



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO CENTRO
DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

ISABELLE LEITE DE HOLANDA SILVA

**HERBIVORIA DE FORMIGAS CORTADEIRAS INFLUENCIA O SUCESSO
REPRODUTIVO DE PLANTAS NATIVAS DA CAATINGA**

RECIFE
2021

ISABELLE LEITE DE HOLANDA SILVA

**HERBIVORIA DE FORMIGAS CORTADEIRAS INFLUENCIA O SUCESSO
REPRODUTIVO DE PLANTAS NATIVAS DA CAATINGA**

Tese/Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal. Área de concentração: Ecologia e conservação

Orientador (a): Inara Roberta Leal Coorientador

(a): Ariadna Valentina Lopes

Recife

2021

Catálogo na Fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB4/1788

Silva, Isabelle Leite de Holanda

Herbivoria de formigas cortadeiras influencia o sucesso reprodutivo de plantas nativas da Caatinga / Isabelle Leite de Holanda Silva. – 2021.

f. : il.

Orientadora: Inara Roberta Leal.

Coorientadora: Ariadna Valentina Lopes.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia vegetal, Recife, 2021.

Inclui referências e anexos.

1. Plantas da Caatinga. 2. Plantas - Reprodução 3. Formigas. I. Leal, Inara Roberta (orientadora). II. Lopes, Ariadna Valentina (coorientadora). III. Título.

634.909811

CDD (22.ed.)

UFPE/CB – 2022-041

ISABELLE LEITE DE HOLANDA SILVA

**HERBIVORIA DE FORMIGAS CORTADEIRAS INFLUENCIA O SUCESSO
REPRODUTIVO DE PLANTAS NATIVAS DA CAATINGA**

APROVADA EM 26/02/2021

BANCA EXAMINADORA:

Profa. Dra. Inara Roberta Leal (Orientadora)
Departamento de Botânica - UFPE

Dra. Talita Câmara dos Santos Bezerra (Titular externo)
Departamento de Ciências Biológicas - UPE

Dra. Fernanda Maria Pereira de Oliveira (Titular interno)
Departamento de Botânica - UFPE

RECIFE

2021

AGRADECIMENTOS

Este trabalho, fruto do meu mestrado, o qual me ensinou muito mais do que formigas cortadeiras e sucesso reprodutivo, ampliou não só minha maturidade profissional como todas as questões de âmbito emocional. O momento da gratidão reflete todo o reconhecimento e sorte que tive em minha jornada, pois eu não chegaria aqui se não fosse por todas as pessoas maravilhosas que encontrei. Além das que já estão na minha vida em que pude reconhecer e valorizar cada momento simples e precioso do meu dia a dia, pois a sutileza nos detalhes era o que na maioria das vezes, fazia toda a diferença nos dias difíceis. É comum pensarmos que nas situações corriqueiras de nossa vida, lembraremos mais das coisas complexas, mas não, é a simplicidade e leveza que lembramos, principalmente as que transmitem amor. Em dias árduos de trabalho, momentos que eu descreditava de mim, o que eu mais lembro sobre o que me manteve forte, estava justamente nos detalhes, minha querida mãe tomando conta de mim de minha ansiedade, todas as noites. Levando xícaras de chá, me dava um beijinho na testa e dizia que eu conseguiria, e mesmo nos momentos que nem eu me aguentava, ela me aguentou. Ela nem faz ideia do quanto isso me deu forças. Nem eu fazia ideia, mas agora eu sei. As vezes focamos tanto no que é pra ser feito que esquecemos de olhar o que acontece ao nosso redor.

Uma das questões mais importantes que me aconteceu foi reconhecer as pessoas a minha volta, família não precisa ser de sangue, são aquelas pessoas que te apoiam que estão do teu lado mesmo com todos os defeitos. Me encontrei em tantas pessoas maravilhosas assim, fiz mais do que amigos de infância, do que colegas de trabalhos, do que parceiros de campo, do que amigos filosóficos de bar, amigos de música, amigos do cafézinho com bolo...tantos! Nossa quanta sorte de encontrar e me identificar com tanta gente que mudava meus dias apenas ao sorrir, que me apoiava de tantas formas, que estiveram do meu lado em tantos momentos. Nem acho que mereço tanto, é uma explosão no coração de gratidão e emoção que escorrem em lágrimas de carinho por todos vocês. Mesmo que eu não cite todos (com medo de deixar passar algum kkkk), todos estão bem memorizados e no meu coração e lembro de cada um de vocês nesse exato momento que escrevo e pra sempre. Eu sei que se caso lerem isso, você saberá que me refiro a você. Obrigada, vocês fazem parte de tudo isso, meu coração é de vocês.

RESUMO

As formigas cortadeiras utilizam toneladas de material vegetal para o cultivo do fungo simbiote, incluindo partes vegetativas e reprodutivas das plantas. Apesar de ser esperado que essa herbivoria reduza o sucesso reprodutivo das plantas, não se sabe se os efeitos são mais fortes quando as formigas coletam as partes reprodutivas ou vegetativas. Neste estudo, examinamos como a herbivoria da formiga cortadeira *Atta opaciceps* de partes reprodutivas e vegetativas influencia o sucesso reprodutivo das espécies *Croton argyrophyloides*, *Cenostigma pyramidale* e *Indigofera suffruticosa* em áreas de Caatinga. O estudo foi desenvolvido no Parque Nacional do Catimbau, onde selecionamos 10 ninhos de *Atta opaciceps* e, em cada ninho, quatro indivíduos de cada espécie vegetal para as seguintes categorias (1) herbivoria de partes reprodutivas e vegetativas, (2) herbivoria apenas de folhas (plantas protegidas na base das estruturas reprodutivas, apenas folhas expostas), (3) herbivoria apenas partes reprodutivas (plantas protegidas das formigas, mas com simulação manual do corte de flores) e (4) sem herbivoria (plantas protegidas do acesso das formigas). Acompanhamos o número de ramos reprodutivos produzidos por indivíduo, isolamos quatro ramos e, em uma inflorescência por ramo de cada indivíduo, acompanhamos a formação de botão floral, flores, frutos durante três meses. Verificamos a proporção de flores mais botões da primeira leitura que se transformaram em frutos na última leitura. No geral, a combinação de herbivoria de partes vegetativas e reprodutivas resultou na maior redução no sucesso reprodutivo. *Croton argyrophyloides* apresentou menores valores de produção de ramos reprodutivos, botões florais e flores nas plantas totalmente expostas às formigas quando comparado aos demais tratamentos. *Indigofera suffruticosa* e *Cenostigma pyramidale* também apresentaram menos produção de ramos reprodutivos nos indivíduos totalmente expostos à herbivoria, contudo, sem diferença significativa para os totalmente protegidos possivelmente por mecanismos compensatórios em casos de extrema herbivoria. As formigas cortadeiras proliferam com perturbações antrópicas e aumento de aridez, os efeitos sobre a reprodução das plantas aqui reportados podem ser intensificados em um futuro próximo, comprometendo a regeneração da vegetação de Caatinga e diminuindo a resiliência desse ecossistema frente às mudanças climáticas e perturbações.

Palavras-chave: *Atta opaciceps*; *Croton argyrophyloides*; *Cenostigma pyramidale*; *Indigofera suffruticosa*; Resposta compensatória

ABSTRACT

Leaf-cutting ants use tons of plant material to grow the symbiont fungus, including vegetative and reproductive parts of plants. Although this herbivory is expected to reduce the reproductive success of plants, it is not known whether the effects are stronger when ants collect the reproductive or vegetative parts. In this study, we examined how the herbivory of the leaf-cutting ant *Atta opaciceps* of reproductive and vegetative parts influences the reproductive success of the species *Croton argyrophylloides*, *Cenostigma pyramidale* and *Indigofera suffruticosa* in areas of Caatinga. The study was carried out in Catimbau National Park, where we selected 10 *Atta opaciceps* nests and, in each nest, four individuals of each plant species for the following categories (1) herbivory of reproductive and vegetative parts, (2) herbivory of leaves only (plants protected at the base of reproductive structures, only exposed leaves), (3) herbivory only reproductive parts (plants protected from ants, but with manual simulation of flower cutting) and (4) no herbivory (plants protected from ant access in the stem base). We followed the number of reproductive branches produced per individual and isolated four branches and, in one inflorescence per branch of each individual, we followed the formation of floral buds, flowers, fruits for three months. We verified the proportion of flowers plus buds from the first reading that turned into fruits at the last reading. Overall, the combination of herbivory of vegetative and reproductive parts resulted in the greatest reduction in reproductive success. *Croton argyrophylloides* showed lower production values of reproductive branches, flower buds and flowers in plants fully exposed to ants when compared to the other treatments. *Indigofera suffruticosa* and *Cenostigma pyramidale* also showed less production of reproductive branches in individuals totally exposed to herbivory, however, with no significant difference for those totally protected, possibly by compensatory mechanisms in cases of extreme herbivory. Leaf-cutting ants proliferate with anthropic disturbances and increased aridity, the effects on plant reproduction reported here may be intensified in the near future, compromising the regeneration of the Caatinga vegetation and reducing the resilience of this ecosystem to climate change and future anthropic disturbances.

Keywords: *Atta opaciceps*; *Croton argyrophylloides*; *Cenostigma pyramidale*; *Indigofera suffruticosa*; Compensatory response

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Mapa da área de estudo Parque Nacional do Catimbau, Buíque, Pernambuco, Brasil
- Figura 2 – Resultados dos Modelos Lineares Generalizados Mistos verificando o efeito da herbivoria de *Atta opaciceps* as espécies focais *Cenostigma pyramidale*, *Croton argyrophyloides*, *Indigofera suffruticosa*

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 – Média, desvio padrão e amplitude dos atributos reprodutivos das espécies focais *Cenostigma pyramidale*, *Croton argyrophyloides* e *Indigofera suffruticosa*
- Tabela 2 – Resultados dos Modelos Lineares Generalizados Mistos do efeito da herbivoria de *Atta opaciceps* sobre os atributos reprodutivos das espécies focais *Cenostigma pyramidale*, *Croton argyrophyloides* e *Indigofera suffruticosa* submetidas a diferentes tratamentos

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	11
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	14
2.1	A AÇÃO DA HERBIVORIA NOS NÍVEIS DE ORGANIZAÇÃO BIOLÓGICA	14
2.2	INFLUÊNCIA DA HERBIVORIA NA PERFORMANCE VEGETATIVA E REPRODUTIVA DA PLANTA	17
2.3	O PAPEL DA HERBIVORIA DE FORMIGAS CORTADEIRAS NA CAATINGA	21
3	ARTIGO – A herbivoria de formigas cortadeiras influencia o sucesso reprodutivo de espécies vegetais da Caatinga	25
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	37
	REFERÊNCIAS	38
	ANEXO	45

1 INTRODUÇÃO

A interação entre plantas e herbívoros é considerada uma corrida evolutiva que torna se necessário o aprimoramento de estratégias e adaptações para defesa das plantas (STRAUSS; AGRAWAL 1999, STOWE et al. 2000, FORNONI 2011, TURLEY et al. 2013) e de ataque de seus predadores (WIRTH et al. 2008). A complexidade da interação entre plantas e herbívoros influencia desde a reprodução individual à diversidade de plantas, sendo responsável por grande parte da riqueza vegetal, além de impactar níveis tróficos mais altos, alterando a dinâmica das populações e a estrutura das comunidades também de animais (STRAUS 2002, OHGUSHI 2005, AGRAWAL et al. 2012). De acordo com o princípio de alocação de recursos, a planta tende a mudar as demandas energéticas em resposta a herbivoria, com intuito de suprimir as partes danificadas (OBESO 2002). Esse aumento de energia alocada para uma propriedade resulta na diminuição de energia alocada para os demais processos (OBESO 2002). Por conseguinte, envolve um balanço entre as funções vegetativas e reprodutivas influenciando o crescimento, sobrevivência e fecundidade da planta (BAZZAZ et al. 1987, OBESO 2002). A herbivoria geralmente tem efeito negativo sobre o crescimento e reprodução das plantas (HAWKES; SULLIVAN 2001), reduzindo sua capacidade competitiva (COLEY; BARONE 1996). Esses efeitos podem variar dependendo de quais partes da planta são removidas, como folhas ou flores (MARQUIS 1992), e a intensidade do dano (porcentagem de área foliar removida) (CRAWLEY 1983, LANDSBERG 1989, WILLIAMS 1991). Quando partes foliares são removidas há uma redução de área fotossintética (HARPER 1977, MARQUIS 1992), levando a uma indução na realocação de recursos para repor os tecidos que eventualmente foram perdidos, causando um desequilíbrio entre demandas energéticas destinadas ao crescimento e reprodução (GRMAN; ALEXANDER 2005), podendo afetar também o sucesso reprodutivo das plantas. Quando flores são consumidas, o efeito é mais direto, havendo redução no display floral, tamanho das pétalas, número de flores, quantidade e qualidade das recompensas florais como néctar e pólen, química floral e compostos voláteis, todos efeitos potencialmente negativos para o sucesso reprodutivo das plantas (QUESADA et al. 1995, 2005, MAIA et al. 2019). Encontramos na literatura alguns trabalhos estimando o sucesso reprodutivo feminino de plantas, pela produção de frutos (BERTIN 1988, SNOW; LEWIS 1993,

ROSE et al. 2005, CÂMARA et al. 2019). Enquanto o sucesso reprodutivo masculino pode ser avaliado pela da quantidade de pólen retirado das por polinizadores (LLOYD 1980; CRUZAN et al. 1988; BROYLES; WYATT 1990, TERBORGH et al. 2008, KLEIN et al. 2007, IPBES 2016). No entanto, o sucesso reprodutivo de uma espécie pode ser influenciados por diversos fatores bióticos e abióticos e em diferentes fases reprodutiva. No geral, estudos referem se ao sucesso reprodutivo como um dos parâmetros de reprodução mais utilizados para medir o crescimento populacional (SANZ; RODRÍGUEZ-FERRARO 2006). E dessa forma, identificar fatores que afetam o sucesso reprodutivo e atuam na flutuação das populações (SNYDER et al. 1987, BEISSINGER; WALTMAN 1991, GUEDES 1993, COCKREM 1999, ARENDT 2000, MONTERRUBIO et al. 2002, SEIXAS; MOURÃO 2002, VAUGHAN et al. 2003, BRIGHTSMITH; BRAVO 2006, SANZ; RODRÍGUEZ-FERRARO 2006). Por exemplo, algumas métricas foram utilizadas para medir o efeito da herbivoria sobre o sucesso reprodutivo dos indivíduos cortados, incluindo número de ramos reprodutivos produzidos pelas plantas, número de botões florais, porcentagem de botões que se transformam em flores, porcentagem de flores que se transformam em frutos, número de sementes por fruto, tamanho das sementes, viabilidade das sementes, entre outros (e.g. CÂMARA et al. 2019; TITO et al. 2016).

Um dos herbívoros mais conspícuos de ecossistemas neotropicais são as formigas cortadeiras do gênero *Atta* (Formicidae, Myrmicinae, Attini) (FOWLER et al. 1989). Sua relevância é devida às várias influências que exercem em diferentes níveis de organização biológica (de plantas individuais ao ecossistema) e de processos ecossistêmicos (regime de luz, características do solo) (COUTINHO 1984, PERFECTO; VAN DER MEER 1993, GARRETSON et al. 1998, WIRTH et al. 2003).

Porém, o aspecto mais importante relacionado às formigas cortadeiras é a sua posição como herbívoros generalistas dominantes dos neotrópicos, uma vez que uma única colônia pode consumir mais de 15% da vegetação na sua área de forrageamento (WIRTH et al. 2003, URBAS et al. 2007), incluindo até 50% das espécies da flora local (LEAL et al. 2014). Isso se traduz em cerca de até 500 kg em material seco por colônia, por ano (HERZ et al. 2007). Toda essa quantidade de folhas cortadas é obtida com um sistema complexo de forrageamento, com trilhas que podem chegar a até 200 m além da superfície do ninho (HÖLLDOBLER; WILSON 1990).

Os altos níveis de danos por formigas cortadeiras podem afetar o desempenho tanto individual diminuindo o crescimento e sucesso reprodutivo, como de populações, levando à mortalidade de alguns indivíduos (DIRZO 1984; MONTOYA-LERMA et al. 2012). Por exemplo, plantas que sofreram herbivoria por *Atta* na Floresta Atlântica brasileira tiveram uma redução na produção de flores e frutos quando comparadas com plantas que foram protegidas do corte (LEAL et al. 2012, CÂMARA et al. 2019). Em contraste, estudos realizados em vegetação xerofítica de clima árido temperado na Argentina encontraram que, para algumas espécies, o efeito de corte aumentou a densidade de flores, mostrando o quão complexa pode ser essa interação (FARJI- BRENER; TADEY 2017).

Em florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS, PENNINGTON et al. 2009), a sazonalidade determina fortemente os processos ecológicos (VIEIRA; SCARIOT 2006, MAASS; BURGOS 2011), pois exigem que as espécies se adaptem às diferentes condições de disponibilidade hídrica, afetando a regeneração natural (VIEIRA et al. 2006). Além das condições climáticas adversas, as FTSS são afetadas por perturbações antrópicas diversas como agricultura de corte-e-queima, corte de lenha, sobrepastejo por animais domésticos, exploração de recursos florestais não madeiros entre outros (SINGH et al. 1998). Essas perturbações constituem filtros ambientais adicionais à baixa precipitação e levam a forte efeito negativo em escalas espaciais e grupos de organismos diversos (ANDRADE et al. 2020, ALVES et al. 2020). Um exemplo de FTSS que se encaixa nesse cenário de interação entre as condições ambientais severas e alto grau de perturbação antrópica é a Caatinga (SILVA et al. 2017). Apesar de muitas espécies serem negativamente afetadas por perturbações antrópicas, as formigas cortadeiras não apenas proliferam em áreas perturbadas de Caatinga (SIQUEIRA et al. 2017), como aumentam suas taxas de herbivoria (SIQUEIRA et al. 2018).

Dessa forma, o objetivo geral dessa dissertação é entender o efeito da herbivoria das formigas cortadeiras sobre o sucesso reprodutivo de espécies de plantas da Caatinga. Esta dissertação está composta por uma fundamentação teórica com aspectos gerais de herbívoros e plantas, a influência herbivoria no sucesso reprodutivos, e em florestas tropicais secas com ênfase na Caatinga. A segunda parte é constituída por um manuscrito intitulado “ A herbivoria de formigas cortadeiras, em diferentes órgãos da planta, induziu variadas respostas em espécies vegetais de “Caatinga” que será submetido para o *Journal of Tropical Ecology*.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 A AÇÃO DA HERBIVORIA NOS NÍVEIS DE ORGANIZAÇÃO TRÓFICA

As plantas como produtores primário da cadeia trófica, são a porta de entrada do fluxo de energia nas teias alimentares, e dessa forma, servem de modelo no qual as comunidades são montadas e ecossistemas são formados (MARON; CRONE, 2006). Os herbívoros, como principais constituintes dos ecossistemas terrestres, distribuem-se em diferentes grupos taxonômicos e podem variar a forma e intensidade do dano nas plantas, bem como o local de consumo em diferentes partes das plantas (AGRAWAL 2011, FARJI-BRENER; TADEY, 2017). Portanto, possuem grande potencial para alterar a abundância e distribuição das plantas (AGRAWAL 2011). As interações planta-herbívoro estão entre as mais complexas e variadas, moldando atributos de ambos os grupos (COLEY; BARONE 1996), onde a pressão por herbívoros propiciou à evolução de defesas químicas (fenóis e taninos), mecânicas (cutícula mais espessa, presença de tricomas), biológicas (associações com formigas) (AGRAWAL; RUTTER 1998) e fenológicas (rápida expansão de suas folhas) (SCHOONHOVEN et al. 2005, RASMANN; AGRAWAL 2008). Em contrapartida, os herbívoros evoluíram para lidar com esse arsenal sem que sejam prejudicados (COLEY; BARONE 1996, AGRAWAL 2007), como por exemplo insetos que possuem aparelhos bucais associadas a estratégias de consumo para evitar as defesas das plantas (KARBAN; AGRAWAL 1999), podem possuir enzimas que reduzem os efeitos dos compostos prejudiciais das plantas, presença de simbiontes como fungos, bactérias e protozoários que os ajuda a digerir celulose (LESCHINE 1995). Estas interações moldam teias alimentares, ciclagem de nutrientes, bem como a diversidade de ecossistemas diversos, de florestas tropicais a desertos e ecossistemas polares (SCHOONHOVEN et al. 2005, AGRAWAL 2011).

Os indivíduos de plantas estão constantemente expostos à danos por um conjunto variado de herbívoros, sejam eles vertebrados, invertebrados bem como por agentes patogênicos. (COLEY; BARONE 1996). Os efeitos dessa interação podem culminar em consequências variadas para os diferentes níveis de organização biológica (COLEY; BARONE 1996, MCCALL; IRWIN 2006). Historicamente, um grande número de estudos mostram em nível individual que os herbívoros têm fortes efeitos deletérios no crescimento, reprodução e sobrevivência das plantas (CRAWLEY,

1992, 2000, CARSON; ROOT 2000; JEFFERIES et al. 2006). Por exemplo, quando partes foliares são removidas, há uma redução de área fotossintética (HARPER 1977, MARQUIS 1992, JEFFERIES et al. 2006), levando a uma indução na realocação de recursos para repor os tecidos que eventualmente, foram perdidos, levando a um desequilíbrio entre demandas energéticas destinadas ao crescimento e à reprodução e disponibilidade de energia para a planta (GRMAN; ALEXANDER 2005). Porém, tais consequências não se detêm apenas ao nível individual, sendo importante determinar até que ponto os efeitos da herbivoria nos organismos vegetais, influem na dinâmica populacional (MARQUIS 1992, STRAUSS; ZANGREL 2002, JEFFERIES et al. 2006).

Alguns estudos relatam os impactos dos herbívoros em apenas um ou alguns estágios da história de vida das plantas (STRAUSS; ZANGREL 2002). Entretanto esses efeitos, a longo prazo, fornecem uma ampla evidência da importância do papel da herbivoria em nível populacional (AUGUSTINE; MCNAUGHTON 1998, OLFF; RITCHIE 1998). A influência dos herbívoros na dinâmica populacional das plantas, difere entre táxons de diversas maneiras (MARON; CRONE 2006). Embora alguns trabalhos associem que herbívoros maiores causam efeitos mais negativos para as plantas, (WARNER; CUSHMAN 2002, MARON; KAUFFMAN 2006), uma gama de estudos demonstraram que tais impactos podem ser relativos, havendo trabalhos relatando que os insetos tiveram impactos maiores na biomassa vegetal comparados com alguns mamíferos (BIGGER; MARVIER 1998). E, de fato, um vasto número de pesquisas relacionadas à herbivoria referem-se ao grupo dos insetos. Além disso, em outra situação de danos de herbivoria, foi encontrado que herbívoros vertebrados e invertebrados afetaram igualmente as taxas de crescimento da população de plantas (MARON et al. 2002, MARON; KAUFFMAN 2006).

No nível da comunidade, os insetos herbívoros regulam a diversidade das plantas e a estrutura da comunidade por meio de seus danos seletivos, interferindo na competição inter e intraespecífica de plantas (HULME 1996, SCHWEIGER et al. 2010). Portanto, qualquer mudança na comunidade de herbívoros do habitat pode desencadear alterações na estrutura da comunidade de plantas e uma série de funções do ecossistema (MAGUIRE et al. 2015). Como exemplo a polinização que envolve organismos especializados e que através da associação mutualística, prestam serviços ao ecossistema. Uma vez que plantas associadas a polinizadores são afetadas por herbívoros, a comunidade de polinizadores também sofre, e assim a

deflação desse serviço para o ecossistema (KRUPNICK et al 1999, MCCALL; IRWIN 2006, SCHWEIGER et al. 2010, RUSMAN et al. 2018, MAIA et al 2019).

As relações planta-herbívoros consistem em redes de interação intrincadas que são particularmente importantes para a dinâmica da comunidade vegetal (UTSUMI et al. 2010). Os impactos dos herbívoros na dinâmica das plantas é um tema bastante discutido por envolver uma variedade de questões, como por exemplo o papel dos herbívoros generalistas versus especialistas quanto a comunidade vegetal (CARDEL; KOPTUR 2010). A variação nos padrões de herbivoria em escala espacial pode mediar as respostas dos insetos herbívoros generalistas e especialistas no habitat (BARBER et al. 2015). Dessa mesma forma, as respostas das espécies de herbívoros generalistas e especialistas também podem depender de características da história de vida, como posição trófica, respostas das plantas e capacidade de dispersão (TSCHARNTKE et al. 2002). Por exemplo, os herbívoros generalistas, em comparação com os especialistas, podem ser menos afetados por mudanças na composição das espécies de plantas devido à alguma perturbação no habitat, visto que podem trocar de plantas hospedeiras a qualquer momento (TSCHARNTKE et al. 2002).

Muitos herbívoros são considerados generalistas porque se alimentam de vários tipos de tecidos vegetais (PROKOPY; OWENS 1983). Já os herbívoros especialistas são geralmente especializados no consumo de tecidos vegetais específicos ou seiva (POVETA et al. 2003, WISE; CUMMINS 2006). Dependendo da parte da planta consumida, os herbívoros podem ser agrupados em três categorias principais: (1) herbívoros que se alimentam de partes da planta abaixo do solo - espécies que se alimentam essencialmente de raízes de plantas, (2) folívoros - espécies que consomem principalmente folhas (incluindo herbívoros sugadores de seiva, minadores, raspadores e mastigadores), e (3) florívoros - espécies que se alimentam de reprodutivos e / ou estéreis partes de flores (STRAUSS 1997). Os efeitos negativos podem ser causados pela remoção direta ou danificação de estruturas reprodutivas (principalmente, flores) ou indiretamente removendo tecidos fotossintéticos ou radiculares e suprimindo a síntese de assimilados que poderiam ser investidos na reprodução (BARBER et al. 2015, TITO et al. 2016, GARCIA; EUBANKS 2019). A este respeito, é bem conhecido que herbívoros de raízes, folívoros e florívoros têm efeitos negativos na reprodução das plantas, reduzindo a produção de ramos reprodutivos, quantidade e qualidade de flores, quantidade e

qualidade de frutos, número e viabilidade de sementes por fruto, além de comprometer a atração do polinizador, (TITO et al 2016, CÂMARA et al. 2019, MAIA et al. 2019).

A importância de avaliar as consequências do efeito da herbivoria em partes específicas da planta ou a combinação desses efeitos em várias partes, fornece a compreensão das consequências tanto dos danos causados às plantas como suas respostas a esses danos (WERNER; PEACOR 2003, GARCIA; EUBANKS 2019). Pois partindo de um pressuposto que essas interações de forma indireta, frequentemente resultam na ação de um organismo, altera a qualidade de um recurso compartilhado com outros membros da comunidade (WERNER; PEACOR 2003). Consequentemente, este organismo pode iniciar uma cascata de interações com outras espécies no mesmo nível trófico, estendendo seu efeito para espécies de outros níveis tróficos (PAINE 1966, OHGUSHI 2005, KESSLER; HALITSCHKE 2007, PRINGLE 2008).

2.2 INFLUÊNCIA DA HERBIVORIA NA PERFORMANCE VEGETATIVA E REPRODUTIVA DAS PLANTAS

Existe uma vasta literatura sobre os vários efeitos negativos dos herbívoros no desempenho das plantas (e.g. KOPTUR 2010; BARBER et al., 2015; CÂMARA et al. 2019). Da mesma forma, existem bastante literatura sobre as estratégias que as plantas desenvolveram ao longo do tempo evolutivo para se defender dos herbívoros (SCHALER 2008, BARTON; KORICHEVA 2010, GARCIA; EUBANKS 2019). Em geral, essas estratégias envolvem sistemas de resistência, tais como sistemas direto de defesa contra herbívoro como mecanismos de proteção na superfície da planta (HOWE; WESTLEY 1988), e/ou sistemas indiretos por meio de interações bióticas e associações com outras espécies (FERRARO; OESTERHELD 2002, HUHTA et al. 2003, BROOKER et al. 2008, GAO et al. 2008). Outra forma de minimizar os efeitos da herbivoria é a tolerância, ou a capacidade de crescer novamente e/ou reproduzir após os danos da herbivoria (STRAUSS; AGRAWAL 1999, STRAUSS; IRWIN 2004, AGRAWAL 2007, TITO et al. 2016, GARCIA; EUBANKS 2019).

Frequentemente é visto na natureza que plantas de crescimento rápido são menos defendidas contra herbívoros que as espécies de crescimento mais lento e melhor defendidas (COLEY et al .1985, HULME 1993, 1994, READER 1993, STRAUSS; AGRAWAL 1999, STOWE et al. 2000, BOEGE; MARQUIS 2005). O

crescimento compensatório em plantas submetidas à herbivoria pode aliviar os potenciais efeitos deletérios de danos aos tecidos, sejam órgãos vegetativos ou reprodutivos. As plantas podem apresentar as seguintes respostas compensatórias: (1) subcompensação, quando plantas danificadas têm uma aptidão menor do que indivíduos sem danos; (2) compensação total, quando plantas danificadas e não danificadas têm a mesma aptidão; ou (3) sobrecompensação, quando plantas danificadas têm uma maior aptidão maior em comparação com plantas não danificadas (STRAUSS; AGRAWAL 1999). Alguns autores sugerem que as plantas mudam de nível de tolerância à medida que se desenvolvem (BOEGE; MARQUIS 2005, MASSAD 2013, BARTON 2013, BARTON; KORICHEVA 2010), dado que tanto a disponibilidade de recursos quanto a capacidade de alocar recursos para regeneração dependem de fatores ontogenéticos (ÅGREN 2012, TITO et al. 2016, GARCIA; EUBANKS 2019).

De acordo com o princípio de alocação de recursos, a planta tende a mudar as demandas energéticas em resposta a herbivoria, para suprimir as partes danificadas (OBESO 2002). Esse amento de energia alocada para uma parte da planta resulta na diminuição para os demais processos (HARPER 1999), envolvendo um balanço entre as funções vegetativas e reprodutivas, influenciando dessa maneira o crescimento, sobrevivência e reprodução das plantas (BAZZAZ et al. 1987, OBESO 2002). À medida que a alocação de recursos e defesas são alteradas, a dinâmica de um indivíduo vegetal pode resultar em respostas variadas de acordo com a pressão do herbívoro (AGRAWAL et al. 2012). A herbivoria de partes vegetativas pode influenciar a reprodução das plantas e da mesma forma o consumo de partes reprodutivas pode limitar o crescimento do indivíduo (OBESO; GRUBB 1993, MIYAZAKI et al. 2002, KUDO et al. 2013).

O consumo na parte das folhas e caule de plantas, mesmo em pequenas quantidades, pode afetar a capacidade fotossintética das folhas (ZANGERL 2002), pois induz a realocação de recursos para repor os tecidos que foram perdidos, resultando em crescimento retardado. Eichhorn (2010) relatou que taxas de herbivoria inferiores a 1% por mês em folhas maduras foram suficientes para causar impactos profundos na mortalidade de plântulas, e que plantas que foram sujeitas a maiores taxas de danos apresentaram maior propensão a morrer no ano seguinte; ou seja, o dano por herbivoria pode ser visto também em prazo longo. Neste contexto, as folhas estão constantemente expostas à danos por um conjunto variado

de herbívoros, sejam eles vertebrados, invertebrados bem como por agentes patogênicos (COLEY; BARONE 1996). Embora vários estudos tenham reportado que herbívoros afetam a aptidão da planta ao remover qualquer órgão ou área foliar (e.g. GRMAN; ALEXANDER 2005, EICHHORN 2010, TITO et al. 2016) as múltiplas causas por trás dos impactos causados por herbívoros na reprodução das plantas permanecem mal explorado. Quando se trata do consumo de estruturas florais, os herbívoros podem afetar o sucesso reprodutivo das plantas diretamente (e.g. ROCKWOOD 1973, BARBOSA 2009 MUNDIM et al. 2012, CÂMARA et al. 2019). O consumo direto de estruturas florais como gametas, pode afetar negativamente o sucesso reprodutivo ao diminuir o display floral e a qualidade das recompensas florais. Por exemplo a quantidade de pólen e néctar (QUEZADA et al 1995, STRAUSS 1996), afetando assim a qualidade e quantidade de visita de polinizadores (KRUPNICK et al 1999, MCCALL; IRWIN 2006, MAIA et al. 2019). De fato, há uma ligação direta entre a qualidade dos traços da flor, a quantidade e duração da visita de insetos visitantes florais (POVEDA et al. 2003; WISE; CUNNINS, 2006, BOTTO-MAHAN et al. 2011, BRUINSMA et al. 2014, MAIA et al. 2019). Enquanto muitos herbívoros se enquadram em uma dessas categorias, removendo partes específicas da planta, outros são generalistas e se alimentam de vários tipos de tecidos (PROKOPY; OWENS 1983). A maioria dos estudos que examinaram o sucesso reprodutivo da planta afetado por diferentes tipos de danos de herbívoros (por exemplo, dano floral vs. dano de folha) foram investigados através de simulação experimental de herbívoro (AGREN 2012, TITO et al. 2016). Entretanto, plantas que vivem em condições naturais podem sofrer danos de herbívoros acumulados em diferentes órgãos de ano para ano, e, como resposta, a planta pode suprimir a síntese de assimilados e reduzir sua capacidade reprodutiva (LEHTILÄ; STRAUSS 1999, CARDEL; KOPTUR 2010, BARBER et al. 2015). A floração e a frutificação são eventos cruciais na história de vida das plantas, e ambos são fundamentais para o sucesso reprodutivo com consequências ecológicas e evolutivas para as plantas (RATCKE; LACEY 1985, WANG; SMITH 2002, WOLKOVICH et al. 2014). Wiens (1987) definiu o sucesso reprodutivo de uma planta como o número de óvulos que completam o desenvolvimento e sobrevivem até sua maturação. No entanto a reprodução de uma espécie pode ser influenciada por diversos fatores ambientais, tornando difícil definir a relevância desses fatores para

o sucesso reprodutivo ou mesmo isolar o efeito de cada um. Logo a avaliação aprofundada no sucesso reprodutivo das espécies é considerado instrumento chave para detectar as tendências populacionais, além de permitir detectar suas causas.

O sucesso na produção das fases reprodutivas de uma planta pode variar de acordo como estágio de desenvolvimento das plantas (MARQUIS et al. 1997), bem como o local e a intensidade do dano (HARPER 1977, FENNER 1987). Além disso, as variáveis climáticas como temperatura, precipitação e duração do dia também são considerados fatores que impulsionam a fenologia das plantas nos trópicos (BORCHERT et al. 2005, CALLE et al. 2010). Por outro lado, quando as condições ambientais não são restritivas ao crescimento e a reprodução das plantas, os fatores bióticos como a abundância de polinizadores, dispersores de sementes e herbívoros, podem moldar padrões fenológicos (GRISCOM et al. 2007, MORELLATO et al. 2013). Portanto, a produção de flores e frutos sofre variação temporal, especialmente em ambientes sazonais, pois o clima pode definir o momento e a duração do crescimento e estações reprodutivas (VAN SCHAIK et al. 1993, MORELLATO et al. 2013). As características de habitats sazonais podem influenciar as interações ecológicas das plantas responsáveis pelo seu sucesso de reprodução (WOLKOVICH et al. 2014). Os insetos herbívoros são submetidos à pressão de controles descendentes exercida por vários inimigos naturais que podem variar entre diferentes habitats (VIDAL; MURPHY 2017). Da mesma forma, insetos herbívoros podem sofrer pressões relacionadas com as características do habitat (THIES; TSCHARNTKE 1999, WARFE; BARMUTA 2004, BIANCHI et al. 2006) como por

exemplo fatores microclimáticos como temperatura, umidade, luz, bem como a densidade dos recursos alimentares (WERLING et al. 2012), ambos considerados controles ascendentes. No seu artigo seminal sobre guildas de herbívoros espécies de brasicáceas e seus parasitóides, Root (1973) demonstrou que habitats mais heterogêneos podem favorecer um aumento na abundância e diversidade de inimigos naturais dos herbívoros, levando potencialmente a uma maior pressão de mortalidade dos herbívoros (LETOURNEAU et al. 2011).

No contexto de floresta tropical sazonalmente seca (FTSS), diversas estratégias e respostas de aclimação ascendem da restrição hídrica. A estação seca representa o período com maior mortalidade de plântulas por exemplo, uma vez que as folhas da maioria das plantas tendem a cair. Além de que o solo exposto recebe alta irradiação solar e, conseqüentemente, maiores temperaturas e menor

disponibilidade hídrica (PINHO et al. 2019). Em períodos de seca severa, a umidade do solo pode reduzir de aproximadamente 30% para 6%, aumentando a competição por recursos (STRATTON; GOLDSTEIN 2001). Devido às diferentes condições e pressões bióticas e abióticas sofridas pelas FTSS, elas são compostas por um mosaico de vegetações com variação na estrutura das copas das árvores e estatura da vegetação, o que resulta em alta heterogeneidade em termos de irradiação, temperatura e disponibilidade hídrica (KHURANA; SINGH 2001, ALVES et al. 2019, PINHO et al. 2019).

No Brasil, temos o ecossistema da Caatinga, que é considerada a maior e mais diversa floresta tropical sazonalmente seca da América do Sul, com uma área de 912,529 km² que abriga mais de 28 milhões de pessoas e cerca de 5 mil espécies animais e vegetais (SILVA et al. 2017). Ela pode ser definida como um sistema sócio- ecológico complexo caracterizado por um mosaico de manchas de floresta seca e de vegetação arbustiva e esclerófitica que abriga uma herança cultural e natural de importância global (PENNINGTON et al. 2009, SILVA et al. 2017). Contudo, a caatinga vem sendo modificada drasticamente por atividades humanas, de forma semelhante a outras FTSS, uma vez que a população rural que reside nesta região é pobre e depende intrinsecamente da vegetação nativa para a sua subsistência (SUNDERLAND et al. 2015). Dessa forma, as ações antrópicas na Caatinga resultam em perda de habitat com cerca de 64% do território da Caatinga já perdido ou bastante modificado por ações humanas, e em remoção contínua de biomassa nas áreas remanescentes denominada de perturbações crônicas (SILVA et al. 2017). Além disso, aproximadamente 94% desse ecossistema possui um risco moderado a elevado de desertificação por ser bastante vulnerável às mudanças climáticas (SILVA et al. 2017). Contudo, apesar de possuir todos estes fatores que deveriam tornar esta região como prioritária para fins de conservação, menos de 1% da Caatinga está sob proteção integral (KOCH et al. 2017).

2.3 O PAPEL DA HERBIVORIA DE FORMIGAS CORTADEIRAS NA CAATINGA

Os estudos que abordam herbivoria na Caatinga investigam como os insetos herbívoros influenciam as espécies de plantas a nível individual (por exemplo, COELHO et al. 2012, OLIVEIRA et al. 2010, RIBEIRO et al. 2013, DOURADO et al.

2016, LEAL et al. 2017). Dentre os grupos de insetos herbívoros mais comuns na Caatinga, estão os mastigadores de folhas (por exemplo, Coleoptera, Orthoptera, Lepidoptera e Phasmatodea), sugadores de seiva (principalmente Hemiptera) e insetos brocadores de madeira (Coleoptera) (OLIVEIRA et al. 2010; SANTOS- NETO 2016). A intensidade dos danos que esses herbívoros provocam nas folhas, aumenta na estação chuvosa (OLIVEIRA et al. 2010, LEAL et al. 2017), visto que nesses períodos esses grupos tendem a se proliferarem (FILIP et al. 1995, BOEGE 2005, LEAL et al. 2017). Além dos efeitos da herbivoria sobre populações de plantas, estudos a nível de comunidades sugerem que o clima semiárido da Caatinga sob o qual a vegetação se condicionou, reflete em como as plantas respondem ao estresse ambiental (DANTAS DE PAULA et al. 2011, SANTOS-NETO 2016, LEAL et al. 2017).

Logo, faz se necessário o entendimento das estratégias de defesa anti- herbivoria de plantas na Caatinga para avaliar o papel da herbivoria nesses ambientes e como as plantas respondem a tal pressão (LEAL et al. 2017). Como visto por Oliveira et al. (2010) avaliou a relação entre as características das folhas e os danos causados pelos herbívoros. Os autores não encontraram relações significativas entre o dano foliar e o conteúdo fenólico total e a dureza da folha. Outro estudo comparando as seis espécies mais comuns na Caatinga, relatou que o dano foliar em espécies perenes foi menor do que em espécies decíduas. Porém os compostos químicos defensivos como alcalóides e saponinas não foram relacionados aos danos às plantas (DOURADO et al. 2016).

Esses resultados indicam que as defesas mecânicas são mais eficazes contra os herbívoros do que as químicas como padrão geral para a Caatinga (LEAL et al. 2017). Portanto, analisar as múltiplas características defensivas (a síndrome de defesa) deve ser mais informativa para determinar os mecanismos que conduzem os ataques dos herbívoros (DOURADO et al. 2016, LEAL et al. 2017).

São consideradas formigas cortadeiras as espécies da tribo Attini (Myrmicinae) dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex*, porque cultivam seu fungo simbiote com material vegetal fresco, sobretudo folhas (HÖLLDOBLER; WILSON 1990). As formigas cortadeiras estão entre os insetos herbívoros mais polívoros e vorazes, cortando até 15% da produção de folhas nas suas áreas de forrageamento (WIRTH et al. 2003; URBAS et al. 2007), e até 50% das espécies de uma determinada flora (VASCONCELOS; FOWLER 1990, WIRTH et al. 2003). Conseqüentemente, a

herbivoria das formigas cortadeiras tem potencial para impactar o crescimento, sobrevivência e reprodução das plantas, afetando a demografia das populações e estrutura da comunidade (WIRTH et al. 2003, LEAL et al. 2014, CORRÊA et al. 2016, LEAL et al. 2017).

Além da herbivoria, essas formigas afetam o ecossistema por meio da construção e manutenção de ninhos colossais que podem remover mais de 40 toneladas de solo para a superfície (MOREIRA et al. 2004). Dessa forma, interferem na ciclagem de nutrientes ao carregar para dentro de suas colônias uma grande quantidade de matéria orgânica, componentes da cobertura vegetal (COUTINHO 1984, GARRETTSON et al. 1998). Por conseguinte transferem nutrientes para as camadas mais superficiais de solo durante a construção e relocação dos ninhos (HAINES 1975). As formigas cortadeiras também criam clareiras de sub-bosque sobre e nas proximidades das colônias (GARRETTSON et al. 1998; CORRÊA et al. 2010). Dessa forma, causam mudanças drásticas nas condições microclimáticas, particularmente na disponibilidade de luz, temperatura do solo e potencial de água do solo (CORRÊA et al. 2010, MEYER et al. 2011, MANKIEWICZ et al. 2020). Ao modificar o ambiente florestal, os ninhos de *Atta* podem atuar como filtros ecológicos para o recrutamento de plantas (MEYER et al. 2011, LEAL et al. 2017, MANKIEWICZ et al. 2020), e são considerados um grande distúrbio com potencial para alterar a estrutura e a composição das espécies de plantas das florestas tropicais (FARJI- BRENER 2000, LEAL et al. 2014). O papel das formigas cortadeiras como herbívoros pode ser analisado em diversas escalas, e são influenciadas por diferentes fatores (LEAL et al. 2017). No nível do indivíduo, o efeito das formigas cortadeiras vai ser mais intenso durante a fase reprodutiva da planta, pois flores, frutos e sementes demandam mais energia para serem produzidos que folhas, além de estarem mais diretamente envolvidos na reprodução da planta (LEAL et al. 2012, 2017, 2018, CÂMARA et al. 2019). Estas formigas também preferem indivíduos com menos compostos secundários, porque se tornam mais palatáveis, e indivíduos mais estressados hidricamente, pois estes concentram aminoácidos e carboidratos e são mais nutritivos para as formigas (HÖLLDOBLER; WILSON 2011, RIBEIRO NETO et al. 2012; LEAL et al. 2014). Na escala de população, quanto menor o número de indivíduos e maior a sua proximidade em relação às trilhas de forrageamento, maior os danos das formigas (FROUZ 2008). Na escala da comunidade, áreas com mais plantas pioneiras propiciam maiores taxas de herbivoria e esse material vegetal é

coletado de menores áreas de forrageamento tornando, assim, o papel das formigas mais intenso (SIQUEIRA et al. 2017, OLIVEIRA et al. 2018, KNOECHELMANN et al. 2020). Por fim, na escala do ecossistema, populações mais densas de formigas cortadeiras causarão maiores danos à vegetação e seu papel como herbívoro será mais proeminente (DOHM et al. 2011, SIQUEIRA et al. 2017). Existem três espécies de formigas cortadeiras registradas para a Caatinga, *Atta laevigata*, *A. opaciceps* e

A. sexdens, sendo a única endêmica, *A. opaciceps* (SIQUEIRA et al. 2017). Estudos prévios indicam que as três espécies de *Atta* proliferam em áreas mais perturbadas de Caatinga (SIQUEIRA et al. 2017; LEAL et al. 2017), como já havia sido registrado para florestas úmidas (WIRTH et al. 2007, DOHM et al. 2011).

Também já foi observado que as taxa de herbivoria de *A. opaciceps* chegam a mais de 30% da biomassa de folhas em áreas de forrageio (SIQUEIRA et al. 2018), fazendo com que esta espécie seja considerada um dos principais herbívoros na Caatinga. Por fim, estudos recentes demonstraram que densidade e riqueza de plântulas é mais baixa em áreas afetadas por formigas cortadeiras (seus ninhos áreas de forrageamento) que em áreas livres destes herbívoros, o que indica um efeito negativo na regeneração natural da Caatinga (KNOECHELMANN et al. 2020). Todos esses achados indicam que a herbivoria dessas formigas pode afetar o sucesso reprodutivo das plantas da Caatinga, como registrado em florestas úmidas (WIRTH et al 2003, 2007, COSTA et al 2008, CORRÊA et al 2010). Contudo, ainda não existem muitas informações sobre o efeito do consumo da vegetação da Caatinga sobre a reprodução das plantas. Sendo assim, o objetivo geral deste estudo é examinar como a herbivoria da formiga cortadeira *Atta opaciceps* sobre partes reprodutivas e vegetativas influencia o sucesso reprodutivo de espécies de Caatinga.

3 ARTIGO – A herbivoria de formigas cortadeiras influi no sucesso reprodutivo de espécies vegetais de Caatinga

A herbivoria de formigas cortadeiras influi no sucesso reprodutivo de espécies vegetais de Caatinga

Isabelle Leite de Holanda Silvaa, Inara Roberta Leal*

^aPrograma de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brazil ^bDepartamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brazil

***Autor para correspondência:** irleal@ufpe.br; Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife - PE, Brazil, 50670-42

Introdução

O sucesso reprodutivo vegetal, definido como o número de óvulos produzidos capazes de gerar novos descendentes, depende de como a planta compartilha seus recursos entre os seus três atributos de história de vida: sobrevivência, crescimento e reprodução (Bazzaz et al. 1987, Obeso 2002). Segundo o princípio de alocação de recursos, essas propriedades interagem dentro do organismo vegetal e competem por recursos limitados; o aumento de energia alocada para uma propriedade resulta na diminuição de energia alocada para as demais (Obeso 2002). Tal processo está relacionado ao trade-off presente entre as funções vegetativas e reprodutivas, envolvendo um balanço entre a fecundidade e a sobrevivência e crescimento da planta (Bazzaz et al. 1987, Obeso 2002, Agrawal 2012). A herbivoria representa a interface entre a produção primária e os níveis tróficos mais altos dentro das teias alimentares (Bigger e Mavie 1998). Os danos causados pelos herbívoros podem ocorrer em diferentes órgãos das plantas, sendo a herbivoria foliar a mais estudada e provoca redução no crescimento e sobrevivência de plântulas e até mesmo de indivíduos adultos (Crawley 1989, Marquis 1984, Grman e Alexander 2005, Suárez et al. 2009, Aguiar e Tabarelli 2010). Em relação às implicações da perda de área foliar para a reprodução da planta, muitos estudos demonstram que os herbívoros podem ter efeito negativo, diminuindo indiretamente a produção de flores, frutos e sementes (e.g. Crawley 1989, Rose et al. 2005, Câmara et al. 2019). Mas também existem herbívoros especializados em comer partes reprodutivas. Nesses casos, a herbivoria pode ter implicações na atratividade dos polinizadores, uma vez que mudanças nos traços florais (e.g. número de flores, tamanho das pétalas e a simetria floral) podem reduzir os padrões de visita dos polinizadores (Strauss 1997, Terborgh et al. 2008, Klein et al. 2007, IPBES 2016, Silva et al. 2020). Esses estudos indicam que os herbívoros folívoros e de partes florais podem reduzir drasticamente o sucesso reprodutivo dos indivíduos consumidos (Rose et al. 2005, Câmara et al. 2019). Essa redução pode ocorrer através da diminuição do número de gametas e da quantidade e qualidade das recompensas florais (quantidade e qualidade de pólen e néctar), o que consequentemente pode interferir no padrão de visita dos polinizadores (Krupnick e Weis 1999, Mothershead e Marquis 2000, Terborgh et al. 2008, Klein et al. 2007, IPBES 2016).

As formigas cortadeiras utilizam material vegetal como principal recurso para o cultivo do fungo simbiote dentro dos seus ninhos (Leal e Oliveira 2000). Em florestas neotropicais, formigas do gênero *Atta* podem chegar a consumir de 70 a 500 kg de material vegetal seco por colônia por ano (Herz et al. 2007), o que pode somar entre 15 e 17% da produção de folhas dentro das suas áreas de forrageamento e incluir até 50% das espécies da flora local (ver revisão em Leal et al. 2014). Apesar dessa alta diversidade de espécies vegetais coletadas, já foi demonstrado que as formigas cortadeiras concentram seu forrageamento em poucas espécies mais palatáveis (Falcão et al. 2011). Conseqüentemente, o intenso forrageamento sobre espécies preferidas pode influenciar negativamente o sucesso reprodutivo dos indivíduos cortados (Leal et al. 2014, Câmara et al. 2019). Entretanto, poucos estudos avaliaram se os efeitos que as formigas cortadeiras exercem sobre o sucesso reprodutivo de plantas devem-se ao consumo direto das partes reprodutivas e, por conseguinte, diminuição do número flores e frutos, assim como nos visitantes florais (efeitos diretos), ou se pelo consumo foliar, o qual pode limitar a quantidade de recursos disponíveis para o investimento reprodutivo (efeitos indiretos) (Leal et al. 2014, mas ver Câmara et al. 2019). Essa questão é totalmente desconhecida em florestas secas como a Caatinga.

A Caatinga é um mosaico de florestas secas e vegetação arbustiva que cobre 912,529 km² do Nordeste Brasileiro (Silva et al. 2017). Três espécies de formigas cortadeiras ocorrem na Caatinga, *Atta laevigata*, *A. opaciceps* e *A. sexdens* (Leal et al. 2017). Para *Atta opaciceps* (a única espécie de formiga cortadeira endêmica da Caatinga) foi documentado recentemente taxas de herbivoria mais altas que as relatadas para outras espécies de formigas cortadeiras em outros ecossistemas brasileiros, chegando a mais de 30% da produção de folhas nas áreas de forrageamento (Siqueira et al. 2018). Também já foi verificado as formigas cortadeiras proliferam em áreas mais perturbadas e mais secas de Caatinga (Leal et al. 2017, Siqueira et al. 2017), o que pode deixar as áreas mais abertas e mais dessecadas mais vulneráveis à herbivoria destas formigas, e conseqüentemente, à desertificação (D'odorico et al. 2013).

Dessa forma, estudar como a herbivoria de formigas cortadeiras influencia o sucesso reprodutivo das plantas de Caatinga pode trazer informações importantes para a manutenção da vegetação, condições imprescindíveis para evitar a vulnerabilidade das áreas à desertificação (Leal et al. 2017, Tabarelli et al. 2017).

Neste estudo, examinamos como a herbivoria da formiga cortadeira *Atta opaciceps* sobre partes reprodutivas e vegetativas influencia o sucesso reprodutivo de espécies de plantas selecionadas em áreas de Caatinga. Hipotetizamos que plantas com herbivoria nas partes reprodutivas e vegetativas terão sucesso reprodutivo mais reduzido, pois não haverá reserva para compensar os tecidos perdidos, seguidas por plantas com herbivoria nas partes reprodutivas, pois as flores são ligadas diretamente à atração dos polinizadores e reprodução da planta.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado no Parque Nacional do Catimbau (8°24'00 " e 8°36'35 " S; 37°0'30 " e 37°1'40 " W), Estado de Pernambuco, nordeste do Brasil, em áreas de Caatinga antropizada onde há grande densidade de colônias de formigas cortadeiras (Siqueira et al 2017). O clima é semi-árido, a precipitação varia acentuadamente devido às influências topográficas, de 480 a 1100 mm ao ano, enquanto a temperatura média anual é de 23°C (Rito et al. 2017). Os solos predominantes são areias quartzíticas, ocorrendo em aproximadamente 70% de sua área (Rito et al. 2017). A vegetação é bastante diversificada devida a heterogeneidade ambiental do Parque, variando entre manchas de vegetação arbustiva arbóreas áreas de maior precipitação até vegetação arbustiva com muitas cactáceas e bromeliáceas nas áreas mais secas ou com afloramentos rochosos, porém no geral, as herbáceas são o grupo vegetal mais representativo (Rito et al. 2017a).

Espécies de estudo

As espécies vegetais selecionadas para avaliação do sucesso reprodutivo foram escolhidas com base em sua abundância na área de estudo e a partir de estudos prévios que notificaram a frequência de consumo por formigas cortadeiras (Siqueira et al. 2018). São elas: *Croton argyrophylloides* Muell. arg (Euphorbiaceae), *Cenostigma pyramidale* (Tul.) Gagnon & G.P.Lewis e *Indigofera suffruticosa* (Leguminosae). *Croton argyrophylloides* é uma espécie arbustiva, possui folhas simples, flores unissexuais produzidas o ano inteiro, as estaminadas geralmente têm numerosos estames e são distais na inflorescência, enquanto as flores com pistilo

geralmente não têm pétalas e são proximais na inflorescência (Caruzo et al. 2008). Os frutos são cápsulas tricocas, onde as sementes com elaiossomos são dispersas primeiramente pelo mecanismo balístico e posteriormente pelas formigas (Leal et al. 2007). A produção de frutos é de 85% (Santos et al. 2005), logo possuem um alto sucesso reprodutivo além de uma notável capacidade de rebrota, o que pode impulsionar a homogeneização biótica (Prado 2003). *Cenostigma pyramidale* é uma arvoreta endêmica da Caatinga, com folhas pinadas ou bipinadas, Inflorescência terminal, racemo ou panícula congesta, flor grande, amarela, zigomorfa, cálice dialissépalo (5 sépalas), corola dialipétala (5 pétalas) (Polhill e Raven 1981, Lewis et al. 2005). Florescem entre janeiro e novembro efrutificam entre maio e julho (Snak et al. 2012). Cada inflorescência produz em média três frutos, os quais durante a dispersão liberam as sementes de forma explosiva (Leite 2008). Os frutos são legumes típicos, lineares e planos, deiscente, com baixa produção de semente viável (Leite 2008). *Indigofera suffruticosa* é uma planta arbustiva, com ramos pubescentes, flores pequenas, numerosas albo-rosa ou amarelas, em racemos axilares, Seu fruto é uma pequena vagem em forma de foice, com 6–10 sementes aproximadamente. Segundo Eisinger (1987), essa espécie floresce e frutifica o ano todo. Possuem forte adaptabilidade, sendo consideradas plantas silvestres que crescem em todos os tipos de solos, tolerando secas, enchentes e altas salinidades. (Sampaio 2002, Rito et al. 2017).

São reportadas três espécies de formiga cortadeira no Parque Nacional do Catimbau: *Atta laegigata*, *A. opaciceps* e *A. sexdens*, todas proliferando em áreas mais perturbadas (Siqueira et al. 2017). Para verificar o efeito das formigas cortadeiras sobre o sucesso reprodutivo das espécies vegetadas utilizamos como modelo *Atta opaciceps*, a única das três espécies endêmica da Caatinga (Siqueira et al. 2017, 2018). A taxa de herbivoria para esta espécie foi estimada em mais de 30% da biomassa de folhas em áreas de forrageio (Siqueira et al. 2018). Além disso, já foi reportado que as formigas dessa espécie podem reduzir o recrutamento de plântulas, influenciando negativamente a regeneração da Caatinga (Knoechelmann et al. 2020). Essas características tornam esta espécie um dos principais herbívoros na Caatinga e importante modelo para se avaliar o efeito sobre o sucesso reprodutivo das plantas.

Procedimento experimental

Para esse estudo selecionamos 10 ninhos de *Atta opaciceps* com base na atividade das formigas, ocorrência das três espécies vegetais focais nos seus entornos e uma distância média de 400 m para cobrir uma maior heterogeneidade da área. Em cada ninho selecionamos quatro indivíduos das três espécies focais *Croton argyrophyloides*, *Cenostigma pyramidale* e *Indigofera suffruticosa*, totalizando 40 indivíduos para cada espécie e 120 indivíduos no total. Os quatro indivíduos de cada espécie por ninho tinham tamanhos similares e estavam no mesmo estágio fenológico, ou seja iniciando a produção de botões. Os indivíduos foram enquadrados em quatro categorias de acesso pelas formigas cortadeiras: (1) herbivoria de partes de reprodutivas e vegetativas, (2) herbivoria apenas de folhas (plantas com resina tanglefoot na base das estruturas reprodutivas de forma que apenas folhas sejam cortadas), (3) herbivoria apenas partes reprodutivas (indivíduos também protegidos integralmente das formigas com resina tanglefoot, mas com simulação manual do corte de flores e frutos) e (4) sem herbivoria (plantas protegidas do acesso das formigas com resina tanglefoot na base do caule de forma que as formigas não subam nas plantas).

Todos os 120 indivíduos foram marcados durante o início da sua fase reprodutiva, com botões florais em pré-antese e monitoradas de janeiro a abril de 2020, até a produção de frutos. Primeiramente, quantificamos o número de ramos reprodutivos em cada indivíduo. Em seguida, marcamos e isolamos uma inflorescência por ramo, em quatro ramos reprodutivos de cada um dos 120 indivíduos, as quais visitamos mensalmente e quantificamos o número de botões, flores e frutos produzidos por inflorescência. Para a avaliação do sucesso reprodutivo dos indivíduos focais das três espécies utilizamos as seguintes variáveis:

- (1) número médio de ramos reprodutivos por indivíduo, (2) número médio de botões florais por inflorescência nos quatro ramos marcados por indivíduo, (3) número médio de flores por inflorescência nos quatro ramos marcados por indivíduo, (4) porcentagem média de botões + flores da primeira leitura que se transformaram em frutos por inflorescência nos quatro ramos marcados por indivíduo. Para as três primeiras variáveis usamos dados da primeira leitura, em janeiro. Já para a porcentagem média de botões + flores que se transformaram em frutos consideramos o número de botões + flores da

primeira leitura, em janeiro, dividido pelo número de frutos da última leitura, em abril.

Análises estatística

Utilizamos modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) para avaliar os efeitos da herbivoria de *Atta opaciceps* no sucesso reprodutivo das três espécies estudadas. Os ninhos foram considerados como fator aleatório e os tratamentos de herbivoria (i.e. herbivoria total, herbivoria apenas de folhas, herbivoria apenas de partes reprodutivas e sem herbivoria) como fatores fixos. Como variáveis respostas de sucesso reprodutivo utilizamos (1) número médio de ramos reprodutivos por indivíduo, (2) número médio de botões florais por inflorescência nos quatro ramos marcados por indivíduo, (3) número médio de flores por inflorescência nos quatro ramos marcados por indivíduo, (4) porcentagem média de botões + flores que se transformaram em frutos por inflorescência nos quatro ramos marcados por indivíduo. As médias destas variáveis resposta foram comparadas entre os tratamentos utilizando o teste de Tuckey. Ajustamos os modelo usando uma distribuição inversa (Family Gamma).

Resultados

No início da estação reprodutiva, em janeiro, todas as espécies estavam se reproduzindo. A produção de ramos reprodutivos variou bastante entre as três espécies focais entre os indivíduos marcados e acompanhados dentro da mesma espécie. Para *Croton argyrophyloides* a variação no número de ramos reprodutivos foi de 1,9 a 7,6, em *Cenostigma pyramidale* de 0,8 a 3 e em *Indigofera suffruticosa* de 5,1 a 13,5 (Tabela 1). Para todas as três espécies focais, foram produzidos mais botões que flores e frutos (Tabela 1). Ao longo dos quatro meses de observação, o número de botões foi diminuindo e o de flores e frutos aumentando, até abril quando os ramos reprodutivos apresentavam principalmente frutos. Comparando entre as espécies, *Indigofera suffruticosa* apresentou valores mais altos de ramos reprodutivos e de flores, enquanto *Croton argyrophyloides* apresentou maior número de botões florais; essas suas espécies apresentaram valores similares de frutos e, em ambos os casos, maiores que *Cenostigma pyramidale* (Figura 1).

Os diferentes parâmetros de sucesso reprodutivo avaliados neste estudo (i.e. número de ramos reprodutivos, número de botões florais por inflorescência, número de flores por inflorescência e porcentagem de botões mais flores que se transformaram em frutos) apresentaram uma variação muito grande entre as diferentes espécies vegetais e entre indivíduos de uma mesma espécie. Isso pode ser observado na Figura 2 onde os desvios são muito grandes para todos os parâmetros e para todas as espécies. Primeiramente, para o número médio de ramos reprodutivos por indivíduo, observamos diferença significativa entre os tratamentos de herbivoria para *Croton argyrophyloides* e *Indigofera suffruticosa*, enquanto para *Cenostigma pyramidale* não foi observada diferença significativa entre os tipos de herbivoria (Tabela 2). Em *Croton argyrophyloides* a média de ramos reprodutivos foi menor para as plantas totalmente expostas à herbivoria e para indivíduos com flores expostas, comparados aos indivíduos sem com herbivoria e com apenas folhas expostas à herbivoria (Fig. 2). Já para *Indigofera suffruticosa*, indivíduos com herbivoria só de folhas ou só de flores apresentaram menores valores de ramos reprodutivos que indivíduos totalmente protegidos ou totalmente expostos a herbivoria (Fig. 2, Tabela 2).

Os resultados para o número médio de botões florais produzidos por inflorescência indicam que a herbivoria de *Atta opaciceps* influenciou o sucesso reprodutivo para *Cenostigma* e *Croton* (Tabela 2). *Croton* seguiu o mesmo padrão da produção de ramos, com indivíduos totalmente expostos à herbivoria e indivíduos apenas com flores expostas à herbivoria apresentando menor produção de botões florais (Fig. 2). Os indivíduos de *Croton* com maior produção de botões florais foram aqueles totalmente protegidos da herbivoria (Fig.2). Para *Cenostigma*, plantas que tiveram só flores ou só folhas expostas à herbivoria apresentando valores menores de botões que indivíduos totalmente protegidos ou totalmente expostos dos herbívoros (Fig. 2). Para o número médio de flores por inflorescência, apenas *Indigofera* e *Croton* apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos (Tabela 2). *Indigofera* permaneceu seguindo a tendência de menor produção de flores nos indivíduos totalmente protegidos da herbivoria seguidos pelos indivíduos nos demais

tratamentos sem diferença significativa entre eles (Fig.2). Os indivíduos de *Croton* apresentaram menor produção de flores nos indivíduos totalmente expostos à herbivoria, seguidos dos parcialmente e totalmente expostos, sem diferença significativa entre estes tratamentos (Fig. 2). Por fim, para a porcentagem de botões e flores por inflorescências observados na primeira amostragem que se transformaram em frutos na última leitura (i.e. frutos/botões +flores), não observamos diferença significativa.

Discussão

Neste estudo, investigamos os efeitos isolados e em conjunto do consumo de partes reprodutivas (flores) e vegetativas (folhas) de três espécies de plantas da Caatinga pela formiga cortadeira *Atta opaciceps*. Nossos resultados indicam que (1) há uma grande variação na produção de estruturas reprodutivas entre espécies e entre indivíduos de uma mesma espécie, (2) a herbivoria de formigas cortadeiras afeta a reprodução das plantas estudadas de forma diferente (i.e. dos 12 parâmetros avaliados, seis apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos de herbivoria), (3) *Croton argyrophylloides* é a espécie mais negativamente afetada pela herbivoria das formigas cortadeiras, apresentando, de forma geral, menores valores de produção de estruturas reprodutivas nas plantas totalmente expostas às formigas quando comparado aos demais tratamentos, (4) *Indigofera suffruticosa* apresenta resultados conflitantes, com plantas totalmente expostas e totalmente protegidas apresentando maior produção de ramos reprodutivos e de flores que as parcialmente expostas à herbivoria a (5) *Cenostigma pyramidale* é a espécie menos afetada, com apenas a produção de flores influenciada pelas formigas. Mas de forma similar à *Indigofera*, com indivíduos

totalmente expostos e totalmente protegidos apresentando mais flores que indivíduos parcialmente protegidos. Esses resultados demonstram a importância de se estudar várias fases da reprodução das plantas para descrever de forma mais completa o papel de herbívoros na reprodução das plantas. A nossa hipótese geral de que a herbivoria nas partes vegetativas e reprodutivas seria mais negativa para os indivíduos vegetais foi parcialmente corroborada, uma vez que os indivíduos totalmente expostos às formigas cortadeiras apresentaram menores valores de produção de ramos reprodutivos, botões florais e flores para *Croton*

argyrophyloides. Para *Indigofera suffruticosa* e *Cenostigma pyramidale* os indivíduos totalmente expostos às formigas também apresentaram valores mais baixos de estruturas reprodutivas, contudo, e paradoxalmente, sem diferença significativa para os totalmente protegidos. No nosso conhecimento, existe apenas um estudo prévio avaliando a herbivoria das formigas cortadeiras sobre o sucesso reprodutivo de plantas *in situ* em áreas de Floresta Atlântica do Nordeste do Brasil (Câmara et al. 2019). Segundo este estudo, plantas cortadas em partes reprodutivas e vegetativas têm seu sucesso reprodutivo mais reduzido que quando são cortados apenas folhas ou apenas flores (Câmara et al. 2019). Assim, nossos resultados, sobretudo para para *Croton*, estão em consonância com este estudo prévio.

Os resultados de *Indigofera* e *Cenostigma* são intrigantes, porque ao mesmo tempo que indivíduos sofrendo herbivoria de folhas e flores simultaneamente têm seu sucesso reprodutivo mais reduzido que indivíduos cortados apenas nas folhas ou nas flores, já que os valores não diferem significativamente de indivíduos totalmente protegidos. É possível que uma herbivoria muito alta nessas espécies seja compensada com aumento na reprodução ao invés de suprir os danos da herbivoria, pois a substituição das folhas e flores consumidas requeririam o consumo das reservas necessárias para a produção de semente, que pode reduzir o sucesso reprodutivo feminino (Janzen 1976; Obeso 1993; Gao et al. 2008).

Além disso, alguns trabalhos relatam que, dependendo do estágio ontogenético da planta, o momento e intensidade dos danos causados pelos herbívoros, influenciam na alocação de energia investida pela planta (Boege e Marquis 2005, Boege 2005, Massad 2013, Barton 2013, Huhta et al. 2000, Tucker; Avila-Sakar 2010, Buckley; Avila-Sakar 2013). Por exemplo, os indivíduos mais jovens tendem investir mais na defesa química ao herbívoro, através de compostos secundários, enquanto indivíduos mais velhos investem na respostas compensatórias para repor as partes danificadas. (War et al. 2012, Tito et al. 2016). Essa variação da pressão da herbivoria, em determinada época, pode induzir a planta a respostas mais específicas (Barton et al. 2010). Assim sendo uma explicação plausível ao fato das plantas apresentarem uma resposta compensatória como observado para *Indigofera* e *Cenostigma*. Apesar dos estudos que avaliam o sucesso reprodutivo das plantas abordarem, de forma mais frequente, a produção de frutos ou de sementes (e.g. Krupnick et al. 1999, Leal et al. 2006, Tito et al. 2016), as fases reprodutivas que antecedem também são importantes.

Nossos resultados não demonstraram diferença na proporção de botões e flores que se transformaram em frutos para nenhuma das espécies estudadas. Contudo, houve diferença no número de ramos reprodutivos por indivíduo e no número de botões e flores produzidas por inflorescência. Isso indica investimento diferencial na reprodução, apesar de não haver mudança na proporção final de frutos e sementes, explanando a importância de avaliar todos os estágios reprodutivos. E de fato, encontramos na literatura estudos demonstrando diferenças na produção de flores mas não a proporção de frutos (Kudo et al. 2004, Câmara et al. 2019), outros estudos reportaram que a herbivoria reduz a produção de sementes em algumas espécies e em outras não (Obeso e Grubb 1993, Miyazaki et al. 2002, Tito et al. 2016, Maia et al. 2019). Com isso, a partir de nossos resultados consolidados com achados na literatura (e.g. Boege e Marquis 2005, Boege 2005, Huhta et al. 2000, Tucker; Avila- Sakar 2010, Buckley; Avila-Sakar 2013, Massad 2013, Barton 2013, Câmara et al. 2019, Maia et al.2019) , sugerimos um padrão de “alternância de investimentos no evento reprodutivo”, notificando que alguma das fases reprodutivas foi afetada pela herbivoria enquanto outras não, como ocorreu para as três espécies desse estudo. Isso evidencia a importância do momento e intensidade do dano do herbívoro na planta (Boege e Marquis 2005, Boege 2005, Massad 2013, Barton 2013). Ou seja, incutimos que as plantas em determinada situação (expostas a qualquer tipo de pressão externa) podem alternar entre as fases reprodutivas a energia que utilizam para investir na reprodução e na defesa (de acordo com o princípio de alocação de recursos), influenciando dessa forma na produção dos atributos reprodutivos.

As plantas da Caatinga estão sujeitas a um filtro ambiental mais intenso que de outros ecossistemas menos sazonais, com temperatura mais alta, menor disponibilidade hídrica, distribuição das chuvas restritas a uma estação de três a cinco meses, além de aumentos nas perturbações e no nível de aridez provocados por ações antrópicas (Silva et al. 2017, Andrade et al. 2020, Pinho et al. 2020). Somado a todos esses fatores, a herbivoria das formigas cortadeiras, que também proliferam (Siqueira et al. 20217) e aumentam suas taxas de herbivoria (Siqueira et al. 2018) em áreas mais perturbadas e secas, faz com que a reposição do tecido perdido por herbivoria demande um gasto muito grande de energia para as plantas . Todas essas condições extremas fazem com que as plantas reduzam seu investimento em reprodução como demonstramos nesse estudo. Para todas as três

espécies, pelo menos algum parâmetro de sucesso reprodutivo avaliado foi reduzido devido à herbivoria das formigas cortadeiras. Nosso estudo foi inteiramente conduzido durante o período chuvoso; porém, segundo Siqueira et al. (2018), as taxas de herbivoria de formigas cortadeiras é maior durante a estação seca. Dessa forma, é possível que resultados da herbivoria destes insetos fossem ainda mais negativos para as plantas caso o estudo se desse em época seca.

Agradecimentos

Este estudo foi suportado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, processos 403770/2012-2 e Edital Universal 470480/2013-0), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, cod 001 e processo PVE 88881.030482/2013-01) e Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE, processos APQ-0738-2.05/12 e PRONEX APQ 0138-2.05/14). Somos gratos também ao CNPq pela bolsa de estudo para I. H. L. Da Silva e pela bolsa de produtividade para I.R. Leal, à CAPES pela bolsa de pós-doutorado à F. M. P Oliveira e a P. Dodonov por ajuda nas análises estatísticas. Este estudo faz parte da dissertação de mestrado de I.L.H Silvano Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados desse estudo indicam, de forma geral, que a herbivoria da formiga *Atta opaciceps* reduziu o sucesso reprodutivo de *Cenostigma pyramidale*, *Croton agyrophilloides* e *Indigofera suffruticosa*. Ainda que, os efeitos dos danos tenha sido diferente para cada espécie, em *Croton* a combinação da herbivoria de partes reprodutivas e vegetativas teve efeitos mais deletérios em seu sucesso reprodutivo. *Cenostigma* e *Indigofera*, apesar dos resultados serem conflitantes, também houveram evidências na redução do sucesso reprodutivo. As respostas dessas espécies de acordo com a pressão da herbivoria também variaram entre si, sendo a questão que mais explicou tal variação, foi o momento do dano do herbívoro, visto que surtiu efeitos na produção dos atributos em determinada fase reprodutiva. Em síntese, verificamos com esse estudo que vários parâmetros da reprodução de plantas da Caatinga podem ser negativamente afetados pela herbivoria de formigas cortadeiras. Com o aumento das perturbações antrópicas e do nível de aridez há também nas populações desses importantes herbívoros (Siqueira et al. 2017) e nas suas taxas de herbivoria (Siqueira et al. 2018), inclusive de plântulas (Knoechelmann et al. 2020). Os efeitos sobre a reprodução das plantas aqui reportados podem ser intensificados em um futuro próximo. E dessa forma comprometer a regeneração da vegetação de Caatinga, diminuindo a resiliência desse ecossistema frente às mudanças climáticas e perturbações antrópicas futuras. Estudos mais aprofundados abordando a reprodução (e suas respectivas fases) das espécies vegetais, são necessários para melhor compreensão dos mecanismos que influenciam a persistência das plantas nos diferentes cenários. Visto que, o sucesso reprodutivo pode servir de instrumento para avaliação da taxa de crescimento das espécies bem como a dinâmica populacional frente a essas perturbações e mudanças nos habitats.

REFERÊNCIAS

- AGRAWAL, A. A. Current trends in the evolutionary ecology of plant defence. **Functional Ecology**, 25(2), 420-432. 2011
- AGRAWAL, AA Macroevolution of plant defense strategy. **Trends in Ecology & Evolução** 22,103 - 109. 2007
- AGRAWAL, A. A.; M. FISHBEIN. Plant defense syndromes. **Ecology** 87:S132–S149.2006.
- AGRAWAL, A. A.; KARBAN, R. Why induced defenses may be favored over constitutive strategies in plants. **The ecology and evolution of inducible defenses**, 10, 000331745. 1999
- AGRAWAL, A. A.; RUTTER, M. T. Dynamic anti-herbivore defense in ant-plants: the role of induced responses. **Oikos**, 227-236. 1998
- AGUIAR, A. V.; TABARELLI, M. Edge effects and seedling bank depletion: the role played by the early successional palm *Attalea oleifera* (Arecaceae) in the Atlantic Forest. **Biotropica**, 42(2), 158-166. 2010
- ALI, J. G., ; AGRAWAL, A. A. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. **Trends in plant science**, 17(5), 293-302. 2012
- ALVES, T. S., ALVARADO, F., ARROYO-RODRÍGUEZ, V., SANTOS, B. A. Landscape scale patterns and drivers of novel mammal communities in a human-modified protected area. **Landscape Ecology**, 35, 1619-1633. 2020
- ANDRADE, J. F., ALVARADO, F., CARLOS SANTOS, J., SANTOS, B. A. Rainfall reduction increases insect herbivory in tropical herb communities. **Journal of Vegetation Science**, 31(3), 487-496. 2020
- BAZZAZ, F. A., CHIARIELLO, N. R., COLEY, P. D., PITELKA, L. F. Allocating resources to reproduction and defense. **BioScience** 37:58-67. 1987
- BARBER, N. A., MILANO, N. J., KIERS, E. T., THEIS, N., BARTOLO, V., HAZZARD, R. V., ADLER, L. S. Root herbivory indirectly affects above- and below-ground community members and directly reduces plant performance. **Journal of Ecology**, 103(6), 1509-1518. 2015
- BARTON, K. E., KORICHEVA, J. The ontogeny of plant defense and herbivory: characterizing general patterns using meta-analysis. **The American Naturalist**, 175(4), 481- 493. 2010
- BEISSINGER, S. R., WALTMAN, J. R. Extraordinary clutch size and hatching asynchrony of a neotropical parrot. **The Auk**, 108(4), 863-871. 1991
- BERTIN, R. I. Paternity in plants. **Plant reproductive ecology: patterns and strategies**, 30- 59. 1988
- BELSKY, A. J. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. **Journal of vegetation science**, 3(2), 187-200. 1992
- BIANCHI, M. A., FLECK, N. G., LAMEGO, F. P. Proporção entre plantas de soja e plantas competidoras e as relações de interferência mútua. **Ciência Rural**, 36(5), 1380-1387. 2006
- BOEGE K. Herbivore attack in *Casuarina nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture. **Oecologia** 143:117–125. 2005

BRIGHTSMITH, D., BRAVO, A. Ecology and management of nesting blue-and-yellow macaws (*Ara ararauna*) in Mauritia palm swamps. **Biodiversity & Conservation**, 15(13),4271-4287. 2006

BROYLES, S. B., WYATT, R. Paternity analysis in a natural population of *Asclepias exaltata*: multiple paternity, functional gender, and the “pollen-donation hypothesis”. **Evolution**, 44(6), 1454-1468. 1990

BROOKER, R. W., MAESTRE, F. T., CALLAWAY, R. M., LORTIE, C. L., CAVIERES, L.A., KUNSTLER, G., MICHALET, R. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. **Journal of ecology**, 96(1), 18-34. 2008

BROWN, V. K., GANGE, A. C. Insect herbivory insect below ground. In **Advances in ecological research** (Vol. 20, pp. 1-58). Academic Press. 1990

BRUINSMA, M., LUCAS-BARBOSA, D., TEN BROEKE, C. J., VAN DAM, N. M., VAN BEEK, T. A., DICKE, M., VAN LOON, J. J. Folivory affects composition of nectar, floral odor and modifies pollinator behavior. **Journal of Chemical Ecology**, 40(1), 39-49. 2014

CALLE, Z., SCHLUMPBERGER, B. O., PIEDRAHITA, L., LEFTIN, A., HAMMER, S.A., TYE, A., BORCHERT, R.. Seasonal variation in daily insolation induces synchronous bud break and flowering in the tropics. **Trees**, 24(5), 865-877. 2014

CARSON, W. P., ROOT, R. B. Herbivory and plant species coexistence: community regulation by an outbreaking phytophagous insect. **Ecological monographs**, 70(1), 73-99. 2000

CÂMARA, T., ARNAN, X., BARBOSA, V. S., WIRTH, R., IANNUZZI, L., LEAL, I. R. Disentangling the effects of foliar vs. floral herbivory of leaf-cutting ants on the plant reproductive success of *Miconia nervosa* (Smith) Triana (Family Melastomataceae). **Bulletin of entomological research**, 1-7. 2019

CÂMARA, T., LEAL, I. R., BLÜTHGEN, N., OLIVEIRA, F. M., QUEIROZ, R. T. D. ARNAN, X. Effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on the specialization of ant-plant mutualistic networks in the Caatinga, a Brazilian dry forest. **Journal of Animal Ecology**, 87(4), 1022-1033. 2018

CARUZO, Maria Beatriz Rossi et al. *Croton campanulatus* (Euphorbiaceae ss), a new species from the Brazilian Atlantic rain forest. **Brittonia**, v. 60, n. 3, p. 261-264, 2008.

COLEY, P. D., BRYANT, J. P., & CHAPIN, F. S. Resource availability and plant antiherbivore defense. **Science**, 230(4728), 895-899. 1985

COLEY, P. D., BARONE, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual review of ecology and systematics**, 27(1), 305-335. 1996

CARDEL, Y. J., KOPTUR, S. Effects of florivory on the pollination of flowers: an experimental field study with a perennial plant. **International Journal of Plant Sciences**, 171(3), 283-292. 2010

COELHO MS, BELMIRO MS, SANTOS JC, FERNANDES GW Herbivory among habitats on the Neotropical tree *Cnidoscolus quercifolius* Pohl. in a seasonally deciduous forest. **Braz Journal Biology** 72:453–457 2012

CORREA, M. M., SILVA, P. S., WIRTH, R., TABARELLI, M., LEAL, I. R. Foraging Activity of leaf-cutting ants changes light availability and plant assemblage in **Atlantic forest. Ecological Entomology**, 41(4), 442-450. 2016

COSTA AN, VASCONCELOS HL, VIEIRA-NETO EHM, BRUNA EM. Do herbivores Exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. **Journal Vege Science** 19:849–854. 2008

COUTINHO, L. M. Aspectos ecológicos da saúva no cerrado: a saúva, as queimadas e sua possível relação na ciclagem de nutrientes minerais. **Boletim de Zoologia**, 8(8), 19. 1984

CRAWLEY, M. J. Insect herbivores and plant population dynamics. **Annual Revision Entomology** 34:531-564. 1989

CRUZAN, M. B., NEAL, P. R., WILLSON, M. F. Floral display in *Phyla incisa*: consequences for male and female reproductive success. **Evolution**, 42(3), 505-515. 1988

DOHM, C., LEAL, I. R., TABARELLI, M., MEYER, S. T., WIRTH, R.. Leaf-cutting ants proliferate in the Amazon: an expected response to forest edge?. **Journal of Tropical Ecology**, 27(6), 645-649. 2011

DIRZO, R.. Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. In **Physiological ecology of plants of the wet tropics** (pp. 209-224). Springer, Dordrecht. 1984

D'ODORICO, P., BHATTACHAN, A., DAVIS, K. F., RAVI, S., RUNYAN, C. W. Global desertification: Drivers and feedbacks. *Advances in Water Resources* 51:326–344. 2013

DOURADO ACP, SÁ-NETO RJ, GUALBERTO SA, CORRÊA MM. Herbivoria e características foli-ares em seis espécies de plantas da Caatinga do nordeste brasileiro. **Revista Brasileira de Biociências** 14:145–151. 2016

EICHHORN, M. Herbivory of tropical rain forest tree seedlings correlates with future mortality. **Ecology**, v. 91, p. 1092–1101, 2010.

FALCÃO, P. F., PINTO, S. R. R., WIRTH, R., LEAL, I. R. Edge-induced narrowing of dietary diversity in leaf-cutting ants. **Bulletin of Entomological Research** 101:305- 315. 2011

FARJI-BRENER, A. G., TADEY, M.. Consequences of leaf-cutting ants on plant fitness: integrating negative effects of herbivory and positive effects from soil improvement. **Insectes Sociaux**, 64(1), 45-54. 2017

FERRARO, D. O., OESTERHELD, M. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. **Oikos**, 98(1), 125-133. 2002

FENNER, M.. The phenology of growth and reproduction in plants. Perspectives in **Plant Ecology, Evolution and Systematics**, 1(1), 78-91. 1998

FENNER, M. Seedlings. **New phytologist**, 106, 35-47. 1987

FILIP V, DIRZO R, MAASS JM, SARUKHÂN.. Within-and among-year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical deciduous forest. **Biotropica** 27:78–86. 1995

FORNONI, J.. Ecological and evolutionary implications of plant tolerance herbivory. **Functional Ecology**, 25(2), 399-407. 2011

FOWLER HG, SILVA CA, VENTICINQUE E. Size, taxonomic and biomass distributions of flying insects in central amazonia–forest edge vs understory. **RevBiology Tropical** 41:755–760. 1993

FOWLER, H. G., L. C. FORTI and L. F. T. D. ROMAGNANO. Methods for the evaluation of leaf-cutting ant harvest. *In*: R. K. Vander Meer, K. Jaffe and A. Cedeno (Eds.). **Applied Myrmecology - A world perspective**. pp 228-241. 1990

GARCIA, L. C., EUBANKS, M. D. Overcompensation for insect herbivory: a review and meta-analysis of the evidence. **Ecology**, 100(3), e02585. 2019

GARCÍA, M. B., EHRLÉN, J. Reproductive effort and herbivory timing in a perennial herb: fitness components at the individual and population levels. **American Journal of Botany** 89(8), 1295-1302. 2002

GARRETTSON, M., STETZEL, J.F., HALPERN, B.S., HEARN, D.J., LUCEY, B.T.

MCKONE, J.. Diversity and abundance of understory plants on active and abandoned nest of leafcutting ants (*Atta cephalotes*) in a Costa Rica rain forest. **Journal Tropical Ecology**., 14: 17-26. 1998

GAO, M., LIU, J., BI, D., ZHANG, Z., CHENG, F., CHEN, S., ZHANG, Y. MEKKI, GRISCOM, H. P., KALKO, E. K., ASHTON, M. S. Frugivory by small vertebrates within a deforested, dry tropical region of Central America. **Biotropica**, 39(2), 278-282. 2007

HARPER KA, MACDONALD SE, BURTON PJ, CHEN JQ, BROSOFSKE KD, SAUNDERS SC, EUSKIRCHEN ES, ROBERTS D, JAITEH MS, ESSEEN PA. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. **Conservation Biology** 19:768–782) 2005

HARPER, J. L. Population biology of plants. **Population biology of plants** 1977.
HAWKES, C. V., SULLIVAN, J. J. The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis. **Ecology**, 82(7), 2045-2058. 2001

HERZ, H., BEYSCHLAG, W., HÖLLDOBLER, B. Herbivory rate of leaf-cutting ants in a tropical moist forest in Panama at the population and ecosystem scales. **Biotropica** 39:482-488. 2007

HOWE, H. F., WESTLEY, L. C. Ecological relationships of plants and animals. **Oxford University Press**. 1988

HUHTA, A. P., HELLSTRÖM, K., RAUTIO, P., TUOMI, J. Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: why is tolerance highest at low damage levels?. **Plant Ecology**, 166(1), 49-61. 2003

HUNTLY, N. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 22(1), 477-503. 1991

HULME, P. E. Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. **Journal of Ecology**, 609-615. 1996

JEFFRIES, J. M., MARQUIS, R. J., FORKNER, R. E. Forest age influences oak insect herbivore community structure, richness, and density. **Ecological Applications**, 16(3), 901- 912. 2006

KNOECHELMANN, C. M., OLIVEIRA, F. M. P., SIQUEIRA, F. F. S., WIRTH, R., TABARELLI, M., LEAL, I. R. Data from: Leaf-cutting ants negatively impact the regeneration of the Caatinga dry forest across abandoned pastures. **Dryad Digital Repository**. 2020

KRUPNICK, G. A. WEIS, A. E. The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. **Ecology** 80:135-149. 1999

KUDO, G., IDA, T. Y. Early onset of spring increases the phenological mismatch between plants

and pollinators. **Ecology**, 94(10), 2311-2320. 2013

MYERS, B. J., LANDSBERG, J. J. Water stress and seedling growth of two eucalypt species from contrasting habitats. **Tree Physiology**, 5(2), 207-218. 1989

LEAL, I. R. OLIVEIRA, P. S. Foraging ecology of attine ants in a Neotropical savanna: seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil. **Insectes Sociaux** 47:376- 382. 2000

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. The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified neotropical forests. **Biotropica** 46:516- 528. 2014

LEAL, I. R., LOPES, A. V., MACHADO, I. C., TABARELLI, M. Plant–Animal Interactions In the Caatinga: Overview and Perspectives. In Silva J.M.C., Leal I.R., 2017

LETOURNEAU, D. K., ARMBRECHT, I., RIVERA, B. S., LERMA, J. M., CARMONA, E.J., DAZA, M. C., TRUJILLO, A. R. Does plant diversity benefit agroecosystems? A synthetic review. **Ecological applications**, 21(1), 9-21. 2011

LLOYD, D. G. Sexual strategies in plants: i. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. **New phytologist**, 86(1), 69-79. 1980

MAASS, J. M.; BURGOS, A. Water dynamics at the ecosystem level in seasonally dry tropical forests. In: DIRZO, R. (Ed.). Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation. [s.l.] **Island Press**, 2011. p. 141 – 156. 2011

MAIA, K. P., VAUGHAN, I. P., MEMMOTT, J.. Plant species roles in pollination networks: an experimental approach. **Oikos**, 128(10), 1446-1457. 2019

MARON, J. L., KAUFFMAN, M. J. Habitat-specific impacts of multiple consumers on plant population dynamics. **Ecology**, 87(1), 113-124. 2006

MARQUIS R.J. The selective impact of herbivores. **Plant resistance to herbivores and pathogens**, Fritz R.S& Simms E.L. pp. 301–325. 1992

MASSAD, T. J. Ontogenetic differences of herbivory on woody and herbaceous plants: a meta-analysis demonstrating unique effects of herbivory on the young and the old, the slow and the fast. **Oecologia**, 172(1), 1-10. 2013

MCCALL, A. C., IRWIN, R. E. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. **Ecology letters**, 9(12), 1351-1365. 2006

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**, 41(6), 711-716. 2009

MICKELIUNAS, L., PANSARIN, E. R., SAZIMA, M. Biologia floral, melitofilia e influência de besouros Curculionidae no sucesso reprodutivo de *Grobya amherstiae* Lindl. (Orchidaceae: Cyrtopodiinae). **Brazilian Journal of Botany** 29: 251-258.

MARQUIS, R. J. Leaf decreases fitness of a tropical plant. **Science** 226:537-539. 1984

MILCHUNAS, D. G., LAUENROTH, W. K. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments: Ecological Archives M063-001. **Ecological monographs**, 63(4), 327-366. 1993

- MONTEERRUBIO, T., ENKERLIN-HOEFLICH, E., HAMILTON, R. B. Productivity and nesting success of Thick-billed Parrots. **The Condor**, 104(4), 788-794. 2002
- MONTOYA-LERMA, J., GIRALDO-ECHEVERRI, C., ARMBRECHT, I., FARJIBRENER, A., CALLE, Z. Leaf-cutting ants revisited: towards rational management and control. **International Journal of Pest Management**, 58(3), 225- 247. 2012
- MOREIRA AA, FORTI LC, BOARETTO MAC, ANDRADE APP, LOPES JFS, RAMOS VM. External and internal structure of *Atta bisphaerica* Forel (hymenoptera: Formicidae) nests. *Journal Application Entomology* 128:204–211. 2004
- MORELLATO, L. P.C., CAMARGO, M. G. G., GRESSLER, E. A review of plant phenology in South and Central America. **Phenology: an integrative environmental science**, 91-113. 2013
- MOTHERSHEAD, K. MARQUIS, R. J. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. **Ecology** 81:30-40. 2000
- OBESO, J. R. The cost of reproduction in plants. **New Phytologist** 155:321-348. 2002
- OHGUSHI, T. Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. **Annu. Rev. Ecology. Evolution. Systems.**, 36, 81-105. 2005
- OLFF, H., RITCHIE, M. E. Effects of herbivores on grassland plant diversity. **Trends in ecology & evolution**, 13(7), 261-265. 1998
- OLIVEIRA, F. M. P. et al. Chronic anthropogenic disturbance as a secondary driver of ant community structure: Interactions with soil type in Brazilian Caatinga. **Environmental Conservation**, v. 44, n. 2, p. 115–123, 2016.
- PACALA, S. W., CRAWLEY, M. J. Herbivores and plant diversity. **The American Naturalist**, 140(2), 243-260. 1992
- PENNINGTON, R. T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, n. 1, p. 437–457, 2009.
- PERFECTO, I., VANDERMEER, J. Distribution and turnover rate of a population of Attacephalotes in a tropical rain forest in Costa Rica. **Biotropica**, 316-321. 1993
- PINHO, B.X., TABARELLI, M., ENGELBRECHT, B. M., SFAIR, J., MELO, F. P. Plant functional assembly is mediated by rainfall and soil conditions in a seasonally dry tropical forest. **Basic and Applied Ecology**, 40, 1-11. 2019
- POVEDA, K., STEFFAN-DEWENTER, I., SCHEU, S., TSCHARNTKE, T. Effects of below and above-ground herbivores on plant growth, flower visitation and seed set. **Oecologia**, 135(4), 601-605. 2003
- PROKOPY, R. J., OWENS, E. D. Visual detection of plants by herbivorous insects. **Annual review of entomology**, 28(1), 337-364. 1983
- PUNTES, A., ÅGREN, J. Additive and non-additive effects of simulated leaf and inflorescence damage on survival, growth and reproduction of the perennial herb *Arabidopsis lyrata*. **Oecologia**, 169(4), 1033-1042. 2012
- QUESADA, M., SANCHEZ-AZOFEIFA, G. A., ALVAREZ-ANORVE, M., STONER, K.E., AVILA-CABADILLA, L., CALVO-ALVARADO, J., CASTILLO, A., ESPÍRITO-

SANTO, M. M., FAGUNDES, M., FERNANDES, G. W. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*. **Elsevier** 258:1014–1024. 2009

QUESADA, M., K. BOLLMAN, e A. G STERPHENSON. Leaf damage decreases pollen production and hinders pollen performance in *Cucurbita texana*. **Ecology** 76:437-443. 1995

RASMANN, S., AGRAWAL, AA Em defesa das raízes: uma agenda de pesquisa para estudar a resistência das plantas à herbivoria subterrânea. **Plant Physiology**. 2008

RATHCKE, B., LACEY, E. P.. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual review of ecology and systematics**, 16(1), 179-214. 1985

READER, R. J. Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. **Journal of Ecology**, 169-175. 1993

RIBEIRO VA, SILVA RN, SOUSA-SOUTO L, NEVES FS. Fluctuating asymmetry of and herbivory on *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L.P. Queiroz (Fabaceae) in pasture and secondary tropical dry forest. **Acta Botanica Brasilian** 27:21–25. 2013

RITO, K. F., V. ARROYO-RODRIGUES, R. T. QUEIROZ, I. R. LEAL, AND M. TABARELLI. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. **Journal Ecology**. 105: 828–838. 2017

SANZ, V., RODRIGUEZ-FERRARO, A. Reproductive parameters and productivity of the Yellow-shouldered Parrot on Margarita Island, Venezuela: a long-term study. **The Condor**, 108(1), 178-192. 2006

SCHOONHOVEN, L., VAN LOON, J. DICKE, M. Insect – **Plant Biology**. 2005

ANEXO – MODELO DA REVISTA

21/4/2021

Instructions for authors

Cambridge **Core**

Home > Journals > Journal of Tropical Ecology > Information > Instructions for authors

English | Français

Journal of Tropical Ecology

Search Journal of Tropical Ecology cor

Search within full text

Other actions

Instructions for authors

Scope (<https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#scope>) | Submission and Review Process (<https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#submissionandreviewprocess>) | Publishing Ethics (<https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#publishingethics>) | Preprints Policy (<https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#preprintspolicy>) | Article Types (<https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#articletypes>) | Manuscript Preparation (<https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#manuscriptpreparation>) | Copyright (<https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#copyright>) | Article Proofs (<https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#articleproofs>) | Open Access (<https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#openaccess>) | Information for Peer Reviewers (<https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#informationforpeerreviewers>) | Digital Preservation Policy (<https://www.cambridge.org/core/journals/journal-of-tropical-ecology/information/instructions-contributors/#digitalpreservationpolicy>)

Scope

Journal of Tropical Ecology aims to address topics of general relevance and significance to tropical ecology. This includes sub-disciplines of ecology, such as conservation biology, evolutionary ecology, marine ecology, microbial ecology, molecular ecology, quantitative ecology, etc. Studies in the field of tropical medicine, specifically where it