3.3.2 Seleção das colônias

Selecionamos para este estudo seis colônias de *Atta cephalotes* (área $\pm$ DP: 60,94 m² $\pm$ 23,17) e oito de *Atta sexdens* (38,57 $\pm$ 22,70) (área de elipse), das duas espécies do gênero *Atta* que ocorrem na Mata Atlântica nordestina (Côrrea *et al.* 2005). As espécies foram confirmadas pela estrutura externa do ninho e com auxílio da chave de Fowler (1993) e suas colônias georreferenciadas. As colônias selecionadas atendiam aos seguintes critérios: (1) eram adultas (presumido através da observação de ninhos com vários olheiros e com pelo

menos 2 m de diâmetro no monte de terra externo do ninho, o murundu), (2) que não estivessem localizadas próximas a outra colônia de formiga cortadeira (pelo menos 100 m de distância) e (3) que estivessem localizadas no mesmo tipo de vegetação, ou seja, evitando colônias localizadas em áreas abertas ou dominadas por uma única espécie vegetal, como a *Attalea oleifera* (Barb.Rodr. 1881) (Arecaceae) e *Parkia pendula* (Willd. Benth. ex Walp. 1986) (Fabaceae), comuns nesta área e que possuem folhas que influenciariam diretamente a quantidade de serapilheira.

3.3.3 Estimativa da deposição e decomposição da serapilheira

Em cada um destes ninhos foi estabelecido um transecto de 50 m a partir da borda do ninho até o sub-bosque não afetado pelas formigas (Meyer *et al.* 2013, Lima-Jr 2014), com cinco pontos de coletas: (1) em cima do ninho (Ninho); (2) na borda do murundu ou após o último olheiro (Borda); (3) a 5 m da borda do ninho; (4) a 25 m da borda do ninho e (5) a 50 metros da borda do ninho. Os transectos foram estabelecidos paralelos à borda florestal mais próxima para controlar a influência desta variável.

Para a quantificação da deposição anual de serapilheira, foram instalados coletores nos cinco pontos dos transectos dos catorze ninhos focais, totalizando setenta coletores. Os coletores foram construídos de cano PVC com tela de náilon (trama de 2 mm x 2 mm) de área de 0,25 m², a 90 cm de altura. A serapilheira presente nos coletores foi coletada mensalmente no período de janeiro a dezembro de 2015, excluindo materiais lenhosos ≥ 2 cm de diâmetro (Meyer *et al.* 2013, Lima-Jr 2014), levada ao Laboratório de Interação Planta-Animal da UFPE, secada em estufa a 60°C por 48 h e pesada. O peso (g) obtido nos coletores foi multiplicado por quatro para estimativa da biomassa por m².

Por fim, para a estimativa da taxa de decomposição da serapilheira, um total de 420 bolsas de decomposição de malha de náilon (5 mm x 5 mm) foram distribuídas em grupos de seis bolsas, em cada um dos cinco pontos de cada transecto. Cada bolsa possuía 20 g de massa foliar previamente coletada da mesma área de estudo, seca em estufa por 48 h a 60°C e pesada. A cada dois meses, uma das bolsas de cada ponto foi coletada e levada ao Laboratório e o conteúdo remanescente foi seco por 48 h a 60°C e pesado uma última vez para aferição da biomassa perdida. A temperatura e precipitação nos pontos de coleta foram usados para controlar fatores abióticos importantes na deposição e decomposição de serapilheira. Os dados de temperatura e precipitação foram fornecidos pela Agência Pernambucana de Águas e Clima a partir de estação meteorológica próxima ao local de estudo.

3.3.4 Análises estatísticas

Para testar se a presença das colônias de formigas cortadeiras afeta a deposição de serapilheira, utilizamos um modelo linear geral misto com efeitos aleatórios, definindo a deposição de serapilheira (g) como variável resposta, a distância para o ninho e o mês de coleta como variáveis preditoras e a colônia como fator aleatório. Para testar se a presença das formigas intensifica o processo de decomposição da serapilheira, também usamos um modelo linear geral misto com efeitos aleatórios definindo a massa de serapilheira remanescente (g) como variável resposta, a distância como preditor categórico, o logaritmo (base 10) do tempo de incubação, que foi a quantidade de tempo que o material vegetal foi deixado para a decomposição (dias), como preditor contínuo e a colônia como fator aleatório. Todas as análises foram conduzidas no software R.

3.4 RESULTADOS

A deposição mensal de serapilheira nos ninhos de *Atta cephalotes* e *Atta sexdens* ao longo do ano foi semelhante (Fig. 1b). Para *A. cephalotes* a deposição mensal foi de $58,03 \pm 8,67$ g de peso seco/m² (média $\pm$ IC 95%). Para *A. sexdens* a deposição anual foi de $54,31 \pm 9,96$ g de peso seco/m². Da mesma forma, a variação na deposição de serapilheira foi bastante variável ao longo do ano para as duas espécies (Fig. 1b), atingindo maiores valores em fevereiro ($71,18 \pm 7,61$ para *A. cephalotes*, e $66,06 \pm 11,36$ para *A. sexdens* g de peso seco/m²), antes do primeiro pico de chuvas, e em outubro ($120,63 \pm 7,79$ para *A. cephalotes*, e $107,70 \pm 8,92$ para *A. sexdens* g/m²), após o segundo e maior pico de chuvas (Fig. 1a e 1b). A menor deposição foi observada nos meses de agosto ($38,51 \pm 5,59$ para *A. cephalotes*, e $31,18 \pm 3,86$ para *A. sexdens*) e julho ($39,75 \pm 5,42$ para *A. cephalotes*, e $37,40 \pm 6,15$ para *A. sexdens* g/m²), que correspondem ao término da estação chuvosa (Fig. 1a e 1b).

A decomposição de serapilheira também foi semelhante para as duas espécies estudadas (Fig. 1c). Para *Atta cephalotes* a biomassa remanescente nos sacos de decomposição depois de 12 meses de estudo foi de $10,25 (\pm 0,64)$ g, enquanto para *A. sexdens* foi de $11,20 (\pm 0,51)$ g. A decomposição de serapilheira, como o esperado, foi decrescendo gradativa e significativamente ao longo dos 12 meses de estudo (Figura 1c).

Analisando as duas espécies em conjunto, devido ao resultado e ao comportamento de forrageio e de construção do ninho semelhantes, a deposição de serapilheira apresentou uma tendência ao contrário do esperado, com valores mais altos em cima do ninho, os quais decresceram à medida que a distância para o ninho aumentou (Fig. 2a). O tratamento em cima do ninho foi o que apresentou a maior deposição de serapilheira, com $60,36$ g de peso seco/m² ($\pm 5,23$), e o tratamento de 25 m foi o que apresentou a menor deposição de serapilheira, com $49,73$ ($\pm 5,27$), com pequeno aumento no tratamento de 50 m (Fig. 2a). Os resultados

mostraram diferença significativa na deposição de biomassa de serapilheira apenas entre estes dois tratamentos, centro do ninho e 25 m a partir da borda do ninho (Tabela 1). Os demais tratamentos apresentaram médias similares e não diferentes significativamente (Tabela 1, Fig. 2a).

Já a decomposição de serapilheira ao longo do gradiente de distância apresentou um padrão de acordo com nossas expectativas (Fig. 2b). Devido ao resultado e ao comportamento de forrageio e de construção do ninho semelhantes, computamos as duas espécies em conjunto, e verificamos que a decomposição foi mais pronunciada no tratamento em cima do ninho, onde o material remanescente foi de 8,91 g ($\pm 1,15$), quando comparado com o tratamento de 50 m, onde depois de 12 meses de decomposição havia 11,69 g ($\pm 0,72$) (Fig. 2a). Os resultados mostraram diferença significativa na decomposição da serapilheira do centro do ninho para todas as distâncias, inclusive a borda (Tabela 1). Ou seja, as curvas de decomposição da serapilheira mostram que o material remanescente nos sacos de decomposição foi reduzindo ao longo dos 12 meses de estudo, mas essa redução foi mais acentuada no tratamento em cima do ninho (Fig. 3).

3.5 DISCUSSÃO

Neste estudo, investigamos os processos de deposição e de decomposição de serapilheira nas proximidades dos ninhos de formigas cortadeiras *Atta cephalotes* e *A. sexdens* devido ao padrão encontrado previamente de redução na quantidade de serapilheira nas proximidades desses ninhos. Encontramos uma maior deposição de serapilheira em cima do ninho quando comparado com 25 m de distância a partir da borda do ninho, mas sem diferença entre os demais tratamentos. Quanto à decomposição da serapilheira, encontramos uma diferença do ninho quando comparado com os demais tratamentos. Esses resultados indicam que nos locais que possuem uma redução na serapilheira há, na verdade, uma maior

deposição, e a redução da quantidade de serapilheira é causada por um aumento nas taxas de decomposição dessa necromassa, proporcionada provavelmente por um aumento na temperatura e na proporção de plantas pioneiras sob as clareiras, embora não possa ser descartada a atividade dessas formigas.

Lima-Jr (2014), trabalhando nestes mesmos ninhos, encontrou uma menor quantidade de serapilheira em cima dos ninhos que foi aumentando com o acréscimo da distância para o ninho. Por esta razão, propusemos investigar qual mecanismo seria responsável por este padrão, uma menor deposição, uma maior decomposição de serapilheira, e ainda, caso nenhum destes processos fosse importante, um maior corte por parte das formigas. Primeiramente, devido às clareiras abertas em decorrência da desfolha cometida pelas formigas cortadeiras (Corrêa *et al.* 2010), esperamos uma menor deposição de serapilheira sobre o ninho devido à ausência ou menor quantidade de árvores. No entanto, foi encontrada um aumento na deposição de serapilheira em cima do ninho, pelo menos em comparação com a distância de 25 m a partir da borda do ninho. Já foi demonstrado que nas bordas florestais, onde há maior incidência de luz, alta temperatura e maior turbulência (Murcia 1995) há uma maior proporção de plantas pioneiras (Laurance *et al.* 1991, Santos *et al.* 2008). Dessa forma, é possível que sob as clareiras das formigas cortadeiras, mesmo havendo menos árvores, haja um predomínio de plantas pioneiras, as quais têm taxas mais elevadas de crescimento e de reposição foliar do que as árvores tardias (Coley, 1983) e, então, produziriam maior quantidade de serapilheira (Laurance, 2002). De fato, a ideia proposta por Leal e colaboradores (2014) é de que as formigas cortadeiras, através dos seus comportamentos de dispersão de sementes de plantas pioneiras (Costa *et al.* 2013) e da criação de áreas abertas onde plantas tolerantes à sombra não conseguem recrutar (Corrêa *et al.* 2010, Meyer *et al.* 2011b) beneficiam plantas pioneiras, as quais recrutam em maior proporção nas áreas próximas aos ninhos.

A distância de 25 m à partir da borda do ninho coincide com o comprimento das trilhas de forrageamento encontrada por Vasconcelos (1990) para *A. sexdens*, embora o comprimento das trilhas de *A. cephalotes* sejam maiores (Vasconcelos 1990). Como nesse estudo encontramos uma deposição de serapilheira semelhante ao longo dos gradientes ninho-subosque não afetado pelas formigas para as duas espécies estudadas, é possível que essa distância coincida com a área onde as operárias estão forrageando, ou seja, cortando a vegetação para o cultivo do fungo simbiote. O tamanho das trilhas de forrageamento pode variar em áreas de borda quando comparadas com áreas de interior de floresta (Urbas *et al.* 2007), de acordo com a quantidade de plantas palatáveis nas áreas de forrageamento (Silva *et al.* 2013) e também de acordo com a idade e o tamanho da colônia (Kost *et al.* 2005). No entanto, considerando que estudamos apenas colônias adultas que estavam localizadas em áreas similares e sempre próximas às bordas, já que os fragmentos estudados eram relativamente pequenos e perturbados, podemos considerar como 25 m uma boa estimativa das trilhas de forrageamento das colônias deste estudo. Isso poderia explicar a redução na deposição de serapilheira aos 25 metros da borda do ninho observada neste estudo. Além disso, atualmente, mais de 97% dos fragmentos da Mata Atlântica brasileira possuem menos que 250 ha (Ribeiro *et al.* 2009), assim como os fragmentos estudados. Dessa maneira, os resultados nestas áreas podem mostrar uma tendência diante do atual cenário de fragmentação e diminuição de áreas naturais.

A decomposição da serapilheira foi maior sobre os ninhos, diferindo de todas as outras distâncias até o sub-bosque não afetado pelas formigas. Isso acontece porque as clareiras formadas pelas formigas permitem uma maior entrada de luz e aumentam a temperatura no chão da floresta, o que deve acelerar a decomposição da serapilheira. Na maioria dos ecossistemas florestais, a decomposição da serapilheira é impulsionada por fatores ambientais como temperatura, umidade e qualidade da serapilheira (Brinson *et al.* 1981; Coteaux *et al.*

1995; Cadish & Giller, 1997; Correia & Andrade, 1999; Moreira & Siqueira, 2002; Salimon *et al.* 2004; Castanho & Oliveira, 2008). É claro que temperaturas muito altas podem aumentar a dessecação e diminuir atividades de alguns decompositores primários, especialmente alguns fungos e bactérias, podendo diminuir as taxas de decomposição (Zhang e Zak 1995). No entanto, a clareira formada pelas formigas não deve ser grande a ponto de reduzir a atividade microbiana, pois vimos um aumento nas taxas de decomposição. Além disso, as clareiras das formigas cortadeiras favorecem a colonização de espécies vegetais pioneiras (Corrêa *et al.* 2010, Meyer *et al.* 2011b, Leal *et al.* 2010), as têm altas taxas de decomposição, devido ao maior teor de nutrientes nas folhas (Coley, 1983, Coleman e Crossley, 1996, Xuluc-Tolosa *et al.* 2003). Dessa forma, as zonas sob as clareiras devem possuir uma serapilheira que se decompõe mais rapidamente que zonas mais distantes e sem clareiras, nas quais a proporção de plantas tolerantes à sombra volta a aumentar (Corrêa *et al.* 2010, Meyer *et al.* 2011b).

Embora não tenhamos avaliado a coleta de serapilheira por parte das operárias de formigas cortadeiras, não podemos descartar que este comportamento tenha afetado os resultados. Nunca observamos as formigas dentro dos sacos de decomposição, mas, durante a coleta de dados, foi possível registrar indivíduos de ambas as espécies carregando fragmentos de folha morta para o interior do ninho. Somado a isto, é possível que a atividade de deposição de solo com alto teor mineral pelas formigas durante a escavação e manutenção do ninho funcione como um sistema de compostagem junto com a matéria orgânica de serapilheira deposta sobre o ninho, visto que as bolsas de decomposição sobre os ninhos eram parcialmente soterradas com material mineral depositado pelas formigas. Além disso, a fragmentação das folhas, pelas formigas, em pequenos pedaços faz com que esses insetos participem do processo inicial da decomposição. Esses resultados mostram um papel importante das formigas cortadeiras atuando na dinâmica da serapilheira, que é considerada o

meio mais importante de transferência de elementos essenciais da vegetação para o solo (Vital, *et al.* 2004, Meyer *et al.* 2013).

Apesar da maioria das formigas terem suas populações reduzidas, ou até mesmo extintas localmente, devido ao atual panorama de perda e fragmentação florestal, as formigas cortadeiras do gênero *Atta* representam um dos poucos grupos que se beneficiam deste tipo de perturbação antrópica (Wirth *et al.* 2007, Meyer *et al.* 2009; Dohm *et al.* 2011). Em pequenos fragmentos e áreas de bordas da Floresta Atlântica, *Atta cephalotes* e *A. sexdens* apresentam uma densidade de colônias cinco vezes mais alta que em áreas nucleares de grandes remanescentes (Wirth *et al.* 2007; Meyer *et al.* 2009). E na Amazônia, estas duas espécies, mais *A. laevigata*, chegam a uma densidade de colônias 20 vezes mais alta nos primeiros 50 m da borda floresta quando comparado com áreas mais nucleares (Dohm *et al.* 2011). As causas deste aumento incluem a proliferação de plantas pioneiras (Santos *et al.* 2008), as quais são mais palatáveis (Farji-Brener, 2001) e mais utilizadas pelas formigas cortadeiras (Falcão *et al.* 2011; Farji-Brener, 2001; Urbas *et al.* 2007) e a redução de inimigos naturais, como predadores (Wirth *et al.* 2008) e moscas parasitóides (Almeida *et al.* 2008). Com mais comida e menos inimigos naturais, as formigas cortadeiras estão sofrendo um relaxamento nos controles populacionais ascendentes (i.e. base-topo) e descendentes (i.e. topo-base), o que leva a um processo de liberação ecológica em florestas fragmentadas (Terborg *et al.* 2001, Wirth *et al.* 2008, Leal *et al.* 2014). Dessa forma, o papel das formigas cortadeiras em florestas e savanas neotropicais será intensificado à medida que estes ambientes se tornam mais fragmentados (Leal *et al.* 2014).

Nossos resultados demonstraram que as formigas cortadeiras têm um papel fundamental na ciclagem de nutrientes, acelerando a decomposição da serapilheira. Uma vez que a produtividade de florestas tropicais é mantida pela reciclagem rápida e absorção de nutrientes em decomposição da serapilheira (Poggiani, 1992; Richards, 1996; Wilcke *et al.*

2002), o papel das formigas cortadeiras é extremamente importante nesses ecossistemas. E esse papel deve ser ainda mais conspícuo em florestas fragmentadas onde a densidade de colônias pode ser até 20 vezes mais altas que em florestas contínuas (Wirth et al. 2007, Meyer et al. 2009, Dohm et al. 2011). Assim, nosso estudo amplia as atividades de engenharia das formigas cortadeiras, as quais criam um mosaico com áreas de maior e menor deposição e decomposição da serapilheira, influenciando a dinâmica da ciclagem de nutrientes das florestas tropicais, e, dessa maneira, diante das reformulações causadas por sua capacidade de engenharia, essas podem ser úteis em processos de avaliação da qualidade ambiental, no auxílio na escolha de práticas de manejo florestal e na compreensão dos sistemas ecológicos.

3.6 AGRADECIMENTOS

Este projeto contou com financiamento do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, processo número 471904/2004-0). F. L. Jr. agradece à Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE) pela bolsa de mestrado (processo número IBPG-0552-2.05/13). IRL agradece ao CNPq pela bolsa de produtividade (processo número 305611/2014-3). Somos gratos ao Comando Militar do Nordeste e ao Jardim Botânico do Recife pela autorização e apoio para a realização das coletas. Agradecemos também à Gerencia de Meteorologia e Mudanças Climáticas da Agência Pernambucana de Águas e Climas pelo fornecimento dos dados de temperatura e precipitação. Por fim, agradecemos aos amigos do Laboratório de Interação Planta-Animal da UFPE que me ajudaram na execução deste estudo, Pedro Elias, Lucas Lima e José Domingos Ribeiro Neto.

3.7 LITERATURA CITADA

- ABER, J.D. & MELILLO, J.M., 1991. Terrestrial Ecosystems. *Saunders College Publishing*, Philadelphia.
- ALMEIDA, W. R., WIRTH, R. & LEAL, I.R. 2008. Edge-mediated reduction of phorid parasitism on leaf-cutting ants in a Brazilian Atlantic forest. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 129:251-257.
- ALVARADO, A., BERISH, C. W. & PERALTA, F. 1981. Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) influence on the morphology of anedepts in Costa Rica. *Soil Science Society of America Journal*, 45(4), 790-794.
- BRAY, J. R. & GORHAM, E. 1964. Litter production in forests of the world. *Advances in ecological research* 2:101-157.
- BRINSON, M. M., LUGO, A. E. & BROWN, S. 1981. Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12:123-161.
- CADISCH, G., & GILLER, K. E. 1997. *Driven by nature: plant litter quality and decomposition*. CAB international.
- CASTANHO, C. T. & OLIVEIRA, A. A. 2008. Relative effect of litter quality, forest type and their interaction on leaf decomposition in south-east Brazilian forests. *Journal of Tropical Ecology*, 24:149-156.
- COLEY, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53:209–233
- CORRÊA, M. M., SILVA, P. S., WIRTH, R., TABARELLI, M. & LEAL, I. R. 2010. How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia*, 162:103-115.

- CORRÊA, MM., BIEBER, AGD., WIRTH, R., LEAL, I. R. 2005. Occurrence of *Atta cephalotes* (Linnaeus) (Hymenoptera: Formicidae) in the Alagoas, Northeast Brazil. *Neotropical Entomology* 34:695-698
- CORREIA, M. E. F., ANDRADE, A. D., SANTOS, G. D. A., & CAMARGO, F. D. O. 1999. Formação de serapilheira e ciclagem de nutrientes. *Fundamentos da matéria orgânica do solo: ecossistemas tropicais e subtropicais. Porto Alegre: Gênese*, 197-225.
- COSTA U. A. S., PINTO, S. R. R., SILVA, F. A., OLIVEIRA, M., AGRA, D. B., MARQUES, E., & LEAL I. R. 2013. O papel das formigas como dispersores secundários de sementes na Floresta Atlântica Nordestina. Pp. 415-438 In Tabarelli M, Aguiar Neto AV, Leal IR, Lopes AV (Eds.). Serra Grande: Uma Floresta de Idéias. Editora Universitária da UFPE, Recife.
- COUTEAUX, M. M., BOTTLNER, P., & BERG, B. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 63-66.
- DOHM, C., LEAL, I. R., TABARELLI, M., MEYER, S. T. & WIRTH, R. 2011. Leaf-cutting ants proliferate in the Amazon: an expected response to forest edge? *Journal of tropical Ecology* 27:645-649.
- EWEL, J. J. 1976. Litter fall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *The Journal of Ecology*, 293-308.
- FARJI-BRENER, A. G. 2001. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Oikos*.92:169–177.
- GARRETTSON, M., STETZEL, J. F., HALPERN, B. S., HEARN, D. J., LUCEY, B. T., & MCKONE, M. J. 1998. Diversity and abundance of understory plants on active and abandoned nests of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in a Costa Rican rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 14:17-26.

- HULL-SANDERS, H. M., & HOWARD, J. J. 2003. Impact of *Atta colombica* Colonies on Understory Vegetation and Light Availability in a Neotropical Forest1. *Biotropica*, 35:441-445.
- JACOMINE, P. K. T. 2013. A nova classificação brasileira de solos. *Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agronômica*, 5:161-179.
- JONES, C. G. 2012. Ecosystem engineers and geomorphological signatures in landscapes. *Geomorphology*, 157, 75-87.
- JONES, C. G., LAWTON, J. H., & SHACHAK, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. In *Ecosystem management*. 130-147. Springer New York.
- JONES, C. G., LAWTON, J. H., & SHACHAK, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78:1946-1957.
- KOST, C., DE OLIVEIRA, E. G., KNOCH, T. A., & WIRTH, R. 2005. Spatio-temporal permanence and plasticity of foraging trails in young and mature leaf-cutting ant colonies (*Atta* spp.). *Journal of Tropical Ecology*, 21:677-688.
- LAURANCE, W. F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: application of a model for the design of nature reserves. *Biological conservation*, 57: 205-219.
- LAURANCE, W. F. 2002. Hyperdynamism in fragmented habitats. *Journal of Vegetation Science*, 13:595-602.
- LEAL, I. R., & OLIVEIRA, P. S. 1998. Interactions between Fungus-Growing Ants (Attini), Fruits and Seeds in Cerrado Vegetation in Southeast Brazil1. *Biotropica*, 30:170-178.
- LEAL, I. R., WIRTH, R., & TABARELLI, M. 2014. The Multiple Impacts of Leaf-Cutting Ants and Their Novel Ecological Role in Human-Modified Neotropical Forests. *Biotropica*, 46:516-528.

- LIMA-JR, F. C. 2012. Formigas cortadeiras como engenheiras de ecossistema: redução de serapilheira no entorno de ninhos de *Atta cephalotes* e *Atta sexdens*. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado em Ciências Biológicas) - *Universidade Federal Rural de Pernambuco - UFRPE*, Recife, 2014
- LINS E SILVA, A. C. B. & RODAL, M. J. N. 2004. Tree community structure in an Urban Atlantic Forest Remnant in Pernambuco, Brazil. *Memoir of New York Botanical Garden*.
- LUCIANO, H. M., DIEHL-FLEIG, E., & SILVA, M. E. 1995. Organismos associados a uma colônia de *Acromyrmex heyeri* (Hymenoptera: Formicidae) mantida em laboratório. *Acta Biologica Leopoldensia*, 17:47-56.
- MALHADO, A. C., COSTA, M. H., DE LIMA, F. Z., PORTILHO, K. C. & FIGUEIREDO, D. N. 2009. Seasonal leaf dynamics in an Amazonian tropical forest. *Forest ecology and management*, 258:1161-1165.
- MARTINS, S. V. & RODRIGUES, R. R. 1999. Deposição de serapilheira em clareiras de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas, SP. *Revista Brasileira de Botânica*.
- MEYER S.T., NEUBAUER, M., SAYER, E. J., LEAL, I. R., TABARELLI, M., WIRTH, R. 2013. Leaf-cutting ants as ecosystem engineers: topsoil and litter perturbations around *Atta cephalotes* nests reduce nutrient availability. *Ecological Entomology*. doi: 10.1111/een.12043.
- MEYER, S. T. 2008. Ecosystem engineering in fragmented forests: edge-mediated hyper-abundance of leaf-cutting ants and resulting impacts on forest structure, microclimate and regeneration.
- MEYER, S. T., LEAL, I. R. & WIRTH, R. 2009. Persisting hyper-abundance of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) at the edge of an old Atlantic forest fragment. *Biotropica* 41:711-716.

- MEYER, S. T., LEAL, I. R., TABARELLI, M. & WIRTH, R. 2011a. Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. *Ecological Entomology* 36:14-24.
- MEYER, S. T., LEAL, I. R., TABARELLI, M. & WIRTH, R. 2011b. Performance and fate of tree seedlings on and around nests of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*: Ecological filters in a fragmented forest. *Austral Ecology* 36:779-790.
- MORAES, R. M., BICUDO, D., FORTI, M., & BICUDO, C. 2002. Ciclagem de nutrientes na floresta do PEFI: deposição e decomposição da serapilheira. *Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, unidade de conservação que resiste à urbanização de São Paulo*. (D. Bicudo, M. Forti & C. Bicudo, eds). Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, 133-142.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in ecology & evolution*, 10:58-62.
- SIQUEIRA, J. O., & MOREIRA, F. D. S. 2001. Biologia e bioquímica do solo. *Lavras, Universidade Federal de Lavras*.
- MOUTINHO, P., NEPSTAD, D. C. & DAVIDSON, E. A. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology*, 84:1265-1276.
- POGGIANI, F. 1992. Alterações dos ciclos biogeoquímicos em florestas. In *Congresso Nacional sobre Essências Nativas* (Vol. 2, pp. 734-739). São Paulo: Revista do Instituto Florestal.
- PRIMACK, R. B., & RODRIGUES, E. 2001. *Biologia da conservação*. E. Rodrigues.
- RIBEIRO, M. C., METZGER, J. P., MARTENSEN, A. C., PONZONI, F. J. & HIROTA, M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological conservation*, 142:6, 1141-1153.

- RICHARDS, P.W. 1996. The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge University Press, Cambridge
- RODRIGUES, A., BACCI JR, M., MUELLER, U. G., ORTIZ, A., & PAGNOCCA, F. C. 2008. Microfungal “weeds” in the leafcutter ant symbiosis. *Microbial ecology*, 56:604-614.
- RODRIGUES, A., PAGNOCCA, F. C., BACCI, M., HEBLING, M. J. A., BUENO, O. C., & PFENNING, L. H. 2005. Variability of non-mutualistic filamentous fungi associated with *Atta sexdens rubropilosa* nests. *Folia microbiologica*, 50:421-425.
- SALIMON, C. I., DAVIDSON, E. A., VICTORIA, R. L. & MELO, A. W. F. 2004. CO₂ flux from soil in pastures and forests in southwestern Amazonia. *Global Change Biology*, 10:833-843.
- SANTOS, B. A., PERES, C.A., OLIVEIRA, M. A., GRILLO, A., ALVES-COSTA, C. P., TABARELLI, M. 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation*. v. 141. p 249–260
- SILVA, P. S. D., A. G. D. BIEBER, T. A. KNOCH, M. TABARELLI, I. R. LEAL & R. WIRTH. 2013. Foraging in highly dynamic environments: leaf-cutting ants adjust foraging trail networks to pioneer plant availability. *Entomol. Exp. App.* DOI: 10.1111/eea.12050
- SILVA, P. D., LEAL, I. R., WIRTH, R., & TABARELLI, M. 2007. Harvesting of *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. seeds (Burseraceae) by the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. promotes seed aggregation and seedling mortality. *Brazilian Journal of Botany*, 30:553-560.

- TERBORGH, J., LOPEZ, L., NUNEZ, V. P., RAO, M., SHAHABUDDIN, G., ORIHUELA, G., RIVEROS, M., ASCANIO, R., ADLER, G. H., LAMBERT, T. D. & BALBAS, L. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294:1923-1926.
- URBAS, P., ARAÚJO, M. V., LEAL, I. R., & WIRTH, R. 2007. Cutting More from Cut Forests: Edge Effects on Foraging and Herbivory of Leaf-Cutting Ants in Brazil. *Biotropica*, 39:489-495.
- VASCONCELOS, H. L. 1990. Foraging activity of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in a primary forest of the central Amazon. *Insectes Sociaux*, 37:131-145.
- VELOSO, H. P., RANGEL FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Ministério da Economia, Fazenda e Planejamento, Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Diretoria de Geociências, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais.
- VITAL, A. R. T., GUERRINI, I. A., FRANKEN, W. K. & FONSECA, R. C. B. 2004. Deposição de serapilheira e ciclagem de nutrientes de uma floresta estacional semidecidual em zona ripária. *Revista Árvore*, 28:793-800.
- VITOUSEK, P. M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*, 65:285-298.
- WILCKE, W., YASIN, S., ABRAMOWSKI, U., VALAREZO, C., & ZECH, W. 2002. Nutrient storage and turnover in organic layers under tropical montane rain forest in Ecuador. *European Journal of Soil Science*, 53:15-27.
- WILLIAMS, S. T. & GRAY, T. R. G. 1974. Decomposition of litter on the soil surface. *Biology of plant litter decomposition*.
- WIRTH, R., MEYER, S. T., LEAL, I. R., & TABARELLI, M. 2008. Plant herbivore interactions at the forest edge. In *Progress in botany*. Pp. 423-448. Springer Berlin Heidelberg.

- WIRTH, R., BEYSCHLAG, W., RYEL, R., HERZ, H. & HÖLLDOBLER, B. 2003. The herbivory of leaf-cutting ants – A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. *Ecological Studies* 164:1-230.
- WIRTH, R., MEYER, S. T., ALMEIDA, W. R., ARAUJO, M. V., BARBOSA, V. S. & LEAL, I. R., 2007. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 23:501-505.
- XULUC-TOLOSA, F. J., VESTER, H. F. M., RAMÍ, N., CASTELLANOS-ALBORES, J., & LAWRENCE, D. 2003. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 174:401-412.

3.8 Tabela 1. Resultados do modelo linear geral (GLM) com efeitos aleatórios para a deposição e decomposição de serapilheira no gradiente centro dos ninhos de 14 colônias de formigas cortadeiras (8 de *Atta sexdens* e 6 de *Atta cephalotes*) até o sub-bosque não afetado pelas formigas em um fragmento urbano de Floresta Atlântica em Recife, PE, Nordeste do Brasil. Valores em negrito implicam em efeito significativo ($p \leq 0,05$).

Variáveis resposta	SQ	Gl	F	P
Deposição de serapilheira				
Distância	2749	4	3,15	0,014
Mês	84566	11	35,2	<0,0001
Distância*Mês	5556	44	0,58	0,988
Resíduo	167969	769		
Decomposição de serapilheira				
Distância	336,7	4	9,49	<0,0001
Tempo	7339,0	1	827,60	<0,0001
Tempo*Distância	108,0	4	3,04	0,017
Resíduo	4079,2	460		

3.9 LEGENDA DAS FIGURAS

Figura 1. Temperatura média e acumulado de precipitação mensal (a), média ($\pm$ IC 95%) da deposição de serapilheira (g de peso seco/mês) (b) e média ($\pm$ IC 95%) da quantidade de serapilheira remanescente (g de peso seco) nos sacos de decomposição (c) em ninhos de *Atta cephalotes* (6 colônias) e *Atta sexdens* (8 colônias) observados ao longo de 12 meses em dois fragmentos urbanos de Floresta Atlântica em Recife, PE, Nordeste do Brasil. Os dados de temperatura e precipitação foram fornecidos pela Agência Pernambucana de Águas e Climas.

Figura 2. Média ($\pm$ IC 95%) da deposição de serapilheira ao longo de um ano (g de peso seco/m⁻²) (a) e média da quantidade de serapilheira remanescente nos sacos de decomposição (g de peso seco) (b) em um transecto de 50 m a partir da borda de ninhos de *Atta cephalotes* (6 colônias) e *Atta sexdens* (8 colônias) observados em dois fragmentos urbanos de Floresta Atlântica em Recife, PE, Nordeste do Brasil.

Figura 3. Média ($\pm$ IC 95%) do tempo de incubação da serapilheira (dias) em um transecto de 50 m a partir da borda de ninhos de *Atta cephalotes* (6 colônias) e *Atta sexdens* (8 colônias) observados em dois fragmentos urbanos de Floresta Atlântica em Recife, PE, Nordeste do Brasil.

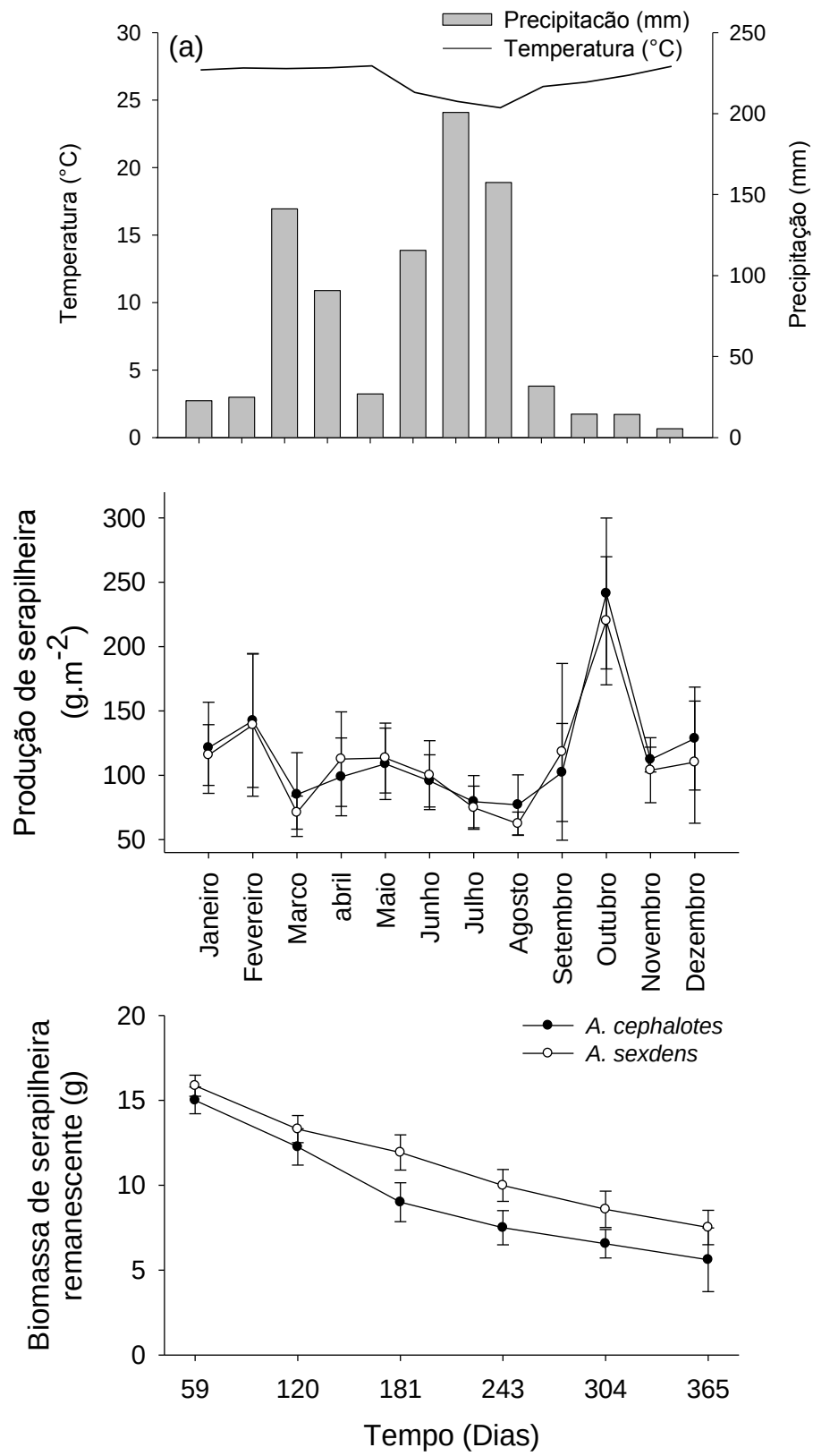


Fig. 1

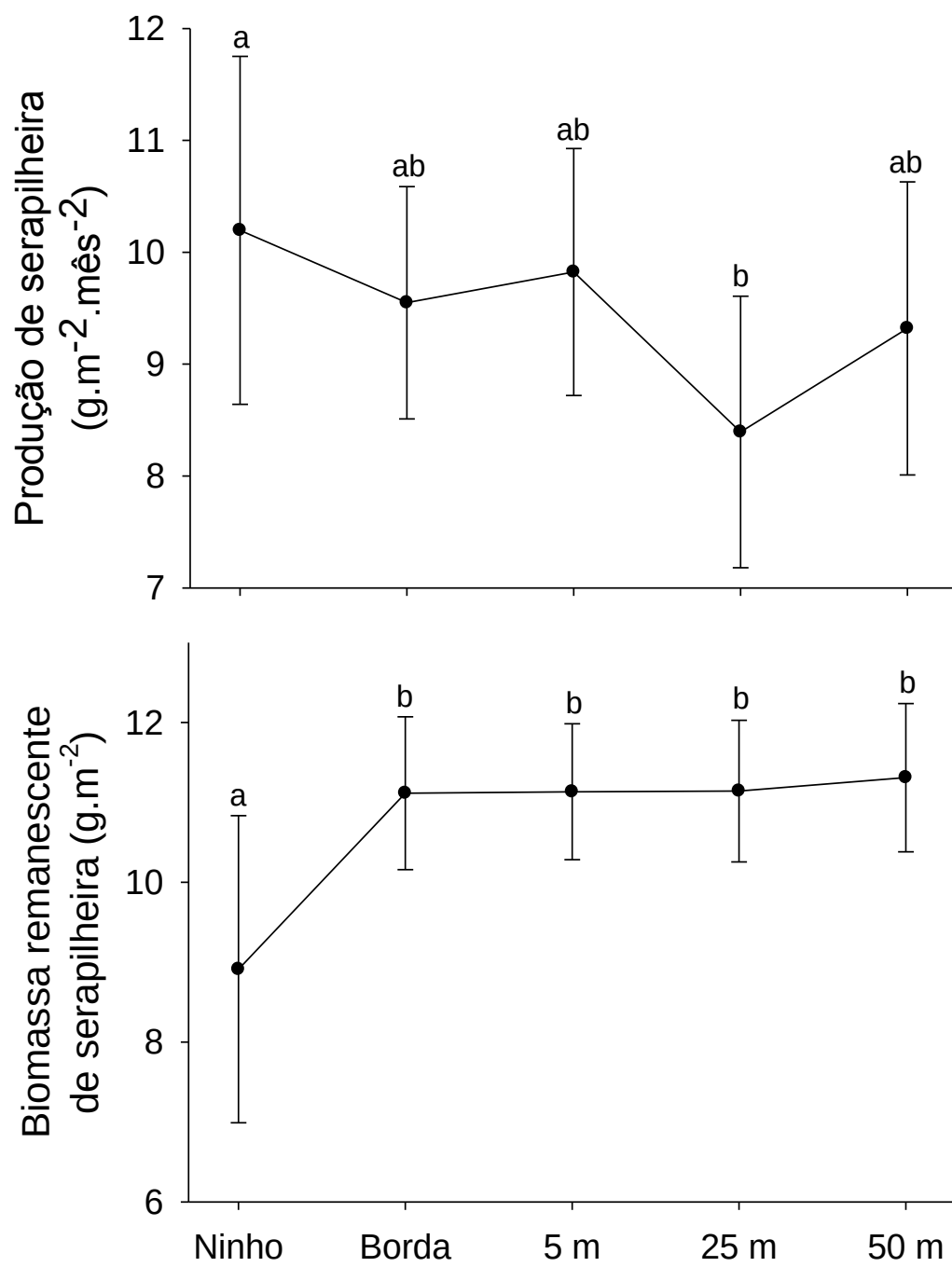


Fig. 2

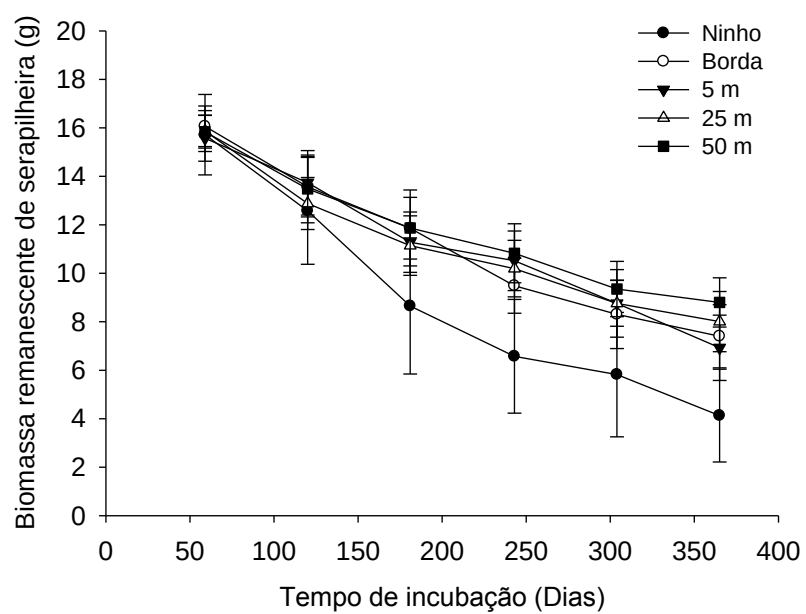


Fig. 3

4 CONCLUSÃO

Neste estudo, investigamos os processos de deposição e de decomposição de serapilheira nas proximidades dos ninhos de formigas cortadeiras *Atta cephalotes* e *A. sexdens* devido ao padrão encontrado previamente de redução na quantidade de serapilheira nas proximidades desses ninhos. Ao contrário do esperado, encontramos uma maior deposição de serapilheira em cima do ninho quando comparado com 25 m de distância a partir da borda do ninho. Quanto à decomposição da serapilheira, encontramos uma diferença do ninho quando comparado com os demais tratamentos. Esses resultados indicam que nos locais que possuem uma redução na serapilheira há, na verdade, uma maior deposição, e a redução da quantidade de serapilheira é causada por um aumento nas taxas de decomposição dessa necromassa, proporcionada provavelmente por um aumento na temperatura e na proporção de plantas pioneiras sob as clareiras, embora não possa ser descartada a atividade dessas formigas.

Nossos resultados demonstraram que as do gênero *Atta* têm um papel fundamental na ciclagem de nutrientes, acelerando a decomposição da serapilheira. Uma vez que a produtividade de florestas tropicais é mantida pela reciclagem rápida e absorção de nutrientes em decomposição da serapilheira, o papel das formigas cortadeiras é extremamente importante nesses ecossistemas. E esse papel deve ser ainda mais conspícuo em florestas fragmentadas onde a densidade de colônias pode ser até 20 vezes mais altas que em florestas contínuas. Assim, nosso estudo amplia as atividades de engenharia das formigas cortadeiras, as quais criam um mosaico com áreas de maior e menor deposição e decomposição da serapilheira, influenciando a dinâmica da ciclagem de nutrientes das florestas tropicais, e, dessa maneira, diante das reformulações causadas por sua capacidade de engenharia, essas podem ser úteis em processos de avaliação da qualidade ambiental, no auxílio na escolha de práticas de manejo florestal e na compreensão dos sistemas ecológicos.

5 REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, W. R.; WIRTH, R.; LEAL, I. R. Edge-mediated reduction of phorid parasitism on leaf-cutting ants in a Brazilian Atlantic forest. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 128, p. 551-557, 2008.
- ALVARADO, A.; BERISH, C. W.; PERALTA, F. Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) influence on the morphology of anodepts in Costa Rica. **Soil Science Society of America Journal**, v. 45, n. 4, p. 790-794, 1981.
- ALVARADO, A.; BERISH, C. W.; PERALTA, F. Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) influence on the morphology of anodepts in Costa Rica. **Soil Science Society of America Journal**, v. 45, n. 4, p. 790-794, 1981.
- ARAÚJO, M. S. et al. Predadores e outros organismos associados aos ninhos de formigas-cortadeiras. In: DELLA LUCIA, T. M. C. **Formigas cortadeiras: da bioecologia ao manejo**. ed. UFV, 2011. cap.18, p. 311-320
- BARRERA, C. A.; BUFFA, L. M.; VALLADARES, G. Do leaf-cutting ants benefit from forest fragmentation? Insights from community and species-specific responses in a fragmented dry forest. **Insect Conservation and Diversity**, v. 8, n. 5, p. 456-463, 2015.
- BARROS, E. et al. The role of macrofauna in the transformation and reversibility of soil structure of an oxisol in the process of forest to pasture conversion. **Geoderma**, v. 100, n. 1, p. 193-213, 2001.
- BENITEZ-MALVIDO, J.; KOSSMANN-FERRAZ, I. D. Litter Cover Variability Affects Seedling Performance and Herbivory¹. **Biotropica**, v. 31, n. 4, p. 598-606, 1999.

- BIEBER, A. G. D. et al. Do abandoned nests of leaf-cutting ants enhance plant recruitment in the Atlantic Forest?. **Austral Ecology**, v. 36, n. 2, p. 220-232, 2011.
- BOLTON, B. Banco de dados. Disponível em: <<http://www.antcat.org/>>. Acesso em: 28 janeiro 2016.
- BOLTON, B.; FICKEN, L. **Identification guide to the ant genera of the world**. Cambridge: Harvard University Press, 1994.
- BRAY, J. R.; GORHAM, E. Litter production in forests of the world. **Advances in ecological research**, v. 2, p. 101-157, 1964.
- BREARLEY, F. Q.; PRESS, M. C.; SCHOLLES, J. D. Nutrients obtained from leaf litter can improve the growth of dipterocarp seedlings. **New Phytologist**, v. 160, n. 1, p. 101-110, 2003.
- BRINSON, M. M.; LUGO, A. E.; BROWN, S.. Primary productivity, decomposition and consumer activity in freshwater wetlands. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 12, p. 123-161, 1981.
- BROWN, S. et al. Tropical secondary forests. **Journal of tropical ecology**, v. 6, n. 1, p. 1-32, 1990.
- BUCKLEY, R. C. Ant-plant interactions: a world review. In: **Ant-plant interactions in Australia**. Springer Netherlands, 1982. p. 111-141.
- BYERS, J. E. et al. Using ecosystem engineers to restore ecological systems. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 9, p. 493-500, 2006.
- CADISCH, G.; GILLER, K. E. **Driven by nature: plant litter quality and decomposition**. CAB international, 1997.
- CARPANEZZI, A. A. **Deposição de material orgânico e nutrientes em uma floresta natural e em uma plantação de eucaliptos no interior do Estado de São Paulo**. ESALQ, 1980.

- CARVALHO, K. S.; VASCONCELOS, Heraldo L. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. **Biological Conservation**, v. 91, n. 2, p. 151-157, 1999.
- CASTANHO, C.T.; OLIVEIRA, A. A. Relative effect of litter quality, forest type and their interaction on leaf decomposition in south-east Brazilian forests. **Journal of Tropical Ecology**, v. 24, n. 02, p. 149-156, 2008.
- CHERRETT, J. M. Leaf-cutting ants. In H. Lieth, M. J. A. Werger (Eds). **Ecosystems of the world**, pp. 473-486. Elsevier, Amsterdam. 1989.
- CINTRA, R. Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, n. 05, p. 709-725, 1997.
- COLE, D. W.; RAPP, M. Elemental cycling in forested ecosystems. In: REICHLER, D. E. **Editor Dynamic properties of forest ecosystems**. Cambridge University Press, Cambridge, England, p.341-409, 1980.
- COLEMAN, D. C.; CROSSLEY JR, D. A. Fundamentals of soil ecology Academic Press. **San Diego, CA**, p. 3, 1996.
- COLEY, P. D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. **Ecological monographs**, v. 53, n. 2, p. 209-234, 1983.
- CORRÊA, M. M. et al. How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. **Oecologia**, v. 162, n. 1, p. 103-115, 2010.
- CORRÊA, M. M. et al. Occurrence of *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in Alagoas, Northeastern Brazil. **Neotropical Entomology**, v. 34, n. 4, p. 695-698, 2005.
- CORREIA, M. E. F. et al. Formação de serapilheira e ciclagem de nutrientes. **Fundamentos da matéria orgânica do solo: ecossistemas tropicais e subtropicais. Porto Alegre: Gênese**, p. 197-225, 1999.

- COSTA, Ú. A. S. et al. Dispersão de sementes por formigas em remanescentes de floresta atlântica nordestina. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n. S1, p. pg. 231-235, 2007.
- COUTEAUX, M.; BOTTNER, P.; BERG, B.. Litter decomposition, climate and litter quality. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 10, n. 2, p. 63-66, 1995.
- CRAWLEY, M. J. et al. **Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions**. Blackwell Scientific Publications, 1983.
- CUSTÓDIO FILHO, A. et al. Deposição de serapilheira e o retorno de macronutrientes em floresta pluvial atlântica–Estação Biológica de Boracéia (São Paulo–Brasil). **Revista do Instituto Florestal, São Paulo**, v. 8, n. 1, p. 1-16, 1996.
- DAWKINS, R. The Extended Phenotype-The Gene as the Unit of Selection. 1982.
- DELITTI, W. B. C. **Aspectos comparativos da ciclagem de nutrientes minerais na mata ciliar, no campo cerrado e na floresta implantada de Pinus elliottii Engelm. var. elliottii (Mogi-Guacu, SP)**. USP-Instituto de Biociencias, 1984.
- DIRZO, R. Herbivory, a phytocentric review. In: DIRZO, R.; SARUKHAN, J. (eds.). **Perspectives in Plant Population Biology**, pp.141-165. Sinauer, Sunderland. 1984.
- DOHM, C. et al. Leaf-cutting ants proliferate in the Amazon: an expected response to forest edge?. **Journal of Tropical Ecology**, v. 27, n. 06, p. 645-649, 2011.
- FACELLI, J. M. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. **Ecology**, p. 1727-1735, 1994.
- FACELLI, J. M. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. **Ecology**, p. 1727-1735, 1994.
- FALCÃO, P. F. et al. Edge-induced narrowing of dietary diversity in leaf-cutting ants. **Bulletin of entomological research**, v. 101, n. 03, p. 305-311, 2011..

- FARJI-BRENER, A. G. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. **Oikos**, v. 92, n. 1, p. 169-177, 2001.
- FARJI-BRENER, A. G.; LESCANO, N.; GHERMANDI, L. Ecological engineering by a native leaf-cutting ant increases the performance of exotic plant species. **Oecologia**, v. 163, n. 1, p. 163-169, 2010.
- FIGUEIREDO FILHO, A. et al. Avaliação estacional da deposição de serapilheira em uma floresta ombrófila mista localizada no sul do estado do Paraná. **Ciência florestal**, v. 13, n. 1, p. 11-18, 2005.
- FIRME, L. P. **Cinética de degradação microbiológica de torta de filtro no solo, na presença de cádmio e níquel. 74f.** 2005. Tese de Doutorado. Dissertação de Mestrado em Agronomia). Escola Superior de Agronomia Luis de Queiroz. Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- FITTKAU, E. J.; KLINGE, H. On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. **Biotropica**, p. 2-14, 1973.
- FOWLER, N. L. What is a safe site?: neighbor, litter, germination date, and patch effects. **Ecology**, p. 947-961, 1988.
- GOLLEY, F. B.; MCGINNIS, J. T.; CLEMENTS, R. G. Ciclagem de minerais em um ecossistema de floresta tropical úmida. In: **Ciclagem de minerais em um ecossistema de floresta tropical úmida**. EPU/EDUSP, 1978.
- GULLAN, P. J.; CRANSTON, P. S. Sociedade de insetos. In: **Os insetos: um resumo de entomologia**. 440 p. 3 ed. Ed. Roca. São Paulo. 2008.
- HACKER, S. D.; GAINES, S. D. Some implications of direct positive interactions for community species diversity. **Ecology**, v. 78, n. 7, p. 1990-2003, 1997.

- HEAL, O. W.; ANDERSON, J. M.; SWIFT, M. J. Plant litter quality and decomposition: an historical overview. **Driven by nature: plant litter quality and decomposition**, 1997.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E.O. **The ants**. Harvard University Press, Cambridge. 1990.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. Il superorganismo. *Etologia*, p. 602, 2011.
- HOVSTAD, K. A.; OHLSON, M. Conspecific versus heterospecific litter effects on seedling establishment. **Plant Ecology**, v. 204, n. 1, p. 33-42, 2009.
- JOLIVET, P., 1996. **Ants and Plants**. Blackhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 303 pp.
- JONES, C. G. Ecosystem engineers and geomorphological signatures in landscapes. **Geomorphology**, v. 157, p. 75-87, 2012.
- JONES, C. G.; LAWTON, J. H.; SHACHAK, M. Organisms as ecosystem engineers. In: **Ecosystem management**. Springer New York, 1994. p. 130-147.
- JONES, C. G.; LAWTON, J. H.; SHACHAK, M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. **Ecology**, v. 78, n. 7, p. 1946-1957, 1997.
- JOUQUET, P. et al. Soil invertebrates as ecosystem engineers: intended and accidental effects on soil and feedback loops. **Applied Soil Ecology**, v. 32, n. 2, p. 153-164, 2006.
- KONATÉ, S. et al. Influence of large termitaria on soil characteristics, soil water regime, and tree leaf shedding pattern in a West African savanna. **Plant and Soil**, v. 206, n. 1, p. 47-60, 1999.
- KRISTIANSEN, S.; AMELUNG, W.; ZECH, W. Phosphorus forms as affected by abandoned anthills (*Formica polyctena* Forster) in forest soils: sequential extraction and liquid-state ^3P -NMR spectroscopy. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v. 164, n. 1, p. 49-55, 2001.

- LAFLEUR, B.; BRADLEY, R. L.; FRANCOEUR, A. Soil modifications created by ants along a post-fire chronosequence in lichen-spruce woodland. **Ecoscience**, p. 63-73, 2002.
- LATTKE, J. E. Biogeografía de las hormigas neotropicales. In: FERNÁNDEZ, F. (ed.) **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. p. 65-88. 1 ed. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colômbia. 2003.
- LAUGEN, A. T. et al. The Pacific Oyster (*Crassostrea gigas*) invasion in Scandinavian coastal waters in a changing climate: impact on local ecosystem services. **Biological invasions in aquatic and terrestrial systems: biogeography, ecological impacts, predictions, and management**. De Gruyter, Warsaw.< [http://www. degruyter. com/view/product/458036](http://www.degruyter.com/view/product/458036), 2015.
- LAVELLE, P. et al. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. **Advances in ecological research**, v. 27, n. 27, 1997.
- LAVELLE, P. et al. SOM management in the tropics: Why feeding the soil macrofauna?. **Nutrient cycling in Agroecosystems**, v. 61, n. 1-2, p. 53-61, 2001.
- LEAL, I. R.; WIRTH, R.; TABARELLI, M. The Multiple Impacts of Leaf-Cutting Ants and Their Novel Ecological Role in Human-Modified Neotropical Forests. **Biotropica**, v. 46, n. 5, p. 516-528, 2014.
- LEAL, I. R. et al. Effects of habitat fragmentation on ant richness and functional composition in Brazilian Atlantic forest. **Biodiversity and Conservation**, v. 21, n. 7, p. 1687-1701, 2012.
- LEAL, I. R., Wirth, R., Tabarelli, M. Seed Dispersal by Ants in the Semi-arid Caatinga of North-east Brazil. **Annals of Botany**. , v.99, p.885 - 894, 2007.

- LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Interactions between Fungus-Growing Ants (Attini), Fruits and Seeds in Cerrado Vegetation in Southeast Brazil1. **Biotropica**, v. 30, n. 2, p. 170-178, 1998.
- LEAL, I. R.; OLIVEIRA, Paulo S. Interactions between Fungus-Growing Ants (Attini), Fruits and Seeds in Cerrado Vegetation in Southeast Brazil1. **Biotropica**, v. 30, n. 2, p. 170-178, 1998.
- LIMA-JR, F. C. **Formigas cortadeiras como engenheiras de ecossistema: redução de serapilheira no entorno de ninhos de *Atta cephalotes* e *Atta sexdens***. 43f. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado em Ciências Biológicas)-Universidade Federal Rural de Pernambuco - UFRPE, Recife, 2014.
- MACARTHUR, R. H. the theory of the niche In: Lewontini, R. C. (ed.), Population biology and evolution. **Syracuse University Press**. 1968
- MACARTHUR, Robert H.; MACARTHUR, John W. On bird species diversity. **Ecology**, v. 42, n. 3, p. 594-598, 1961.
- MACMAHON, J. A.; MULL, John F.; CRIST, Thomas O. Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): their community and ecosystem influences. **Annual Review of Ecology and Systematics**, p. 265-291, 2000.
- MADUREIRA, M. S. et al. Why does *Atta robusta* (Formicidae) not change soil features around their nests as other leaf-cutting ants do? **Soil Biology and Biochemistry**, v. 57, p. 916-918, 2013.
- MARQUIS, R. J. A bite is a bite is a bite? Constraints on response to folivory in *Piper arieianum* (Piperaceae). **Ecology**, p. 143-152, 1992.
- MARQUIS, R. J. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. **Science**, v. 226, n. 4674, p. 537-539, 1984.

- MEYER, S. T. et al. Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. **Ecological Entomology**, v. 36, n. 1, p. 14-24, 2011a.
- MEYER, S. T. et al. Leaf-cutting ants as ecosystem engineers: topsoil and litter perturbations around *Atta cephalotes* nests reduce nutrient availability. **Ecological Entomology**, v. 38, n. 5, p. 497-504, 2013.
- MEYER, S. T. et al. Performance and fate of tree seedlings on and around nests of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*: Ecological filters in a fragmented forest. **Austral Ecology**, v. 36, n. 7, p. 779-790, 2011b.
- MEYER, S. T.; LEAL, I. R.; WIRTH, R. Persisting Hyper-abundance of Leaf-cutting Ants (*Atta* spp.) at the Edge of an Old Atlantic Forest Fragment. **Biotropica**, v. 41, n. 6, p. 711-716, 2009.
- MONTANEZ, E. P. I. **Producción de hojarasca y aporte de nutrimentos en los huertos familiares de Hocabá y Sahcabá, Yucatán, México**. 1998. Tese de Doutorado. MSc Thesis. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnica, Universidad Autinoma de Yucatan, Mexico.
- MOREIRA, F.M.S.; SIQUEIRA, J.O. Biologia e bioquímica do solo. **Lavras, Universidade Federal de Lavras**, 2001.
- MORELLATO, L.P.C. Nutrient cycling in two south-east brazilian forests I- Litterfall and litter standing crop. **Journal Tropical Ecology**, v. 8, p.205-205, 1992.
- MOUTINHO, P.; NEPSTAD, D. C.; DAVIDSON, E. A. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology*, v. 84, n. 5, p. 1265-1276, 2003.

- NEWBOULD, P. J. et al. **Methods for estimating the primary production of forests.** Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1967.
- NOIROT, C.; DARLINGTON, J. P. E. C. Termite nests: architecture, regulation and defence. In: **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology.** Springer Netherlands, 2000. p. 121-139.
- OLFF, H.; RITCHIE, Mark E. Effects of herbivores on grassland plant diversity. **Trends in ecology & evolution**, v. 13, n. 7, p. 261-265, 1998.
- ORIVEL, J.; DEJEAN, A. Selection of epiphyte seeds by ant-garden ants. **Ecoscience**, p. 51-55, 1999.
- OSAWA, T.; HATA, K.; KACHI, N. Eradication of feral goats enhances expansion of the invasive shrub *Leucaena leucocephala* on Nakoudo-jima, an oceanic island. **Weed Research**, 2016.
- OSTERTAG, R. et al. Litterfall and decomposition in relation to soil carbon pools along a secondary forest chronosequence in Puerto Rico. **Ecosystems**, v. 11, n. 5, p. 701-714, 2008.
- PASSOS, L.; OLIVEIRA, P. S. Interaction between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest: ant effects on seeds and seedlings. **Oecologia**, v. 139, n. 3, p. 376-382, 2004.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. **Plant and Soil**, v. 218, n. 1-2, p. 21-30, 2000.
- POGGIANI, F. Alterações dos ciclos biogeoquímicos em florestas. In: **Congresso Nacional sobre Essências Nativas.** São Paulo: Revista do Instituto Florestal, 1992. p. 734-739.

- POGGIANI, F. et al. Ciclagem de nutrientes em florestas nativas. **Nutrição e fertilização florestal. Piracicaba: IPEF**, v. 427, 2000.
- POORTER, L. et al. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. **Nature**, 2016..
doi:10.1038/nature16512
- PRIMACK, R. B.; RODRIGUES, E. **Biologia da conservação**. E. Rodrigues, 2001.
- REICHMAN, O. J.; SEABLOOM, E. W. Ecosystem engineering: a trivialized concept?:
Response from Reichman and Seabloom. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 17, n. 7,
p. 308, 2002.
- RICHARDS, P.W. **The Tropical Rainforest**. 2 ed. Cambridge University Press, Cambridge,
U.K. 1996
- RODRIGUES, F. R. O.; Capellotto, F. R. C. Litter as a filter of emergence for herbaceous
seedlings and sporophytes in central Amazonia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 28, n.
05, p. 445-452, 2012.
- ROSENGREN, R. et al. Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red
wood ants of the Formica rufa group studied in coniferous forest habitats in southern
Finland. In: **Annales Zoologici Fennici**. Finnish Academy of Sciences, Societas
Scientiarum Fennica, Societas pro Fauna et Flora Fennica and Societas Biologica
Fennica Vanamo, 1987. p. 147-155.
- SALIMON, C. I. et al. CO₂ flux from soil in pastures and forests in southwestern
Amazonia. **Global Change Biology**, v. 10, n. 5, p. 833-843, 2004.
- SANCHES, L. et al. Dinâmica sazonal da deposição e decomposição de serrapilheira em
floresta tropical de transição. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e
Ambiental**, v. 13, n. 2, p. 183-189, 2009.

- SANTOS, B. A. et al. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. **Biological Conservation**, v. 141, n. 1, p. 249-260, 2008.
- SANTOS, B. A. et al. Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented Brazilian Atlantic forest. **PLoS One**, v. 5, n. 9, p. e12625, 2010.
- SCHOEREDER, J. H.; HOWSE, P. E. Do trees benefit from nutrient-rich patches created by leaf-cutting ants?. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 33, n. 2, p. 111-115, 1998.
- SCHULTZ, T. R.; BRADY, S. G. Major evolutionary transitions in ant agriculture. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 14, p. 5435-5440, 2008.
- SCHUMACHER, M. V.; HOPPE, J. M. A floresta e a água. **Porto Alegre: Pallotti**, 1998.
- SEASTEDT, T. R. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. **Annual review of entomology**, v. 29, n. 1, p. 25-46, 1984.
- SEASTEDT, T. R. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. **Annual review of entomology**, v. 29, n. 1, p. 25-46, 1984.
- SILVA, P. D. et al. Harvesting of *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. seeds (Burseraceae) by the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. promotes seed aggregation and seedling mortality. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, n. 3, p. 553-560, 2007.
- SILVA, P. S. D. et al. Do leaf-litter attributes affect the richness of leaf-litter ants?. **Neotropical Entomology**, v. 40, n. 5, p. 542-547, 2011.
- SOUSA-SOUTO, L. et al. Ant nests and soil nutrient availability: the negative impact of fire. **Journal of Tropical Ecology**, v. 24, n. 06, p. 639-646, 2008

- SOUSA-SOUTO, L.; SCHOEREDER, J. H.; SCHAEFER, C. E. G.R. Leaf-cutting ants, seasonal burning and nutrient distribution in Cerrado vegetation. **Austral Ecology**, v. 32, n. 7, p. 758-765, 2007.
- SOUZA, J. A.; DAVIDE, A.C. Deposição de serapilheira e nutrientes em uma mata não minerada e em plantações de bracatinga (*Mimosa scabrella*) e de eucalipto (*Eucalyptus saligna*) em áreas de mineração de bauxita. **CERNE**, Viçosa, v.7, n.1, p.101-113, 2001.
- STERNBERG, L. S. L.; et al. Plants use macronutrients accumulated in leaf-cutting ant nests. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 274, n. 1608, p. 315-321, 2007.
- SUNDARAPANDIAN, S. M.; SWAMY, P. S. Litter production and leaf-litter decomposition of selected tree species in tropical forests at Kodayar in the Western Ghats, India. **Forest Ecology and Management**, v. 123, n. 2, p. 231-244, 1999.
- SWIFT, M. J.; HEAL, O. W.; ANDERSON, J.M. **Decomposition in terrestrial ecosystems**. Berkeley: University of California Press, 1979. p. 66-117.
- TURNER, J. S.; VOGEL, S. Book reviews-the extended organism: the physiology of animal-built structures. **Nature**, v. 408, n. 6811, p. 404-404, 2000.
- URBAS, P. et al. Cutting More from Cut Forests: Edge Effects on Foraging and Herbivory of Leaf-Cutting Ants in Brazil. **Biotropica**, v. 39, n. 4, p. 489-495, 2007.
- VÁZQUEZ-YANES, C. et al. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. **Ecology**, p. 1952-1958, 1990.
- VITAL, A. R. T. et al. Deposição de serapilheira e ciclagem de nutrientes de uma floresta estacional semidecidual em zona ripária. **Revista Árvore**, v. 28, n. 6, p. 793-800, 2004.
- VIVIAN-SMITH, G. Microtopographic heterogeneity and floristic diversity in experimental wetland communities. **Journal of Ecology**, p. 71-82, 1997.

- WILCKE, W. et al. Nutrient storage and turnover in organic layers under tropical montane rain forest in Ecuador. **European Journal of Soil Science**, v. 53, n. 1, p. 15-27, 2002.
- WILLIAMS, S. T.; GRAY, T. R. G. Decomposition of litter on the soil surface. **Biology of plant litter decomposition**, 1974.
- WIRTH R., HERZ H., RYEL R. J., BEYSCHLAG W. & HÖLLDOBLER B. (2003) Herbivory of leaf-cutting ants – A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. **Ecological Studies** 164, 1–230.
- WIRTH, R. et al. Increasing densities of leaf-cutting ants (*atta* spp.) with proximity to the edge in a brazilian atlantic forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 23, n. 04, p. 501-505, 2007.
- WIRTH, Rainer et al. Plant herbivore interactions at the forest edge. In: **Progress in botany**. Springer Berlin Heidelberg, 2008. p. 423-448.
- WIRTH, R. et al. Herbivory of leaf-cutter ants: a case study of *atta colombica* in the tropical rainforest of panama. *ecol stud* v.164, 1-230. 2003.
- WRIGHT, JUSTIN P.; JONES, CLIVE G.; FLECKER, ALEXANDER S. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. **Oecologia**, v. 132, n. 1, p. 96-101, 2002.
- XULUC-TOLOSA, F. J. et al. Leaf litter decomposition of tree species in three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. **Forest Ecology and Management**, v. 174, n. 1, p. 401-412, 2003.
- ZHANG, Qishui; ZAK, John C. Effects of gap size on litter decomposition and microbial activity in a subtropical forest. **Ecology**, p. 2196-2204, 1995.

6 ANEXO

Journal of Tropical Ecology

Potential contributors are advised that careful attention to the details below will greatly assist the Editor and thus speed the processing of their manuscripts. Poorly prepared manuscripts will be returned to authors.

Scope of the journal

Journal of Tropical Ecology publishes papers in the important and now established field of the ecology of tropical regions. Papers may deal with terrestrial, freshwater and strand/coastal tropical ecology, and both those devoted to the results of original research as well as those which form significant reviews will be considered. Papers normally should not exceed 6000 words of main text. Short Communications are acceptable: they should not exceed four printed pages in total length.

Manuscript Preparation

All manuscripts must be submitted online via the website:

<http://mc.manuscriptcentral.com/jte>

Detailed instructions for submitting your manuscript online can be found at the submission website by clicking on the 'Instructions and Forms' link in the top right of the screen; and then clicking on the 'Author Submission Instructions' icon on the following page.

The Editor will acknowledge receipt of the manuscript, provide it with a manuscript reference number and assign it to reviewers. The reference number of the manuscript should be quoted in all correspondence with Journal of Tropical Ecology Office and Publisher.

Submission of a manuscript implies that it has been approved in its final form by all the named authors, that it reports on unpublished work and that it has not been published or concurrently submitted for publication, in whole or in part, elsewhere. Papers are first inspected for suitability by the Editor or an editorial board member. Those suitable papers are then critically reviewed by usually two or three expert persons. On their advice the Editor provisionally accepts, or rejects, the paper. If acceptance is indicated the manuscript is usually returned to the author for revision. In some cases a resubmission is invited and on receipt of the new version, the paper may be sent to a third referee. If the author does not return the revised or resubmitted version within six months the paper will be classified as rejected. Final acceptance is made when the manuscript has been satisfactorily revised.

Language

All papers should be written in English, and spelling should generally follow The Concise Oxford Dictionary of Current English. Abstracts in other languages will be printed if the author so desires together with an abstract in English. All abstracts must be provided by the author.

Cambridge recommends that authors have their manuscripts checked by an English language native speaker before submission; this will ensure that submissions are judged at peer review exclusively on academic merit. We list a number of third-party services specialising in language editing and / or translation, and suggest that authors contact as appropriate. Use of any of these services is voluntary, and at the author's own expense.
<http://journals.cambridge.org/action/stream?pageId=8728&level=2&menu=Authors&pageId=3608> 2

Preparation of the manuscript

Authors are strongly advised to consult a recent issue of the JTE to acquaint themselves with the general layout of articles. You can view a free sample issue of the journal at <http://journals.cambridge.org/trosample>.

Manuscripts should be prepared according to the following structure:

Page 1. **Title page.** This should contain (a) the full title, preferably of less than 20 words and usually containing the geographical location of the study; (b) a running title of not more than 48 letters and spaces; (c) a list of up to 10 key words, separated by commas, in alphabetical order suitable for international retrieval systems; (d) the full name of each author; (e) the name of the institution in which the work was carried out; and (f) the present email address of the author to whom PDF proofs should be sent.

Page 2. **Abstract.** This should be a single paragraph, in passive mode, no more than 200 words long, concise summary of the paper intelligible on its own in conjunction with the title, without abbreviations or references.

Page 3. **et seq.** The main body of the text may contain the following sections in the sequence indicated: (a) Introduction, (b) Methods, (c) Results, (d) Discussion, (e) Acknowledgements, (f) Literature Cited, (g) Appendices, (h) Tables, (i) Legends to Figures. An extra section between (a) and (b) for Study Site or Study Species might be necessary.

Main headings should be in capital type and centred; sub-headings should be ranged left and in bold. A **Short Communication** has a title, abstract and keywords but no section headings until Acknowledgements and item Literature Cited.

Acknowledgements should be brief. **Notes** should be avoided if at all possible; any notes will be printed at the end of the paper and not as footnotes.

Tables (preferably in MS Word, they must not be submitted as images) should be provided either at the end of the manuscript or as separate files. Tables should be numbered consecutively with Arabic numerals and every table should be cited at least once in the text, in consecutive order.

Figures should be submitted as separate files in TIF or EPS format but captions to figures should be supplied on a separate sheet at the end of the main manuscript. All figures must be cited in consecutive order.

The page size should be set to A4 and the text should be in a font size of 12 or greater throughout. Double spacing must also be used throughout, allowing wide margins (about 3 cm) on all sides. Main text pages should be numbered.

Scientific names

The complete Latin name (genus, species and authority) must be given in full for every organism when first mentioned in the text unless a standard nomenclatural reference is available which can be cited. Authorities might alternatively appear in Tables where they are first used. Names of taxa at generic rank and below should be in italics.

Units of measurement

Measurements must be in metric units; if not, metric equivalents must also be given. The minus index (m-1, mm-3) should be used except where the unit is an object, e.g. 'per tree', not 'tree-1'). Use d-1, wk-1, mo-1 and y-1 for per day, per week, per month and per year.

Abbreviations

In general, abbreviations should be avoided. Numbers one to nine should be spelled out and number 10 onwards given in figures. Dates should follow the sequence day-month-year, e.g. 1 January 1997. The 24-hour clock should be used, e.g. 16h15.

Appendix material

Unavoidably large tables or lists disrupt the flow and layout of the main text and are best included in appendices. Appendices are numbered consecutively with Arabic numerals and must be cited in numerical order in the text. Very large appendices may be published online only. In this case, the material is not copy edited or typeset but loaded directly as supplied by the authors (see below). All appendix material must conform to the journal style. Publication of appendix material remains at the discretion of the editor. Appendices are not normally included with short communications.

Literature cited

References to literature in the text should conform to the 'name-and-date' system. For example, direct citation as: Benzing (2000) or Moses & Semple (2011); or parenthetically (Holste et al.

1981). If a number of references are cited at one place in the text, they should not be arranged chronologically, but alphabetically by first author, with single-author references before those with two authors, which in turn come before those with three or more authors, e.g. (Chan 2008, Dubois & Blanc 1999, Silva & Almeida 2011, Silva et al. 2009, Williams 2003). In the reference list citations should take the forms given below. References with two or more authors should be arranged first alphabetically then chronologically. The names of cited journals should be given in full. Certain foreign language citations may be translated into English, and this should always be done where the English alphabet is not used (e.g. Chinese, Hindi, Thai).

BENZING, D. H. 2000. Bromeliaceae - profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, Cambridge. 690 pp.

HOLSTE, E. K., KOBE, R. K. & VRIESENDORP, C. F. 2011. Seedling growth responses to soil resources in the understory of a wet tropical forest. *Ecology* 92:1828-1838.

MOSES, K. & SEMPLE, S. 2011. Primary seed dispersal by the black-and-white ruffed lemur (*Varecia variegata*) in the Manombo forest, south-east Madagascar. *Journal of Tropical Ecology* 27:1-10.

ROHWER, S., BUTLER, L. K. & FROEHLICH, D. R. 2005. Ecology and demography of east-west differences in molt scheduling of Neotropical migrant passerines. Pp. 87-105 in Greenberg, R. & Marra, P. P. (eds.). *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Use the following as contractions in text: 'pers. obs.', 'pers. comm.', 'unpubl. data', 'in press'. Authors should double-check that all references in the text correspond exactly to those in the Literature Cited section.

Tables and figures

Tables

Tables should be in a simple form, with one set of column and row headings per table. Tables in parts with different column headings are not acceptable. These should be split into two or more separate tables. Column headings should be brief, with units of measurement in parentheses. Vertical lines should not be used to separate columns. Avoid presenting tables that are too large to be printed across the page; table width must not exceed 80 characters, including spaces between words, figures and columns. Each table should be numbered consecutively with Arabic numerals. They can either be submitted as separate files (Microsoft Word) or appended to the main manuscript text file. Each table must be accompanied by a clear and concise caption. All 4 tables and figures must be cited in the text.

Figures and Illustrations

Please ensure that your figures are saved at final publication size and are in our recommended file formats. Following these guidelines will result in high quality images being reproduced in both the print and the online versions of the Journal.

Authors should ensure that all figures, whether line drawings or photographs, clarify or reduce the length of the text. Figures should be submitted in TIF or EPS format at approximate final publication size. Resolution of artwork should be at the following minimum resolutions: line artwork (black & white), 1200 dpi; combination, i.e. line/tone (greyscale), 800 dpi; black-and-white halftone (greyscale), 300 dpi; and colour halftone, 300 dpi. Colour is only encouraged where its use adds materially to the comprehension of the figure. All colour images should be clear when reproduced in black-and-white if authors are not paying for colour in print. Comprehensive guidance on creating suitable electronic figures is available in the Cambridge Journals Artwork Guide.

Please:

- ensure text figures, line drawings, computer-generated figures and graphs are of sufficient size and quality to allow for reduction;
- avoid the use of solid black infills or complex hatching;
- use halftone images where they make a real contribution to the text, and ensure they are of good quality at the intended final size with any required lettering or numbering inserted by the author;
- include figure legends and numbers on a separate page at the end of the body text of the manuscript; individual parts of a figure should be clearly labelled with lowercase letters consecutively from 'a' and referred to in the legend. Legends to multipart figures should open with a statement summarising the whole figure. The individual parts should then be itemised with the part labels in full parentheses AFTER each item. Legends to figures and tables should be informative, ideally allowing readers to comprehend what the figure/table represents without reference to the main text of the paper.
- where possible put keys to symbols and lines in legends not on figures;
- inform the Editorial Office at the earliest opportunity if you wish to use colour figures (we will ask authors to pay in advance for the use of colour, but we can advise on how this can be kept to a minimum if we know your plans). If you request colour figures in the printed version, you will be contacted by CCC-Rightslink who are acting on our behalf to collect Author Charges. Please follow their instructions in order to avoid any delay in the publication of your article.

Supplementary Material

There will normally be one of the following reasons for you to supply supplementary material to accompany the online version of your article:

- You wish to link to additional information which due to its nature does not lend itself to print media (examples- full data sets, moving-image or sound files etc.).
- The Editor of the journal has requested that you extract certain information from the original article in order to allow for space constraints of the print version.

N.B. Please note that no copyediting or quality assurance measures will be undertaken on supplementary material (other than to ensure that the file is intact). The authors therefore warrant that the supplementary material that they submit when the paper is accepted is in a suitable format for publication in this manner. The material shall be published online in exactly the form that it is supplied. Please follow the following instructions to supply supplementary material to accompany the online version of your article:

- Each supplementary file must be supplied as a separate file. Do not supply this material as part of the file destined for publication in the print journal;
- Each supplementary file must have a clear title (e.g., S. Jones_supplementary_figure_1);
- Provide a text summary for each file of no more than 50 words. The summary should describe the contents of the file. Descriptions of individual figures or tables should be provided if these items are submitted as separate files. If a group of figures is submitted together in one file, the description should indicate how many figures are contained within the file and provide a general description of what the figures collectively show;
- The file type and file size in parentheses;
- Ensure that each piece of supplementary material is clearly referred to at least once in the print version of the paper at an appropriate point in the text, and is also listed at the end of the paper.

Format and file size

- File sizes should be as small as possible in order to ensure that users can download them quickly, particularly the main text;
- Avoid generic file names such as ‘manuscript’ or ‘text’; instead use author names or subject topic to reduce the likelihood of duplication with other submissions;
- Images should be a maximum size of 640 × 480 pixels at a resolution of 72 pixels per inch;
- Authors should limit the number of files to under ten, with a total size not normally exceeding 3 MB. Sound/movie files may be up to 10 MB per file; colour images may be up to 5 MB per file; all other general file types may be up to 2 MB per file but most files should be much smaller;
- We accept files in any of the following formats (if in doubt please enquire first):

MS Word document (.doc), Plain ASCII text (.txt), Rich Text Format (.rtf), WordPerfect document (.wpd), HTML document (.htm), MS Excel spreadsheet (.xls), GIF image (.gif), JPEG image (.jpg), TIFF image (.tif), MS PowerPoint slide (.ppt), QuickTime movie (.mov), Audio file (.wav), Audio file (.mp3), MPEG/MPG animation (.mpg).

If your file sizes exceed these limits, or if you cannot submit in these formats, please seek advice from the editor/board member handling your manuscript.

Publication

Copyright

Authors of articles published in the journal assign copyright to Cambridge University Press (with certain rights reserved) and you will receive a copyright assignment form for signature on acceptance of your paper. Authors receiving requests for permission to reproduce their

work should contact Cambridge University Press for advice. Papers are accepted on the understanding that the work has been submitted exclusively to the Journal of Tropical Ecology and has not been previously published elsewhere unless otherwise stated.

Proofs

Page proofs will be forwarded as PDF files by email to the corresponding author. It is the responsibility of the author to ensure that no errors are present. Authors will receive a PDF file of page proofs by email, and will be asked to return corrected proofs within 48 hours. Only essential corrections should be made and authors will be charged for excessive alterations at the proof stage. Once a proof has been returned only minor changes will be allowed. Authors should be aware that large numbers of changes may lead to the paper being returned to reviewers for 6 approval, delaying publication, in addition to incurring costs associated with making the changes. Errors remaining in these first proofs after the author has checked them are the author's responsibility. Any further editorial changes, apart from minor grammatical and syntactical improvements, will be communicated to the author before second proofs are prepared.

Offprints

The author (or main author) of an accepted paper will receive a free PDF of their paper upon publication. Authors will be offered the opportunity to order paper offprints by using the form supplied at proof stage.

Reprints

For all commercial reprint pricing details, please follow this link or contact special_sales@cambridge.org

Open Access Publication in Journal of Tropical Ecology

Cambridge Open Option allows authors the option to make their articles freely available to everyone, immediately on publication. This service reflects Cambridge's commitment to further the dissemination of published academic information.

The programme allows authors to make their article freely available in exchange for a one-off charge paid either by the authors themselves or by their associated funding body. This fee covers the costs associated with the publication process from peer review, through copyediting and typesetting, up to and including the hosting of the definitive version of the published article online. Payment of this one-off fee entitles permanent archiving both by Cambridge University Press and by the author; however, it also enables anyone else to view, search and download an article for personal and non-commercial use. The only condition for this is that the author and original source are properly acknowledged.

The Cambridge Open Option is only offered to authors upon acceptance of an article for publication and as such has no influence on the peer review or acceptance procedure. The paper will continue to be made available in both print and online versions, but will be made freely available to anyone with Internet links via our online platform, Cambridge Journals Online. In addition, such papers will have copyright assigned under a Creative Commons Attribution licence, which enables sharing and adaptation, providing attribution is given. All articles will continue to be handled in the normal manner with peer-review, professional production and online distribution in Cambridge Journals Online. Articles will also be

included in the relevant Abstracting & Indexing services and in CrossRef, and can have supplementary content (text, video or audio) added to their online versions. Cambridge will also deposit the article in any relevant repositories on the author's behalf, where that is a condition of the funding body.

The Cambridge Open Option is now available to authors of articles in Journal of Tropical Ecology at the standard Cambridge rate of £1695/\$2700 per article. Requests to take up the Cambridge Open Option will be subject to approval by the Editors of the Journal.

For more information on Open Access and Cambridge Journals, please follow this link.

Updated 5th September 2014