

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

**INFLUÊNCIA DA HERBIVORIA DE FORMIGAS CORTADEIRAS NO
SUCESSO REPRODUTIVO DE ESPÉCIES ARBUSTIVO-ARBÓREAS DA
FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA**

VERALUCIA SANTOS BARBOSA

RECIFE
2009

VERALUCIA SANTOS BARBOSA

**INFLUÊNCIA DA HERBIVORIA DE FORMIGAS CORTADEIRAS NO
SUCESSO REPRODUTIVO DE ESPÉCIES ARBUSTIVO-ARBÓREAS DA
FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Biologia Vegetal da Universidade Federal de
Pernambuco como parte dos requisitos para a
obtenção do título de Doutor (a).

Orientadora: Dr^a Inara R. Leal (UFPE)

Área de Concentração: Ecologia Vegetal

Linha de Pesquisa: Ecologia de Populações e
Comunidades Vegetais

RECIFE
2009

Barbosa, Veralucia Santos

Influência da herbivoria de formigas cortadeiras no sucesso reprodutivo de espécies arbustivo-arbóreas da Floresta Atlântica Nordeste / Veralucia Santos Barbosa. – Recife: O Autor, 2009.

88 folhas : il., fig., tab.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CCB. Biologia Vegetal, 2009.

Inclui bibliografia e anexos.

1. Ecologia vegetal 2. Biologia reprodutiva 3. Herbivoria 4. Formigas cortadeiras I Título.

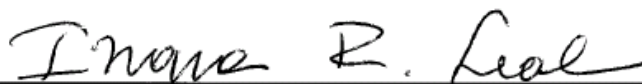
581.7 CDD (22.ed.)

UFPE/CCB-2009-172

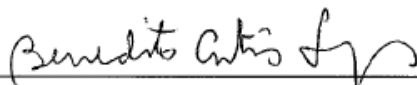
VERALUCIA SANTOS BARBOSA

“INFLUÊNCIA DA HERBIVORIA DE FORMIGAS
CORTADEIRAS NO SUCESSO REPRODUTIVO
DE ESPÉCIES ARBUSTIVO-ARBÓREAS DA
FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA”.

BANCA EXAMINADORA:



Dra. Inara Roberto Leal (Orientadora) - UDEPE



Dr. Benedito Cortês Lopes - UFSC



Dra. Elcida de Lima Araújo - UFRPE



Dra. Cibele Cardoso de Castro - UFRPE



Dr. Marcelo Tabarelli - UFPE

Recife- PE

Dedico este trabalho ao meu avô
Paulo José dos Santos (*in memoriam*).

AGRADECIMENTOS

Reservo este espaço para demonstrar minha gratidão a todos que direta ou indiretamente contribuíram para que a conclusão deste trabalho fosse possível, principalmente àqueles que sempre me apoiaram e incentivaram a seguir em frente contribuindo para meu amadurecimento profissional e pessoal.

À Universidade Federal de Pernambuco, por me acolher desde a graduação e contribuir, através de seus professores e funcionários, para minha formação acadêmica.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, em nome de seus professores, funcionários e coordenadores por toda atenção e apoio a mim dispensados.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES) pela bolsa de estudos, ao Projeto PROBRAL “Influência das formigas cortadeiras na estrutura da vegetação da Floresta Atlântica Nordestina” (projeto CAPES-DAAD - processo número 257/07) e ao projeto “Fragmentação florestal e formigas cortadeiras: impactos sobre populações de plantas na floresta Atlântica nordestina” (Edital Universal CNPq - processo número 471904/2004-0) pelo financiamento deste estudo. À Conservação Internacional do Brasil (CI-Brasil) e ao Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN) pelo apoio financeiro durante os trabalhos de campo.

Ao proprietário da Usina Colônia e RPPN Frei Caneca Dr. Gustavo Jardim P. S. Barros e ao administrador da reserva Dr. José Alves de Siqueira Filho, por aprovarem este projeto e pelo apoio logístico.

Ao Prof Dr. Mauro Guida, por permitir a realização de parte deste trabalho nas dependências do Laboratório de Fisiologia Vegetal da UFPE (LABFIVE). À Prof^a Dr^a Verônica Genevois, por ceder gentilmente alguns equipamentos de seu laboratório (Meiofauna - UFPE) para a realização de parte de meu trabalho.

À minha orientadora Prof^a Dr^a Inara Leal, que através de seu jeito enérgico incentiva seus alunos a produzirem e sempre se preocupa e se esforça para lhes oferecer as melhores condições de trabalho, por ter contribuído para minha formação profissional (desde a graduação) transmitindo um pouco de seus conhecimentos. À minha amiga Inara Leal, pelo apoio, incentivo e paciência a mim dispensados durante os anos que trabalhamos juntas.

Ao amigo José Antônio Vicente Filho (Zezito) e toda sua grande família (Maria José Vicente-Nice, Ednalva, Jocielma, Jociel, Antônio, Alexandre, Francielly, Ewerton, Elton, Fábio e Edson) que com sua hospitalidade, respeito e dedicação tornaram minhas viagens a campo mais agradáveis e seguras.

A Marcelo, pela necessária e dedicada companhia em campo.

Agradeço a gentileza de Gilcean Jones, José Domingos Ribeiro, Manoel Vieira e Sebastian Meyer pela árdua tarefa de me deixar (com vida) na base de estudos, percorrendo um trajeto mais longo e dirigindo por estradas mais perigosas.

Aos amigos e colegas do Laboratório de Interação Planta-Animal (LIPA) e do Laboratório de Fisiologia Vegetal (LABFIVE) da UFPE.

À Talita Câmara, pela dedicada e paciente ajuda em campo e laboratório, sem a qual a conclusão de algumas etapas deste trabalho não teria sido possível.

Aos amigos (em ordem alfabética), Alba Lemos, Flávia Lins, Laura Leal, Luciana Gonçalves, Manoel Vieira, Marciel Teixeira, Marcos Meiado, Poliana Falcão, Talita Câmara e Walkiria Rejane pelos momentos e conversas agradáveis, e, principalmente, pela força e incentivo tão importantes no momento de maior dificuldade... Obrigada por não me deixarem desistir!

À Laís Borges, Marcos Meiado e Walkiria Rejane, pelas sugestões e ajuda no esclarecimento e na solução de alguns problemas encontrados neste trabalho. A Marcos Meiado pela leitura crítica deste trabalho.

À Flávia Lins, Marciel Teixeira e Marcos Meiado por me acolherem carinhosamente em seu laboratório e por me ensinarem um pouco das metodologias utilizadas na fisiologia vegetal.

À Viviane Lira, por dedicar, gentilmente, parte de seu tempo tirando fotos das minhas minúsculas sementes.

Aos meus pais, Eudice Barbosa e Veralúcia Maria, que, mesmo não concordando com minhas escolhas, sempre estiveram ao meu lado, lutando para que eu conseguisse realizar meus objetivos. Por entenderem minha ausência para o trabalho de campo, nos dias que passei separando sementes e nas horas em frente ao computador. À minha irmã Verônica Barbosa, que, por também ser bióloga, entendia minhas preocupações e desesperos, e com seu jeito tranquilo me passava a certeza de que no fim tudo iria dar certo.

A Bruno Matos, a quem eu tive a sorte de encontrar, por ter me apoiado e incentivado em muitos momentos difíceis, por compreender meus períodos de ausência, por torcer para que eu consiga conquistar meus objetivos, e principalmente, por me mostrar a capacidade e as qualidades que nem eu mesma sabia que tinha.

Aos meus avós e minhas tias, pelo carinho e atenção a mim dispensados e por terem contribuído para minha formação pessoal e profissional.

Agradeço a todos que sempre me apoiaram, incentivaram e acreditaram em mim.

“É graça divina começar bem.
Graça maior persistir na caminhada certa.
Mas graça das graças é não desistir nunca.”
Dom Hélder Câmara (1909-1999)

RESUMO

Consumindo principalmente folhas, as formigas cortadeiras (LCA) são os herbívoros dominantes de florestas Neotropicais. A herbivoria foliar induz as plantas a alocarem os produtos fotossintéticos para compensar as perdas de tecidos vegetativos, o que gera um desequilíbrio entre as demandas reprodutivas e vegetativas em plantas adultas, e reduz a sobrevivência e o crescimento de plântulas. Este trabalho avaliou a influência da herbivoria por LCA: (1) no sucesso reprodutivo de sete espécies arbustivo-arbóreas da floresta Atlântica nordestina frequentemente usadas pelas LCA (*Lacistema robustum* – Lacistemataceae; *Leandra rufescens*, *Miconia nervosa* – Melastomataceae; *Psychotria deflexa*, *Psychotria platypoda*, *Psychotria racemosa* – Rubiaceae; *Vismia guianensis* – Clusiaceae); e (2) na sobrevivência e crescimento de plântulas de *Vismia guianensis* (Clusiaceae). Os trabalhos de campo foram conduzidos na RPPN Frei Caneca, localizada na zona da mata sul de Pernambuco, nordeste do Brasil. O sucesso reprodutivo foi estimado comparando-se o número de botões florais por inflorescência, as razões flor/botão, fruto/flor e semente/fruto, e o tamanho e peso de sementes, de indivíduos cortados e não cortados pelas LCA. A influência das LCA na sobrevivência e o crescimento de *V. guianensis* foi investigada para plântulas transplantadas para baixo de indivíduos adultos co-específicos com e sem influência das formigas. Considerando o sucesso reprodutivo, todas as espécies estudadas responderam à herbivoria das LCA com redução da produção de estruturas reprodutivas, provavelmente porque indivíduos cortados alocaram mais energia para reposição dos tecidos perdidos em detrimento da reprodução. Quanto à herbivoria de plântulas, não foram verificadas diferenças na sobrevivência e no crescimento entre as plântulas com e sem influência das formigas. Uma maior produção foliar e conseqüentemente maior quantidade de folhas jovens, que são mais palatáveis, provavelmente atraíram para os indivíduos adultos o esforço de forrageamento das LCA. Os resultados deste trabalho adicionam mecanismos ainda não descritos aos múltiplos impactos que LCA exercem nas populações de plantas.

Palavras-chave: Attini; biologia reprodutiva; floresta Atlântica nordestina; formigas cortadeiras; herbivoria de plântulas; herbívoros; populações vegetais; produção de flores; produção de frutos; *Vismia guianensis*.

ABSTRACT

Consuming mainly leaves, the leaf-cutting ants (LCA) are the dominant herbivore of Neotropical forests. Foliar herbivory induces plants to allocate photosynthetic products to compensate for vegetative tissue loss. This creates a trade-off between reproductive and vegetative demands in adults' plants and it can reduce the seedlings survival and growth. This work has evaluated the influence of herbivoria by LCA: (1) in reproductive output of seven shrub/tree species of northeastern Atlantic forest frequently used by LCA (*Lacistema robustum* – Lacistemataceae; *Leandra rufescens*, *Miconia nervosa* – Melastomataceae; *Psychotria deflexa*, *Psychotria platypoda*, *Psychotria racemosa* – Rubiaceae; *Vismia guianensis* – Clusiaceae); and (2) in the survival and growth of *Vismia guianensis* (Clusiaceae) seedlings. Field work was undertaken at the Frei Caneca RPPN, northeastern Brazil. The reproductive success was estimated by the number of floral buds per inflorescence, the flower/bud, fruit/flower and seed/fruit ratios, and the size and weight of seeds, from plants cut and not cut by LCA. The influence of LCA on survival and growth of *V. guianensis* was investigated for seedlings under co-specific adults with and without ants influence. The found results indicated that LCA negatively affect plant reproduction as harvested individuals of different species presented one or more of the studies responses, probably because cut plants allocated more photosynthetic products to recovery of tissues lost in detriment of reproduction. Considering the seedlings' herbivory, have not been verified differences in survival and growth among the seedlings with and without the influence of ants. Higher production of foliage and consequently higher number of young foliage, who are more palatable, probably attracted for adults' plants the foraging effort of LCA. Our findings add a hitherto undescribed mechanism to the manifold impacts LCAs exert on their food plants.

Key-words: Attini; flowers production; fruits production; herbivorous; leaf-cutting ants; northeastern Atlantic forest; plant populations; reproductive biology; seedlings herbivory; *Vismia guianensis*.

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO.....	11
FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	13
<i>Herbivoria: efeitos no sucesso reprodutivo das espécies vegetais</i>	13
<i>Formigas cortadeiras: distribuição e importância</i>	14
<i>Formigas cortadeiras do gênero Atta: herbívoros dominantes</i>	17
LITERATURA CITADA.....	19

CAPÍTULO I

Influência da Herbivoria por Formigas Cortadeiras na Produção de Estruturas Reprodutivas de Espécies Arbustivo-Arbóreas de Floresta Atlântica

RESUMO.....	33
INTRODUÇÃO.....	34
MÉTODOS.....	36
<i>Área de estudo</i>	36
<i>Espécies estudadas</i>	36
<i>Desenho experimental</i>	37
<i>Avaliação da produção de estruturas reprodutivas das espécies estudadas</i>	38
<i>Análise estatística</i>	38
RESULTADOS.....	39
DISCUSSÃO.....	39
AGRADECIMENTOS.....	42
LITERATURA CITADA.....	43
TABELA.....	52
LEGENDA DE FIGURA.....	55
FIGURA.....	56

CAPÍTULO II

Influência da Herbivoria por Formigas Cortadeiras na Sobrevivência e no Crescimento de Plântulas de *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy (Clusiaceae)

RESUMO.....	59
INTRODUÇÃO.....	60

MÉTODOS.....	61
<i>Área de estudo</i>	61
<i>Espécies estudadas</i>	62
<i>Desenho experimental e Avaliação da sobrevivência e do crescimento de plântulas</i>	62
<i>Análise estatística</i>	64
RESULTADOS.....	64
DISCUSSÃO.....	64
AGRADECIMENTOS.....	66
LITERATURA CITADA.....	67
LEGENDA DE FIGURAS.....	75
FIGURAS.....	76
CONCLUSÕES.....	78
ANEXO I - NORMAS DE PUBLICAÇÃO DA REVISTA BIOTROPICA.....	79

APRESENTAÇÃO

A herbivoria representa uma interface entre a produção primária e os níveis tróficos mais altos dentro das teias alimentares (Wirth *et al.* 2003). Os danos dos herbívoros podem ser observados em todas as estruturas e tecidos vegetais (Gallo *et al.* 1988), e seus efeitos podem reduzir o crescimento (Rosenthal & Kotanen 1994), a reprodução (Rosenthal & Kotanen 1994, Krupnick *et al.* 1999) e a habilidade competitiva das plantas (Coley 1983), o que influencia suas populações individualmente e, conseqüentemente, a diversidade e a estrutura das comunidades vegetais como um todo (Coley & Barone 1996). Ao nível ecossistêmico, os herbívoros podem afetar a produtividade primária, a diversidade de teias alimentares e os padrões de ciclagem de nutrientes (Crawley 1983, Huntly 1991).

Os efeitos dos herbívoros nas plantas podem variar dependendo do tipo de material removido (Harper 1977, Dirzo & Harper 1980) e da fase de desenvolvimento da planta (Crawley 1983). Em plantas adultas, a herbivoria de estruturas reprodutivas pode reduzir o número de gametas e sementes produzidos, bem como a quantidade e qualidade das recompensas florais (Krupnick & Weis 1999, Krupnick *et al.* 1999). A herbivoria de estruturas vegetativas diminui o padrão de assimilação de energia e a conseqüente disponibilidade de recursos para o crescimento, manutenção e reprodução da planta (Wiens 1984, Ehrlén & Groenendaal 2001, Garcia & Ehrlén 2002). Logo, a perda de tecidos vegetativos leva a um desequilíbrio entre demanda reprodutiva e disponibilidade de energia da planta, com posterior comprometimento de seu sucesso reprodutivo (Stephenson 1980, Grman & Alexander 2005). Em indivíduos jovens (plântulas e juvenis), a herbivoria pode resultar em redução no recrutamento e estabelecimento, bem como no aumento de mortalidade (Cates & Orians 1975, Dirzo & Harper 1982, Hulme 1994, Hanley *et al.* 1995, Goheen *et al.* 2004).

As formigas cortadeiras (*leaf-cutting ants*-LCA) são consideradas organismos fundamentais em ecossistemas tropicais por causa dos vários efeitos que exercem nesses ecossistemas (Perfecto & Van der Meer 1993). O aspecto mais importante relacionado a essas formigas é sua posição como herbívoro dominante, uma vez que uma única colônia pode consumir centenas de quilogramas de material vegetal por ano (Fowler *et al.* 1990, Wirth *et al.* 1997). As LCA do gênero *Atta* Fabricius, 1804 podem explorar uma grande quantidade de espécies vegetais, exibindo preferência por espécies pioneiras (Wirth *et al.* 1997, 2003) que possuem menos defesas químicas (Coley *et al.* 1985, Cebrian & Duarte 1994) e apresentam maiores taxas de nutrientes (Farji-Brener 2001) que espécies de estágios

sucessionais mais tardios. Utilizando especialmente folhas como substrato para o fungo simbiótico que cultivam no interior de suas colônias, as LCA consomem mais vegetação do que qualquer outro grupo animal de diversidade taxonômica comparável (Hölldobler & Wilson 1990), sendo, por isso, consideradas os invertebrados dominantes dos ecossistemas tropicais (Wirth *et al.* 1997).

Sabendo-se da imensa capacidade desfolhadora das LCA, que podem remover até 36% da produtividade primária de bordas de floresta (Urbas *et al.* 2007, Meyer 2008) incluindo mais de 50% da flora local (Vasconcelos & Fowler 1990), e que a herbivoria foliar gera um desequilíbrio na disponibilidade de energia da planta, nós hipotetizamos que a herbivoria destas formigas reduz a produção de estruturas reprodutivas, ou seja, o sucesso reprodutivo de indivíduos adultos, bem como, a sobrevivência e o crescimento de plântulas de espécies vegetais que estão sob sua influência.

O trabalho apresentado a seguir é parte integrante dos projetos “Influência das formigas cortadeiras na estrutura da vegetação da Floresta Atlântica Nordeste (Projeto PROBRAL CAPES/DAAD - processo número 257/07)” e “Fragmentação florestal e formigas cortadeiras: impactos sobre populações de plantas na Floresta Atlântica Nordeste (Edital Universal CNPq - processo número 471904/2004-0)”. Ele está composto de uma fundamentação teórica e de dois capítulos distintos estruturados na forma de artigo científico a serem enviados para a revista *Biotropica*. No final são apresentadas algumas conclusões feitas a partir dos resultados obtidos. O primeiro capítulo relata a influência das LCA na produção de estruturas reprodutivas de sete espécies arbustivo-arbóreas frequentemente coletadas por estes insetos na floresta Atlântica nordestina. O segundo capítulo descreve a influência das LCA na sobrevivência e no crescimento de plântulas de *Vismia guianensis*, espécie arbórea cujos indivíduos adultos são frequentemente coletados por estas formigas. Com estes trabalhos esperamos contribuir para um maior entendimento das respostas das plantas à herbivoria das LCA e apontar para a influência e importância destas nas diferentes fases do ciclo de vida das plantas.

FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

Herbivoria: efeitos no sucesso reprodutivo das espécies vegetais

Interações entre plantas e herbívoros são consideradas um dos processos chave no funcionamento dos ecossistemas (Wirth *et al.* 2008). Em uma meta-análise, Bigger and Marvier (1998) concluíram que o impacto dos herbívoros na biomassa das plantas pode ser tão alto quanto, ou maior que, a competição dentro das comunidades vegetais, o que afeta sua organização e seus padrões de riqueza de espécies. Isto está relacionado ao fato das espécies de plantas que sofrem maior mortalidade e apresentam menor crescimento, como um resultado da herbivoria, serem mais raras ou ausentes do que aquelas que têm seu desempenho pouco influenciado pelos herbívoros (Hulme 1996). Ao nível populacional, os herbívoros, ao consumir os tecidos das plantas, podem reduzir a sobrevivência e a reprodução destas, limitando o tamanho de suas populações (Crawley 1983, Marquis 1984).

Os efeitos da herbivoria em plantas variam de uma escala pequena a uma catastrófica, dependendo da parte da planta removida, da intensidade de remoção e do efeito desse ataque no desenvolvimento da planta (Harper 1977, Dirzo & Harper 1980, Crawley 1983). Os herbívoros que se alimentam de estruturas florais podem reduzir o sucesso reprodutivo de sua planta hospedeira devido ao consumo direto de gametas ou reduzindo a quantidade e qualidade das recompensas florais (*i.e.*, número e tamanho de flores e quantidade de pólen e néctar; Willson & Price 1977, Quesada *et al.* 1995, Strauss *et al.* 1996). Tais mudanças nos sinais florais podem afetar negativamente o padrão de visitação do polinizador influenciando a resposta reprodutiva da planta (Krupnick & Weis 1999, Krupnick *et al.* 1999). A herbivoria de estruturas vegetativas (ou parte delas) também tem um papel na determinação do número e da qualidade de módulos reprodutivos produzidos (Lee & Bazzaz 1982, Wiens 1984) e, conseqüentemente, no sucesso reprodutivo da planta. As plantas são caracterizadas por acumular recursos e alocá-los para o crescimento, manutenção e reprodução (Stephenson 1981). Logo, a herbivoria vegetativa (principalmente foliar), ao reduzir a área fotossintética (Harper 1977, Strauss 1991, Marquis 1992), induz a alocação de recursos para reposição dos tecidos perdidos provocando um desequilíbrio entre demanda reprodutiva e disponibilidade de energia da planta (Stephenson 1980, Grman & Alexander 2005). De fato, a disponibilidade de recursos e a herbivoria foliar podem afetar a expressão de traços reprodutivos. Plantas que sofrem danos foliares apresentam corolas e pétalas menores (Strauss *et al.* 1996, Lehtilä & Strauss 1997, 1999, Mothershead & Marquis 2000), menor sincronização no florescimento (Karban & Strauss 1993) e redução na concentração de compostos químicos atrativos da

corola (Euler & Baldwin 1996), o que também implica em mudanças no comportamento dos polinizadores (Strauss *et al.* 1996, Lehtilä & Strauss 1997, Strauss 1997, Herrera *et al.* 2001, Suárez *et al.* 2009). Além disso, estudos mostram que a largura da folha e o comprimento do tronco (indicadores da disponibilidade de recursos) são altamente correlacionados com o número e a qualidade de frutos e sementes (Grman & Alexander 2005), e que os danos causados por herbívoros às estruturas vegetativas têm influência direta na porcentagem de frutos (Hochwender *et al.* 2003) e sementes (Poveda *et al.* 2005) produzidos.

O estágio mais influenciado pela herbivoria foliar é o de plântula (Harper 1977, Crawley 1988, Hulme 1996). Devido à pouca habilidade para recompor a perda de tecido aéreo (Bonfil 1998), as plântulas representam o estágio mais crítico e sensível da história de vida das plantas (Terborgh 1990), onde qualquer dano é provavelmente letal (Hanley 1998). Mesmo os efeitos subletais da desfoliação podem afetar as plântulas, reduzindo seu vigor e alterando sua habilidade competitiva e suas chances de sobrevivência (Barker 1989), o que afeta não apenas a composição de espécies, mas também pode retardar a regeneração da vegetação florestal (Hanley *et al.* 1995, 1996, Vasconcelos & Cherrett 1997).

Formigas cortadeiras: distribuição e importância

As formigas da tribo Attini (subfamília Myrmicinae, Formicidae), com uma história evolutiva de aproximadamente 50 milhões de anos (Wilkinson 1999, Lopez & Orduz 2003), são conhecidas pelo hábito único de cultivar fungos como fonte de alimento (Hervey & Nair 1979, Vasconcelos 1988, Hebling *et al.* 2000). A tribo Attini é composta de 16 gêneros (Klingenberg & Brandão 2009) e mais de 230 espécies (Schultz & Brady 2008). Os cinco gêneros filogeneticamente mais derivados formam um clado chamado Attini superiores e os outros 11 gêneros, com aproximadamente metade da diversidade de espécies, compõem as Attini inferiores (Hölldobler & Wilson 1990, Leal & Oliveira 2000, Currie 2001). Dentro do clado das Attini superiores estão os gêneros *Atta* (15 espécies) e *Acromyrmex* (24 espécies) que possuem o mais complexo e eficiente sistema monocultural de fungos conhecido (Lopez & Orduz 2003). O gênero *Atta* é o mais estudado dentre as formigas cortadeiras (*leaf-cutting ants*-LCA). As espécies desse gênero acham-se distribuídas nos mais diversificados ecossistemas da América do Norte, Central e do Sul. O Brasil abriga o maior número de espécies desse grupo de formigas e, provavelmente, a região amazônica foi o centro de origem e irradiação deste gênero (Fowler 1983, Sales 1998). As espécies de *Atta* constroem ninhos subterrâneos grandes e conspícuos, os quais podem suportar populações contendo cerca de um milhão de formigas (Vasconcelos 1988). Seus ninhos são facilmente

reconhecidos como uma pequena e uniforme abertura com grandes grãos de terra escavados nas redondezas da entrada. Uma colônia jovem de *Atta* tem de um a dois grandes murundus (monte de terra acumulado na entrada do ninho), com duas a três entradas já bem estabelecidas. As colônias atingem a maturidade reprodutiva com cerca de 3 a 4 anos e seus ninhos apresentam, então, vários murundus grandes que cobrem uma superfície de dezenas, às vezes centenas, de metros quadrados (Hölldobler & Wilson 1990, Rao 2000, Wirth *et al.* 2003)

O mutualismo entre as LCA e seus fungos é uma associação natural, baseada nas diferentes capacidades metabólicas complementares (Diehl-Fleig & Valim-Labres 1993). O fungo simbiote, única fonte de alimento das rainhas e larvas e parte principal da dieta dos adultos, que também se alimentam de seiva exudada das plantas cortadas (Cherrett 1968, Forti *et al.* 1983), é considerado um estômago externo das formigas que digere celulose (Hölldobler & Wilson 1990, Siqueira *et al.* 1998) e transforma aleloquímicos vegetais (Nichols-Orians 1991, Della Lucia & Araújo 1993, Siqueira *et al.* 1998). Essa associação aumenta a amplitude alimentar das formigas (Della Lucia & Araújo 1993) e permite um alto grau de polifagia (Nichols-Orians 1991, Carreiro *et al.* 1997), uma vez que as formigas passam a explorar um recurso que de outra maneira não estaria disponível (Hinkle *et al.* 1994). Estas características contribuem significativamente para a abundância e importância, como herbívoros generalistas, das LCA em habitats neotropicais (Howard *et al.* 1988).

Além da herbivoria, estudos de campo têm demonstrado benefícios das LCA sobre a biologia de sementes de plantas superiores (*e.g.*, Dalling & Wirth 1998, Leal & Oliveira 1998, Pizo & Oliveira 1998). As formigas atuam como agentes dispersores secundários de plantas dispersas primariamente por vertebrados, rearranjando a distribuição das sementes e as depositando em sítios favoráveis à germinação, como formigueiros e serrapilheira (Varela & Perera 2003, Silva *et al.* 2007). Este comportamento influencia o sucesso reprodutivo das plantas e a estrutura espacial das populações (Kaspari 1993). Além disso, elas retiram a polpa dos frutos, diminuindo o ataque de fungos às sementes e facilitando sua germinação (Leal & Oliveira 1998, Pizo & Oliveira 1998).

Paralelamente a sua ação sobre populações e comunidades vegetais, as LCA exercem um importante papel ao nível ecossistêmico. As formigas participam e influenciam vários processos ecológicos que interferem na regeneração de uma floresta, tais como: transformação de energia e ciclagem de nutrientes (Moutinho *et al.* 2003), ocasionadas pela construção e relocação de ninhos (Haines 1975, Coutinho 1984, Farji-Brener & Silva 1995); e penetração de luz no chão da floresta, devido à herbivoria de plantas do dossel (Wirth *et al.*

2003) e criação de clareiras nas imediações dos ninhos (Garrettson *et al.* 1998). Estes processos são importantes para a dinâmica dos ecossistemas e têm sido sugeridos como promotores e/ou mantenedores da diversidade de espécies em ambientes tropicais (Huston 1979).

Em florestas altamente fragmentadas, entretanto, acredita-se que, ao invés de promoverem heterogeneidade, as LCA ampliam os efeitos negativos associados à criação de bordas (ver Murcia 1995 para mais detalhes sobre efeito de borda). Este processo se dá porque, ao contrário do que ocorre em florestas contínuas ou áreas pouco perturbadas onde há baixas densidades populacionais de LCA (Fowler 1983, Fowler & Haines 1983, Vasconcelos & Cherrett 1995), em áreas muito perturbadas como bordas de floresta (Wirth *et al.* 2007, Meyer *et al.* 2009), remanescentes florestais (Rao 2000, Wirth *et al.* 2003) e florestas em estágios iniciais de sucessão (*i.e.*, Jaffe & Vilela 1989, Vasconcelos & Cherrett 1995, Moutinho *et al.* 2003), a densidade destas formigas aumenta consideravelmente, muitas vezes chegando a ter seis vezes mais ninhos do que em áreas nucleares mais conservadas (Wirth *et al.* 2007). O aumento na densidade de LCA deve-se ao relaxamento dos controles base-topo (Urbas *et al.* 2007) e topo-base (Almeida *et al.* 2008) das suas populações. Mais especificamente, em bordas de florestas e pequenos fragmentos há uma menor taxa de parasitismo das operárias por moscas forídeas (Almeida *et al.* 2008) e de predação de rainhas por vertebrados e formigas de correição (Darrault 2005). Simultaneamente, há uma maior proporção de espécies pioneiras (Laurance *et al.* 1998, Oliveira *et al.* 2004), as quais são preferidas pelas LCA (cf. hipótese do forrageamento palatável de Farji-Brener 2001), resultando em maiores taxas de herbivoria por parte dessas formigas (Urbas *et al.* 2007). A alta densidade de colônias em áreas de borda de floresta (Wirth *et al.* 2007), associada às altas taxas de herbivoria (Urbas *et al.* 2007) e à criação de clareiras para o estabelecimento e manutenção dos ninhos (Farji-Brener & Illes 2000, Corrêa *et al.*, in press), faz com que essas formigas aumentem a dessecação da floresta, diminuindo a área core dos fragmentos florestais, a qual representa a área de recrutamento para as espécies de árvores da floresta madura. Dessa forma, as formigas aumentam as áreas abertas, que já são predominantes nas paisagens fragmentadas, aumentando a homogeneização dessas florestas (Corrêa *et al.*, in press). E, devido a todos esses múltiplos efeitos, as LCA têm sido consideradas espécies-chave (Fowler *et al.* 1989) ou engenheiras dos ecossistemas (Wirth *et al.* 2003, Corrêa *et al.*, in press).

Formigas cortadeiras do gênero Atta: herbívoros dominantes

O aspecto mais importante relacionado às LCA é sua posição como herbívoro dominante (Wirth *et al.* 1997). Em áreas de borda de floresta, *Atta cephalotes* pode remover 36% da folhagem disponível (Urbas *et al.* 2007, Meyer 2008). Esta herbivoria por *A. cephalotes* ultrapassa os padrões gerais assumidos para florestas tropicais (aprox. 11%; Coley & Aide 1991). O material utilizado para a fungicultura das LCA inclui mais de 50% da flora local (Vasconcelos & Fowler 1990), e é cortado em cima dos ninhos e ao longo de um complexo sistema de trilhas de forrageamento (Hölldobler & Wilson 1990), cuja distância do ninho aumenta de acordo com a idade da colônia e com a quantidade ou qualidade do recurso encontrado (Cherrett 1968, Fowler & Robinson 1979, Rockwood & Hubbell 1987, Wirth *et al.* 2003). As trilhas são relativamente permanentes, periodicamente em construção e manutenção e as operárias raramente forrageiam longe delas (Vasconcelos 1990), o que diminui o gasto de energia da colônia (Howard 2001).

Apesar da conhecida polifagia, as LCA concentram suas coletas em espécies pioneiras (Farji-Brener 2001, Falcão 2004) que têm menos defesas químicas (Urbas 2005) e maiores taxas de nutrientes (Farji-Brener 2001); cortam principalmente folhas de árvores adultas (Vasconcelos 1990, Falcão 2004), que são recursos mais aparentes e duradouros; e têm clara preferência por folhas jovens (Fennah 1950, Cherrett 1972, Rockwood 1976, 1977, Shepherd 1985), que são mais macias e fáceis de cortar. De fato, estudos de campo relatam que a seletividade das formigas está relacionada com propriedades físicas das folhas como: (1) presença e densidade de tricomas, (2) espessura e (3) dureza, sendo estes dois últimos uma função do conteúdo de água (Hubbell *et al.* 1984, Howard 1987). Além disso, propriedades químicas como: (1) palatabilidade e qualidade nutricional, (2) presença ou ausência de látex, (3) compostos químicos secundários tóxicos ou repelentes e (4) substâncias atrativas presentes nas folhas, também podem influenciar a seletividade das formigas (Hubbell *et al.* 1984, Howard 1987).

A coleta do material vegetal pelas LCA também é afetada por fatores sazonais e fenológicos (Howard 1987, Wirth *et al.* 1997, 2003, Falcão 2004), os quais estão intimamente relacionados. Rockwood (1975), estudando colônias de *A. cephalotes* e *Atta colombica*, verificou que o tipo de material coletado mudou drasticamente entre as estações, diminuindo para um número limitado de espécies de plantas durante a estação chuvosa. Na estação chuvosa há uma diminuição da quantidade total de material vegetal coletado devido a interrupções no forrageamento por eventos de chuva. Wirth *et al.* (1997) mostraram que eventos de chuva diminuem, e às vezes até cessam, as atividades de *A. colombica* no Panamá.

O mesmo foi relatado para *A. cephalotes* na floresta Atlântica nordestina (Urbas *et al.* 2007). Também é possível que a diminuição da coleta durante a estação chuvosa seja consequência de uma maior quantidade de compostos químicos presentes nas folhas (Howard 1987). Barnola *et al.* (1997) encontraram variação sazonal na coleta de *Pinus caribaea* em savanas da Venezuela por colônias de *A. laevigata* em resposta a diferentes concentrações de compostos químicos entre as estações. Na estação seca, como os eventos de chuva são reduzidos, as LCA estão ativas por um período mais longo, coletando maior quantidade de vegetação (Wirth *et al.* 1997, 2003) e, conseqüentemente, há uma maior riqueza e diversidade de material coletado nesta estação (Falcão 2004). Além disso, a entrada de flores e frutos está relacionada com as características fenológicas das espécies de plantas coletadas pelas formigas (Wirth *et al.* 2003). Este comportamento aumenta a relação custo-benefício do forrageamento das colônias, já que flores e frutos são recursos de maior qualidade nutricional para o cultivo do fungo por terem maior conteúdo de água e energia (Dixon 1966), e menor quantidade de compostos secundários do que folhas (Feeny 1970). Além disso, flores e frutos são, na maioria dos casos, coletadas do chão da floresta (Falcão 2004), o que diminui o gasto de energia que é necessário para subir em árvores e cortar folhas (Pyke *et al.* 1977).

LITERATURA CITADA

- Almeida, W. R., R. Wirth, and I. R. Leal. 2008. Edge-mediated reduction of phorid parasitism on leaf-cutting ants in a Brazilian Atlantic forest. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 128: 551-557.
- Barker, G. M. 1989. Slug problems in New Zealand pastoral agriculture. Pages 59-68 in I. F. Henderson, editor. *Slugs and snails in world agriculture*. British Crop Protection Council.
- Barnola, L. F., A. Cedenõ, and M. Hasegawa. 1997. Intraindividual variations of volatile contents in *Pinus caribaea* needles and its possible relationship to *Atta laevigata* herbivory. *Biochemical Systematics and Ecology* 25: 707-716.
- Bigger, D. S., and M. A. Marvier. 1998. How different would a world without herbivory be? A search for generality in ecology. *Integrative Biology* 1: 60-67.
- Bonfil, C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 85: 79-87.
- Carreiro, S. C., F. C. Pagnocca, O. C. Bueno, M. Bacci Jr., M. J. A. Hebling, and O. A. Silva. 1997. Yeasts associated with nests of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908. *Antonie van Leeuwenhoek* 71: 243-248.
- Cates, R. G., and G. H. Orians. 1975. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores. *Ecology* 56: 410-418.
- Cebrian, J., and C. M. Duarte. 1994. The dependence of herbivory on growth rate in natural plant communities. *Functional Ecology* 8: 518-525.
- Cherrett, J. M. 1968. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae) I. Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* 37: 387-403.
- Cherrett, J. M. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* 41: 647-660.

- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- Coley, P. D., J. P. Bryant, and F. S. Chapin. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Coley, P. D., and T. M. Aide. 1991. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. Pages 25-49 *in* P. W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes, and W. W. Benson, editors. *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley & Sons Inc., New York.
- Coley, P. D., and J. A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematic* 27: 305-335.
- Corrêa, M. M., P. S. D. Silva, R. Wirth, M. Tabarelli, and I. R. Leal. (in press) How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia*.
- Coutinho, L. M. 1984. Aspectos ecológicos da saúva no cerrado - A saúva, as queimadas e sua possível relação na ciclagem de nutrientes. *Boletim Zoológico* 8: 1-9.
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal plant interactions*. Blackwell Science, Oxford.
- Crawley, M. J. 1988. Herbivores and plant population dynamics. Pages 367-392 *in* A. J. Davy, M. J. Hutchings, and A. R. Watkinson, editors. *Plant population ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Currie, C. R. 2001. A community of ants, fungi, and bacteria: a multilateral approach to studying symbiosis. *Annual Review of Microbiology* 55: 357-380.
- Dalling, J. W., and R. Wirth. 1998. Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Journal of Tropical Ecology* 14: 705-710.
- Darrault, O. P. G. 2005. Efeito da fragmentação no controle *top-down* das formigas cortadeiras. MSc Dissertation. Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.

- Della Lucia, T. M. C., and M. S. Araújo. 1993. Fundação e estabelecimento de formigueiros. Pages 60-83 in T. M. C. Della Lucia, editor. *As formigas cortadeiras*. UFV, Viçosa.
- Diehl-Fleig, E., and M. E. Valim-Labres. 1993. Fungi isolated from leaf-cutting ants *Atta sexdens piriventris* and *Acromyrmex heyeri* (Hymenoptera-Formicidae): *Mucor* spp. effects on *Beauveria bassiana* entomopathogen. *Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science* 45: 142-144.
- Dirzo R., and J. L. Harper. 1980. Experimental studies on slug-plant interactions: II. The effect of grazing by slugs on high density monocultures of *Capsella bursa-pastoris* and *Poa annua*. *Journal of Tropical Ecology* 68: 999-1011.
- Dirzo, R., and J. L. Harper. 1982. Experimental studies on plant-slug interactions: IV. The performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* in the field. *Journal of Ecology* 70: 119-138.
- Dixon, A. F. G. 1966. The effect of population density and nutritive status of the host plant on the summer reproductive activity of the sycamore aphid, *Drepanosiphum plantanoides* (Schr.). *Journal of Animal Ecology* 35: 105-112.
- Ehrlén, J., and J. Van Groenendael. 2001. Storage and the delayed costs of reproduction in the understorey perennial *Lathyrus vernus*. *Journal of Ecology* 89: 237-246.
- Euler, M., and I. T. Baldwin. 1996. The chemistry of defense and apparency in the corollas of *Nicotiana attenuate*. *Oecologia* 107: 102-112.
- Falcão, P. F. 2004. Efeito da fragmentação florestal na diversidade de plantas cortadas pela formiga cortadeira *Atta cephalotes*. MSc Dissertation. Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.
- Farji-Brener, A. G., and J. F. Silva. 1995. Leaf-cutting ants and forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession? *Journal of Tropical Ecology* 11: 651-669.
- Farji-Brener, A. G., and A. E. Illes. 2000. Do leaf-cutting ant nests make “bottom-up” gaps in neotropical rain forest: a critical review of the evidence. *Ecology Letters* 3: 219-227.

- Farji-Brener, A. G. 2001. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Oikos* 92: 169-177.
- Feeny, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565-581.
- Fennah, R. G. 1950. Parasol ants, their life history and methods for their control. *Proceedings of the Agricultural Society of Trinidad* 50: 312-326.
- Forti, L. C., S. Silveira Neto, and V. Pereira-da-Silva. 1983. Dois métodos de avaliação de densidade populacional para operárias forrageiras de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 12: 195-211.
- Fowler H. G., and S. W. Robinson. 1979. Foraging by *Atta sexdens* (Formicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. *Ecological Entomology* 4: 239-247.
- Fowler, H. G. 1983. Distribution patterns of Paraguayan leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) (Formicidae: Attini). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 18: 121-138.
- Fowler, H. G., and B. L. Haines. 1983. Diversidad de espécies de hormigas cortadoras y termitas de túmulo en cuanto a la sucesion vegetal en praderas Paraguayas. Pages 187-201 in P. Jaisson, editor. *Social insects in the tropics. Proceedings of the first International Symposium organized by the International Union for the Study of Social Insects and the Sociedad Mexicana de Entomologia, Morelos, Mexico.*
- Fowler, H. G., M. I. Pagani, A. O. Silva, L. C. Forti, V. Pereira-da-Silva, and H. Vasconcelos. 1989. A pest is a pest is a pest? The dilemma of neotropical leaf-cutting ants: keystone taxa of natural ecosystems. *Environmental Managment* 13: 671-675.
- Fowler, H. G., L. C. Forti, and L. F. T. D. Romagnano. 1990. Methods for the evaluation of leaf-cutting ant harvest. Pages 228-241 in R. K. Van der Meer, K. Jaffe, and A. Cedenõ, editors. *Applied myrmecology - A world perspective.* Westview Press, Boulder, San Francisco.

- Gallo, D., O. Nakano, S. Silveira-Neto, R. P. L. Carvalho, G. C. Batista, E. Berti-Filho, J. R. P. Parra, R. A. Zucchi, S. B. Alves, and J. D. Vendramim. 1988. Manual de entomologia agrícola. Editora Agronômica Ceres LTDA, São Paulo.
- García M. B., and J. Ehrlén. 2002. Reproductive effort and herbivory timing in a perennial herb: fitness components at the individual and population levels. *American Journal of Botany* 89: 1295-1302.
- Garrettson, M., J. Stetzel, B. Halpern, J. Hearn, B. Lucey, and M. Mckone. 1998. Diversity and abundance of understory plants on active and abandoned nest of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in Costa Rica rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 14: 17-26.
- Goheen, J. R., F. Keesing, B. F. Allan, D. Ogada, and R. S. Ostfelds. 2004. Net effects of large mammals on *Acacia* seedling survival in an African savanna. *Ecology* 85: 1555-1561.
- Grman, E. L., and H. M. Alexander. 2005. Factors limiting fruit production in *Asclepias meadii* in Northeastern Kansas. *American Midland Naturalist* 153: 245-256.
- Haines, B. 1975. Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. Pages 99-111 in F. G. Golley, and E. Medina, editors. *Tropical ecological systems*. Springer Verlag, New York.
- Hanley, M. E., M. Fenner, and P. J. Edwards. 1995. The effect of seedling age on the likelihood of herbivory by the slug *Deroceras reticulatum*. *Functional Ecology* 9: 754-759.
- Hanley, M. E., M. Fenner, and P. J. Edwards. 1996. The effect of mollusc grazing on seedling recruitment in artificially created grassland gaps. *Oecologia* 106: 240-246.
- Hanley, M. E. 1998. Seedling herbivory, community composition and plant life history traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 191-205.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York.
- Hebling, M. J. A., O. C. Bueno, P. S. Maroti, F. C. Pagnocca, and O. A. Silva. 2000. Effects of leaves of *Ipomoea batatas* (Convolvulaceae) on nest development and on respiratory

- metabolism of leaf-cutting ants *Atta sexdens* L. (Hym., Formicidae). *Journal of Applied Entomology* 124: 249-252.
- Herrera, C. M., A. M. Sánchez-Lafuente, M. Medrano, J. Guitián, X. Cerdá, and P. Rey. 2001. Geographical variation in autonomous self-pollination levels unrelated to pollinator service in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 88: 1025-1032.
- Hervey, A., and M. S. R. Nair. 1979. Antibiotic metabolite of a fungus cultivated by gardening ants. *Mycologia* 71: 1064-1066.
- Hinkle, G., J. K. Wetterer, T. R. Schultz, and M. L. Sogin. 1994. Phylogeny of the Attine ant fungi based on analysis of small subunit ribosomal RNA gene sequences. *Science* 266: 1695-1697.
- Hochwender C. G., V. L. Sork, and R. J. Marquis. 2003. Fitness consequences of herbivory on *Quercus alba*. *American Midland Naturalist* 150: 246-253.
- Hölldobler, B., and E. O. Wilson. 1990. *The ants*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- Howard, J. J. 1987. Leaf-cutting ant diet selection: the role of nutrients, water, and secondary chemistry. *Ecology* 67: 503-515.
- Howard, J. J., J. Cazin Jr., and D. F. Wiemer. 1988. Toxicity of terpenoid deterrents to the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* and its mutualistic fungus. *Journal of Chemical Ecology* 14: 59-69.
- Howard, J. J. 2001. Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 348-356.
- Hubbell, S. P., J. J. Howard, and D. F. Wiemer 1984. Chemical leaf repellency to an Attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. *Ecology* 65: 1067-1076.
- Hulme, P. E. 1994. Seedling herbivory in grassland: relative impact of vertebrate and invertebrate herbivores. *Journal of Ecology* 82: 873-880.

- Hulme, P. E. 1996. Herbivory, plant regeneration and species coexistence. *Journal of Ecology* 84: 609-615.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477-503.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113: 81-101.
- Jaffe, K., and E. Vilela. 1989. On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary rainforest. *Biotropica* 21: 234-236.
- Karban, R., and S. Y. Strauss. 1993. Effects of herbivores on growth and reproduction of their perennial host, *Erigeron glaucus*. *Ecology* 74: 39-46.
- Kaspari, M. 1993. Removal of seeds from Neotropical frugivore droppings: ant responses to seed number. *Oecologia* 95: 81-88.
- Klingenberg, C., and C. R. F. Brandão. 2009. Revision of the fungus-growing ant genera *Mycetophylax* Emery and *Paramycetophylax* Kusnezov rev. stat., and description of *Kalathomyrmex* n. gen. (Formicidae: Myrmicinae: Attini). *Zootaxa* 2042: 1-31.
- Krupnick, G. A., and A. E. Weis. 1999. The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology* 80: 135-149.
- Krupnick, G. A., A. E. Weis, and D. R. Campbell. 1999. The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. *Ecology* 80: 125-134.
- Laurance, W. F., L. V Ferreira, J. M. Rankin-de-Merona, and S. G. Laurance. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79: 2032-2040.
- Leal, I. R., and P. S. Oliveira. 1998. Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in cerrado vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica* 30: 170-178.

- Leal, I. R., and P. S. Oliveira. 2000. Foraging ecology of Attine ants in a Neotropical savanna: seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil. *Insects Sociiaux* 47: 376-382.
- Lee, T. D., and F. A. Bazzaz. 1982. Regulation of fruit and seed production in an annual legume, *Cassia fasciculata*. *Ecology* 63: 1363-1373.
- Lehtilä, K., and S. Y. Strauss. 1997. Leaf damage by herbivores affects attractiveness to pollinators in wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 111: 396-403.
- Lehtilä, K., and S. Y. Strauss. 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 80: 116-124.
- Lopez, E., and S. Orduz. 2003. *Metarhizium anisopliae* e *Trichoderma viride* for control of nests of the fungus-growing ant, *Atta cephalotes*. *Biological Control* 27: 194-200.
- Marquis, R. J. 1984. Leaf herbivory decreases fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537-539.
- Marquis, R. J. 1992. The selective impact of herbivores. Pages 301-325 in R. S. Fritz, and E. L. Simms, editors. *Plant resistance to herbivores and pathogens - Ecology, evolution and genetics*. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Meyer, S. T. 2008. Ecosystem engineering in fragmented forests: edge-mediated hyper-abundance of leaf-cutting ants and resulting impacts on forest structure, microclimate and regeneration. PhD Dissertation. Universität Kaiserslautern. Kaiserslautern, Germany.
- Meyer, S. T., I. R. Leal, and R. Wirth. 2009. Persisting hyper-abundance of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) at the edge of an old Atlantic Forest fragment. *Biotropica* 41: 1-6.
- Mothershead, K., and R. J. Marquis. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81: 30-40.
- Moutinho, P., D. C. Nepstad, and E. D. Davidson. 2003. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. *Ecology* 84: 1265-1276.

- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Nichols-Orians, C. 1991. Differential effects of condensed and hydrolyzable tannin on polyphenol oxidase activity of attine symbiotic fungus. *Journal of Chemical Ecology* 17: 1811-1819.
- Oliveira, M. A., A. S. Grillo, and M. Tabarelli. 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38: 389-394.
- Perfecto, I., and J. Van der Meer. 1993. Distribution and turnover rate of a population of *Atta cephalotes* in a tropical rain forest in Costa Rica. *Biotropica* 25: 316-321.
- Pizo, M. A., and P. S. Oliveira. 1998. Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of Southeast Brazil. *American Journal of Botany* 85: 669-674.
- Poveda, K., I. Steffan-Dewenter, S. Scheu, and T. Tschamtkke. 2005. Floral trait expression and plant fitness in response to below and aboveground plant-animal interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7: 77-83.
- Pyke, G. H., H. R. Pulliam, and E. L. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52: 137-154.
- Quesada, M., K. Bollman, and A. G. Stephenson. 1995. Leaf damage decreases pollen production and hinders pollen performance in *Cucurbita texana*. *Ecology* 76: 437-443.
- Rao, M. 2000. Variation in leaf-cutter ant (*Atta* sp.) densities in forest isolates: the potential role of predation. *Journal of Tropical Ecology* 16: 209-225.
- Rockwood, L. L. 1975. The effects of seasonality on foraging in two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* 7: 176-193.
- Rockwood, L. L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology* 57: 48-61.

- Rockwood, L. L. 1977. Foraging patterns and plant selection in Costa Rican leaf-cutting ants. *Journal of the New York Entomological Society* 85: 222-233.
- Rockwood, L. L., and S. P. Hubbell. 1987. Host plant selection, diet, diversity, and optimal foraging in a tropical leaf-cutting ant. *Oecologia* 131: 319-324.
- Rosenthal, J. P., and P. M. Kotanen. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 145-148.
- Sales, F. J. M. 1998. Saúvas: comportamento, domesticação e aleloquímicos. *EdiAtta*, Fortaleza.
- Schultz, T. R., and S. G. Brady. 2008. Major evolutionary transitions in ant agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 5435-5440.
- Shepherd, J. D. 1985. Adjusting foraging effort to resources in adjacent colonies of the leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Biotropica* 17: 245-252.
- Silva, P. S. D., I. R. Leal, R. Wirth, and M. Tabarelli. 2007. Harvesting of *Protium heptaphyllum* Aublet (March.) seeds (Burseraceae) by the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. promotes seed aggregation and seedling mortality. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 553-560.
- Siqueira, C. G., M. Bacci Jr., F. C. Pagnocca, O. C. Bueno, and M. J. A. Hebling. 1998. Metabolism of plant polysaccharides by *Leucoagaricus gongylophorus*, the symbiotic fungus of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. *Applied and Environmental Microbiology* 64: 4820-4822.
- Stephenson, A. G. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Ecology* 61: 57-64.
- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279.
- Strauss, S. 1991. Direct, indirect and cumulative effects of three native herbivores on a shared host plant. *Ecology* 72: 543-558.

- Strauss, S., J. K. Conner, and S. L. Rush. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness: implications for male and female plant fitness. *American Naturalist* 147: 1098-1107.
- Strauss, S. 1997. Floral characters link herbivores, pollinators and plant fitness. *Ecology* 78: 1640-1645.
- Suárez, L. H., W. L. Gonzáles, and E. Gianoli. 2009. Foliar damage modifies floral attractiveness to pollinators in *Alstroemeria exerens*. *Evolutionary Ecology* 23: 545-555
- Terborgh, J. 1990. Seed and fruit dispersal – Commentary. Pages 181-190 in K. S. Bawa, and M. Hadley, editors. *Reproductive ecology of tropical forest plants*. UNESCO and The Parthenon Publishing Group, Paris.
- Urbas, P. 2005. Effects of forest fragmentation on bottom-up control in leaf-cutting ants. PhD Dissertation. Universität Kaiserslautern. Kaiserslautern, Germany.
- Urbas, P., M. V. Araujo Jr., I. R. Leal, and R. Wirth. 2007. Cutting more from cut forests – edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants. *Biotropica* 39: 489-495.
- Varela, R. O., and T. C. Perera. 2003. Dispersal of *Schinus fasciculatus* seeds by the leaf-cutting ant *Acromyrmex striatus* in a shrubland of the dry Chaco, Argentina. *Journal of Tropical Ecology* 19: 91-94.
- Vasconcelos, H. L. 1988. Distribution of *Atta* (Hymenoptera – Formicidae) in “Terra-Firme” rain forest of Central Amazonia: density, species composition and preliminary results on effects of forests fragmentation. *Acta Amazonica* 18: 309-315.
- Vasconcelos, H. L. 1990. Foraging activity of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in a primary forest of the central Amazon. *Insects Sociaux* 37: 131-145.
- Vasconcelos, H. L., and H. G. Fowler. 1990. Foraging and fungal substrate selection by leaf-cutting ants. Pages 411-419 in R. Van der Meer, K. Jaffe, and A. Cedenõ, editors. *Applied myrmecology - A world perspective*. Westview Press, Boulder, San Francisco, & Oxford,

- Vasconcelos, H. L., and J. M. Cherrett. 1995. Changes in leaf-cutting ant populations (Formicidae: Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 30: 107-113.
- Vasconcelos, H. L., and J. M. Cherrett. 1997. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in Central Amazonia - Effects of herbivory on tree seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology* 13: 357-370.
- Wiens, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems and reproductive success in plants. *Oecologia* 64: 47-53.
- Wilkinson, D. M. 1999. Ants, agriculture and antibiotics. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 459-460.
- Willson, M. F., and P. W. Price. 1977. The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). *Evolution* 31: 495-511.
- Wirth, R., W. Beyschlag, R. J. Ryel, and B. Holldobler. 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in panama. *Journal of Tropical Ecology* 13: 741-757.
- Wirth, R, H. Herz, R. Ryel, W. Beyschlag, and B. Hölldobler. 2003. Herbivory of leaf-cutting ants - A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. Springer, Berlin Heidelberg.
- Wirth, R., S. T. Meyer, W. R. Almeida, M. V. Araujo, V. S. Barbosa, and I. R. Leal. 2007. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology* 23: 501-505.
- Wirth, R., S. T. Meyer, I. R. Leal, and M. Tabarelli. 2008. Plant-herbivore interactions at the forest edge. *Progress in Botany* 68: 423-448.

CAPÍTULO I

Manuscrito a ser submetido para a revista BIOTROPICA.

Barbosa, Wirth e Leal

Herbivoria por Formigas Cortadeiras na Floresta Atlântica

Influência da Herbivoria por Formigas Cortadeiras na Produção de Estruturas Reprodutivas de Espécies Arbustivo-Arbóreas de Floresta Atlântica

Veralucia S. Barbosa¹, Rainer Wirth², Inara R. Leal^{1,3*}

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

² Department of Plant Ecology and Systematics, University of Kaiserslautern, P.O. Box 3049, 67663, Kaiserslautern, Germany.

³ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, 50670-901, Recife, Pernambuco, Brasil.

*Autor para correspondência: irleal@ufpe.br

Recebido _____; Revisão aceita _____ .

RESUMO

As formigas cortadeiras (*leaf-cutting ants*-LCA) consomem anualmente centenas de quilogramas de folhas por colônia. Sabendo que a herbivoria foliar diminui a disponibilidade de recursos para as funções vegetativas e reprodutivas, o objetivo deste estudo foi avaliar a influência da herbivoria das LCA na produção de estruturas reprodutivas e, conseqüentemente, no sucesso reprodutivo, de espécies arbustivo-arbóreas de bordas e sub-bosques de floresta Atlântica. O estudo foi realizado entre agosto de 2005 e agosto de 2008, na RPPN Frei Caneca, uma área de aproximadamente 630 ha, localizada no município de Jaqueira, zona da mata sul de Pernambuco. O sucesso reprodutivo foi estimado comparando-se, entre indivíduos cortados e não cortados pelas LCA, o número total de botões florais e as razões flor/botão, fruto/flor e semente/fruto de cinco inflorescências/indivíduo. Além disso, o tamanho e o peso de sementes foram quantificados para dez sementes/indivíduo. O número de botões florais foi maior para indivíduos não cortados ($122,6 \pm 53,53$, média $\pm$ DP) de *Lacistema robustum*, que produziram quase duas vezes mais flores por inflorescências que indivíduos cortados ($61,6 \pm 26,32$) pelas formigas. Uma maior razão flor/botão foi observada em indivíduos não cortados de *Leandra rufescens* ($67,16 \pm 22,24$) e *Psychotria racemosa* ($72,53 \pm 33,36$), os quais apresentaram, respectivamente, 16% e 26% mais botões que se transformaram em flores que indivíduos não cortados ($55,96 \pm 20,01$ – *L. rufescens*; $53,45 \pm 38,33$ – *P. racemosa*). Para a razão fruto/flor, indivíduos não cortados de *L. robustum*, *Psychotria platypoda* e *Vismia guianensis* apresentaram maiores valores que indivíduos cortados. Para a razão semente/fruto, indivíduos não cortados de *Miconia nervosa* apresentaram 14,06% mais sementes por fruto que indivíduos cortados ($527,54 \pm 107,53$ vs. $453,33 \pm 124,03$, indivíduos não cortados vs. cortados). Apenas os indivíduos de *Psychotria deflexa* responderam à influência das LCA com diferenças no tamanho ($3,13 \pm 0,19$ mm vs. $3,00 \pm 0,19$ mm) e peso ($0,56 \pm 0,05$ mg vs. $0,52 \pm 0,06$ mg) das sementes, os quais foram maiores para indivíduos não cortados. Os resultados corroboram a hipótese de que os efeitos das LCA sobre a produção de estruturas reprodutivas de espécies vegetais são potencialmente negativos, provavelmente porque indivíduos cortados vão alocar mais energia para repor os tecidos perdidos em detrimento da energia para reprodução.

Palavras-chave: Attini; biologia reprodutiva; formigas cortadeiras; herbívoros; produção de flores; produção de frutos.

INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS E HERBÍVOROS SÃO CONSIDERADAS UM DOS PROCESSOS CHAVE PARA O FUNCIONAMENTO DOS ECOSISTEMAS (Wirth *et al.* 2008). Os herbívoros têm um forte impacto negativo na biomassa das plantas, sendo responsáveis pela redução de seu crescimento (Rosenthal & Kotanen 1994, Maron & Kauffman 2006), sobrevivência (Louda & Rodman 1996, Maron 2001, Wirth *et al.* 2008), habilidade competitiva (Coley & Barone 1996) e sucesso reprodutivo (Brown 1985, Krupnick *et al.* 1999). Como consequência, os herbívoros afetam grandemente a estrutura das comunidades de plantas (Coley & Barone 1996, Hulme 1996) e propriedades no nível de ecossistemas como produtividade primária, diversidade de teias tróficas e ciclos dos nutrientes (Crawley 1983).

Os efeitos dos herbívoros nas plantas podem variar dependendo do tipo de material removido (Harper 1977, Dirzo & Harper 1980). A herbivoria de estruturas reprodutivas e de partes vegetativas aéreas tem diferentes efeitos na disponibilidade de recursos para o desenvolvimento de flores, frutos e sementes (Krupnick *et al.* 1999). A herbivoria de flores, por exemplo, pode reduzir diretamente o número de gametas e a quantidade e qualidade das recompensas florais, e afetar indiretamente o padrão de visita dos polinizadores, influenciando uma resposta reprodutiva da planta (Krupnick & Weis 1999, Krupnick *et al.* 1999). A herbivoria de estruturas vegetativas aéreas (especialmente folhas), por reduzir diretamente a área fotossintética da planta (Strauss 1991, Maron & Marquis 1992), diminui o padrão de assimilação de energia pela planta e a consequente disponibilidade de recursos para as diferentes funções vegetativas e reprodutivas (Ehrlén & Groenendael 2001, Garcia & Ehrlén 2002). Uma vez que o crescimento (Kulman 1971) e a reprodução (Rockwood 1973) são em sua grande parte funções da área foliar, a alocação de recursos para repor a perda de tecidos foliares terá um custo reprodutivo (Hendrix 1988, Obeso 1993, Canto *et al.* 2004) devido a um desequilíbrio entre demanda reprodutiva e disponibilidade de energia da planta (Stephenson 1980, Grman & Alexander 2005). De fato, são vários os estudos que mostram como a herbivoria foliar pode afetar a expressão de traços reprodutivos. Plantas que sofrem danos foliares apresentam corolas e pétalas menores (Strauss *et al.* 1996, Lehtilä & Strauss 1997, 1999, Mothershead & Marquis 2000), menor sincronização no florescimento (Karban & Strauss 1993) e redução na concentração de compostos químicos atrativos da corola (Euler & Baldwin 1996). Estas alterações implicam em mudanças no comportamento dos polinizadores (Strauss *et al.* 1996, Lehtilä & Strauss 1997, Strauss 1997, Herrera *et al.* 2001, Suárez *et al.* 2009) e em menor produção de frutos (Stephenson 1981, Lee & Bazzaz 1982, Hochwender *et al.* 2003) e sementes (Crawley 1983, Poveda *et al.* 2005a).

Conhecidas por sua capacidade de utilizar um grande número de espécies vegetais, incluindo mais de 50% da flora local (Vasconcelos & Fowler 1990), as formigas cortadeiras (*leaf-cutting ants*-LCA; subfamília Myrmicinae, tribo Attini, gêneros *Atta* e *Acromyrmex*) são consideradas os herbívoros generalistas dominantes dos ecossistemas tropicais, consumindo, anualmente, centenas de quilogramas de folhas por colônia (Cherrett 1968, Fowler *et al.* 1990, Wirth *et al.* 1997, Farji-Brener 2001). Essa remoção altera, entre outros fatores, o regime de entrada de luz no sub-bosque da floresta e modifica aspectos importantes para a estrutura florestal, como temperatura e umidade (Wirth *et al.* 2003, Meyer 2008, Corrêa *et al.* in press), afetando desde populações de plantas individuais até o ecossistema como um todo. Ao nível populacional, esses organismos afetam o sucesso reprodutivo de indivíduos através da dispersão e/ou predação de sementes (Leal & Oliveira 1998, 2000), o que influencia na regeneração de muitas espécies de plantas. Mas, apesar de explorar uma ampla faixa de espécies vegetais (Forti *et al.* 1983), as LCA apresentam coleta preferencial por espécies pioneiras arbóreas e arbustivas, características de estágios sucessionais recentes (Cherrett 1972, Quinlan & Cherret 1979, Farji-Brener 2001, Wirth *et al.* 2003) e coletam principalmente folhas (Cherrett 1972, Hölldobler & Wilson 1990, Vasconcelos & Cherrett 1997, Falcão 2004), as quais podem corresponder a 96,8% do material coletado em detrimento de flores (12,7%), frutos (6,3%) e outras partes (3,9%, *i.e.* estípulas e galhos; Wirth *et al.* 2003).

Considerando a grande amplitude da herbivoria por LCA, que pode corresponder a aproximadamente 36% da produtividade primária de bordas de floresta (Urbas *et al.* 2007, Meyer *et al.* 2009), e sabendo que as plantas fortemente herbivoradas precisam alocar mais de sua energia total para reposição dos tecidos perdidos, comprometendo os recursos que outrora seriam alocados para a reprodução, acreditamos que a remoção foliar por LCA afete de forma negativa a reprodução de espécies vegetais amplamente forrageadas. Dessa forma, este trabalho teve como objetivo avaliar a influência da atividade das LCA no sucesso reprodutivo de indivíduos adultos, expresso pela produção de botões florais, flores, frutos e sementes, bem como pelo tamanho e peso de sementes de espécies arbustivo-arbóreas frequentemente utilizadas pelas LCA em floresta Atlântica nordestina.

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO. – Os estudos de campo foram realizados na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Frei Caneca, localizada entre os municípios de Jaqueira e Lagoa dos Gatos, zona da mata sul de Pernambuco (08°42'37"S e 35°50'01"W) (Fig. 1). A área da reserva totaliza 630,42 ha (Siqueira-Filho 2003). O clima é tropical quente e úmido, com temperatura média anual de 22-24°C e precipitação média anual de 1332 mm, com sete meses de estação chuvosa (de março a setembro) e cinco meses de estação seca (de outubro a fevereiro) (IBGE 1985).

A RPPN Frei Caneca está inserida no planalto da Borborema. Nesta região o relevo é montanhoso e acidentado com predominância de granitos (IBGE 1985). Os solos mais comuns são Podzólicos vermelho-eutrófico com pouca influência do Podzólico vermelho-amarelo distrófico (IBGE 1992). A vegetação é classificada como floresta estacional semidecidual Montana (500-750m de altitude) (Velloso *et al.* 1991) com predominância de espécies arbóreas (30-40m de altura) de Bombacaceae, Fabaceae e Nyctaginaceae, e muitas epífitas, especialmente das famílias Araceae, Bromeliaceae, Orchidaceae e Polypodiaceae (Siqueira-Filho 2003).

Também conhecida como Serra do Urubu, a RPPN Frei Caneca é uma das 25 áreas de extrema importância biológica apontada no workshop de “Ações e áreas prioritárias para a conservação da Biodiversidade em Pernambuco” (Pernambuco 2002), em razão da expressiva riqueza de alguns grupos biológicos endêmicos e ameaçados de extinção como aves (205 spp.; Roda 2002), anfíbios (23 spp.; Santos & Carnaval 2002), bromélias (35 spp.; Siqueira-Filho & Leme 2000) e pteridófitas (127 spp.; Lopes 2003).

ESPÉCIES ESTUDADAS. – As LCA do gênero *Atta* são endêmicas do Novo Mundo (Schoereder & Coutinho 1990) e acham-se distribuídas nos mais diversificados ecossistemas da América do Norte, Central e do Sul (Diehl-Fleig 1997). Na área de estudo, ocorrem duas espécies de *Atta*, *A. cephalotes* e *A. sexdens* (Corrêa *et al.* 2005), que diferem bastante quanto aos aspectos comportamentais de construção de ninhos e preferência de habitats. *A. cephalotes* constrói ninhos compactos que podem ser facilmente delimitados e *A. sexdens* constrói ninhos amplamente dispersos e com galerias subterrâneas de forrageamento (Vasconcelos 1990). Além disso, enquanto *A. sexdens* prefere habitats perturbados e abertos, *A. cephalotes*, conhecida como “espécie florestal” (“woodland species”; *sensu* Rockwood 1973), é comumente encontrada em florestas maduras ou em estágios avançados de sucessão (Corrêa *et al.* 2005, Wirth *et al.* 2007).

A influência das LCA sobre o sucesso reprodutivo foi investigada para sete espécies arbustivo-arbóreas típicas de bordas e sub-bosques da floresta Atlântica nordestina (Grillo *et al.* 2006) e freqüentemente utilizadas pelas LCA (Falcão 2004): *Lacistema robustum* Schnizl (20 indivíduos) – Lacistemaceae; *Leandra rufescens* (DC.) Cogn. (50 indivíduos), *Miconia nervosa* (SW.) Triana (64 indivíduos) – Melastomataceae; *Psychotria deflexa* DC. (40 indivíduos), *Psychotria platypoda* DC. (56 indivíduos), *Psychotria racemosa* Rich. (42 indivíduos) – Rubiaceae e *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy (40 indivíduos) – Clusiaceae. As exsicatas das espécies identificadas encontram-se depositadas no herbário UFP (N^{os} 45.290, 45.291, 45.292, 45.293, 45.294, 45.295, 45.296, 45.297, 45.298, 45.299, 45.300, 45.301, 45.302, 45.307, 45.308, 45.309, 45.311, 45.312, 45.313, 45.314, 45.315).

DESENHO EXPERIMENTAL. – Em agosto de 2005, para cada espécie de planta estudada, foram selecionados indivíduos cortados e não cortados pelas formigas. Esta seleção foi feita através do padrão de dano foliar único e facilmente reconhecível causado pelas LCA (Barrer & Cherrett 1972). Para tal, foi medida a porcentagem de herbivoria por formigas em 10 galhos escolhidos aleatoriamente e a porcentagem média de cada planta foi enquadrada nas categorias de 0-25%, 25-50%, 50-75% e 75-100% de dano. Plantas que se enquadraram na categoria de 0-25% corresponderam aos indivíduos não cortados, e aquelas que apresentavam de 50-100% de dano foliar foram classificadas como cortadas. Para garantir uma maior segurança na distinção entre indivíduos cortados e não cortados, as plantas que apresentavam uma porcentagem de herbivoria variando de 25-50% foram descartadas. Além desse parâmetro, também foi considerada a presença de trilhas de forrageamento nas proximidades das plantas focais. Para os indivíduos não cortados a exigência foi de uma distância mínima de 1,5 m entre a planta focal e as trilhas de forrageamento, e para os indivíduos cortados o critério foi de que as trilhas de forrageamento, quando não chegassem até planta focal, distassem desta no máximo 1 m.

A seleção dos indivíduos foi feita de modo pareado padronizando-se as características biológicas das plantas (*i.e.*, altura, arquitetura e fenologia da planta) e ambientais (*i.e.*, distância em relação à borda - que variou de 0,5 m a 5,0 m). A distância entre os indivíduos do par variou de 0,5 m a 3,0 m. Para evitar futuros ataques por parte das formigas, para todos os pares experimentais, o indivíduo não cortado recebeu uma camada de resina (*tangle-foot*) na base de seu caule e teve uma pequena área no seu entorno limpa durante todo o experimento (Vasconcelos & Cherrett 1997). O outro indivíduo do par (indivíduo cortado)

permaneceu com livre acesso das formigas. Para garantir a efetividade da exclusão das formigas, a resina dos indivíduos não cortados foi reaplicada a cada 30 dias.

A herbivoria por outros herbívoros não foi considerada na distinção e definição dos pares experimentais (indivíduos cortados e não cortados). No entanto, três anos após o estabelecimento dos pares experimentais foi realizado um censo, onde foi verificado que tanto a diversidade de insetos herbívoros mastigadores e sugadores, quanto a proporção de área foliar removida por estes herbívoros não diferiram entre os tratamentos (Barbosa *et al.*, dados não publicados).

AValiação DA PRODUÇÃO DE ESTRUTURAS REPRODUTIVAS DAS ESPÉCIES ESTUDADAS. – A avaliação do sucesso reprodutivo das espécies selecionadas foi iniciada um ano após a marcação dos pares experimentais e isolamento dos indivíduos não cortados (agosto de 2006). Para tal, inflorescências com botões florais em pré-antese foram marcadas e monitoradas mensalmente (Kiill & Drumond 2001), por um período de dois anos, sob condições naturais, até o desenvolvimento de frutos maduros. O sucesso reprodutivo foi estimado comparando-se (1) o número total de botões florais de cinco inflorescências por indivíduo para todas as espécies, exceto *L. robustum*, em que foi usado o número total de inflorescências por 100 cm de caule; (2) o percentual de botões que se transformou em flores (razão flor/botão) e (3) de flores que se transformou em frutos (razão fruto/flor). Além disso, foi quantificado o número de sementes por fruto (razão semente/fruto), sendo usados cinco frutos, selecionados aleatoriamente, de cada indivíduo de cada espécie. Por fim, foi medido o tamanho e o peso das sementes. Para o tamanho, foram usadas 10 sementes de cada indivíduo de cada espécie estudada, as quais foram medidas com paquímetro digital para a maioria das espécies, exceto *L. rufescens* e *M. nervosa* em que o tamanho das sementes foi estimado através do programa UTHSCSA Image Tool (Wilcox *et al.* 1995). O peso das sementes foi quantificado para *P. deflexa* (30 sementes), *P. platypoda* (20), *P. racemosa* (50) e *V. guianensis* (100). Para isso, foram coletados frutos de todos os indivíduos cortados e não cortados e as sementes, sorteadas separadamente por tratamento (*i.e.* cortado e não cortado).

ANÁLISE ESTATÍSTICA. – As diferenças, para cada espécie estudada, no número de botões florais/inflorescência ou inflorescências/100 cm de caule, nas razões flor/botão, fruto/flor, semente/fruto, e no tamanho e peso de sementes entre os pares experimentais (indivíduos cortados e não cortados), foram comparadas pelo Teste t pareado ou Wilcoxon, dependendo da normalidade dos dados (Sokal & Rohlf 1995). A normalidade foi testada através do teste

Kolmogorov-Smirnov, aderência: Lilliefors (Sokal & Rohlf 1995). Todas as análises foram conduzidas no programa BioEstat 5.0 (Ayres *et al.* 2007).

RESULTADOS

O sucesso reprodutivo estimado através do número total de botões florais foi maior para indivíduos não cortados de *L. robustum*, os quais produziram quase 50% mais inflorescências por caule que indivíduos cortados pelas formigas (Tabela 1).

Uma maior razão flor/botão foi observada em indivíduos não cortados de *L. rufescens* ($67,16 \pm 22,24$, média $\pm$ DP) e *P. racemosa* ($72,53 \pm 33,36$), os quais apresentaram, respectivamente, 16% e 26% mais botões que se transformaram em flores que indivíduos não cortados ($55,96 \pm 20,01$ – *L. rufescens*; $53,45 \pm 38,33$ – *P. racemosa*; Tabela 1).

A razão fruto/flor-inflorescência foi o parâmetro de sucesso reprodutivo mais influenciado pela atividade das formigas, uma vez que as diferenças entre os pares experimentais (indivíduos cortados e não cortados) foram observadas para os dois anos de avaliação e para três das sete espécies estudadas: *L. robustum*, *P. platypoda* e *V. guianensis*; para todas essas espécies, indivíduos não cortados apresentaram maior razão fruto/flor que indivíduos cortados (Tabela 1).

Para a razão semente/fruto, indivíduos não cortados de *M. nervosa* apresentaram em média 14% mais sementes por fruto que indivíduos cortados (527,54 vs. 453,33, média para indivíduos não cortados e cortados, respectivamente; Tabela 1).

Apenas *P. deflexa* respondeu à influência das LCA com diferenças no tamanho (3,13 mm vs. 3,00 mm) e peso (0,56 vs. 0,52 mg) das sementes, sendo estas significativamente maiores para indivíduos não cortados (Tabela 1).

DISCUSSÃO

Este foi o primeiro estudo a investigar a influência das LCA sobre o sucesso reprodutivo de espécies vegetais. Os resultados indicam um efeito negativo da herbivoria destas formigas sobre as plantas cortadas, uma vez que, para todas as espécies estudadas, pelo menos um dos parâmetros de sucesso reprodutivo avaliado foi reduzido. Dada a importância das folhas como suporte estrutural e fisiológico para os tecidos reprodutivos (Haukioja 1991, Ruohomäki *et al.* 1997, Honkanen & Haukioja 1998), os danos foliares, por diminuir o padrão de assimilação de energia e a conseqüente disponibilidade de recursos, provocam um

desequilíbrio entre demanda reprodutiva e disponibilidade de energia da planta (Stephenson 1980). Logo, acreditamos que o principal mecanismo responsável pela redução da produção de estruturas reprodutivas pelas plantas foi provavelmente a maior alocação de energia para repor os tecidos perdidos com a conseqüente diminuição de energia para a reprodução.

A importância da herbivoria foliar reduzindo a área fotossintética e modificando os traços florais tem sido citada por estudos anteriores (Quesada *et al.* 1995, Strauss *et al.* 1996, Crawley 1997, Lehtilä & Strauss 1997). As plantas distribuem os produtos finais da fotossíntese para a produção de novas folhas em detrimento de flores (Poveda *et al.* 2005 a, b). Isto pode ter acontecido com algumas espécies deste estudo, que, sob influência das LCA, apresentaram um menor número de botões florais (*L. robustum*) e uma menor razão flor/botão (*L. rufescens* e *P. racemosa*). Uma vez que o aborto de flores depende fortemente dos recursos disponíveis (Stephenson 1981, Poveda *et al.* 2003), estas espécies podem ter compensado os danos causados pela herbivoria foliar com produção de mais folhas e o conseqüente aborto de flores (Poveda *et al.* 2005b). Resultados semelhantes, porém para herbivoria por outros grupos de herbívoros que não as LCA, foram encontrados por Suárez *et al.* (2009), ao verificar que a herbivoria foliar por *Psychidae* e *Pieridae* (Lepidoptera) em *Alstroemeria exerens* (Alstroemeriaceae) causou redução no número de flores. Da mesma forma, Wong *et al.* (1990), comparando níveis de herbivoria em *Quararibea asterolepis* (Bombacaceae), constataram que plantas pesadamente desfolhadas produziram significativamente menos flores que aquelas com baixa porcentagem de herbivoria. E Brown *et al.* (1987), estudando a influência da exclusão de herbívoros em *Vicia sativa* e *V. hirsuta*, verificaram que plantas que tiveram os herbívoros excluídos produziram mais flores.

A porcentagem de frutos que amadurecem é dependente de fatores extrínsecos, tais como condições ambientais, e da habilidade da planta-mãe de prover os recursos necessários para o seu crescimento e desenvolvimento (Stephenson 1981). Entretanto, a maioria dos abortos de frutos não danificados é uma resposta à limitação de recursos, sendo as evidências para tal provenientes de estudos relacionando número de frutos, área foliar e enriquecimento de recursos, os quais mostraram que o número de frutos está negativamente relacionado com a área foliar removida (Stephenson 1981, Lee & Bazzaz 1982, Hochwender *et al.* 2003). Segundo Stephenson (1980), a energia necessária para produção e maturação de frutos de *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae) vem principalmente das folhas e a herbivoria foliar de *C. speciosa* por *Ceratomia catalpae* (Sphingidae) é uma pressão ambiental que causa desequilíbrio entre as demandas para o desenvolvimento de frutos e a disponibilidade de energia. Além deste, Lehtilä & Strauss (1999), verificaram que danos foliares causados por

Pieris rapae (Pieridae, Lepidoptera) reduziram o número de frutos produzidos por *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). Resultados semelhantes foram encontrados por Hochwender *et al.* (2003), que constataram um nível de aborto de frutos significativamente correlacionado com o dano da área foliar, onde um aumento de 10-20% no dano foliar aumentou o aborto de frutos em até 75% em *Quercus alba* (Fagaceae). Trabalhando com o mesmo gênero, Crawley (1985) verificou que a produção de frutos de *Quercus robur* aumentou mais que o dobro quando a herbivoria foliar foi reduzida de 12% para 8%. Portanto, diante de tantos resultados relacionando a produção de frutos com a remoção de área foliar e sabendo da imensa capacidade das LCA de removerem folhas, é razoável concluir, mesmo não quantificando a porcentagem de área foliar removida pelas formigas, que a menor produção de frutos apresentada pelos indivíduos de *L. robustum*, *P. platypoda* e *V. guianensis* sob influência das formigas pode ser interpretada como uma resposta à menor disponibilidade de recursos pelas plantas.

A produção de sementes tem sido usada como uma estimativa do sucesso reprodutivo total da planta (Strauss & Armbruster 1997, Strauss & Agrawal 1999, Herrera *et al.* 2002). Ela é determinada pelo padrão de polinização e padrão de aborto de flores e frutos (Stephenson 1981, Crawley 1983, Poveda *et al.* 2005a). Entretanto, sob limitação de recursos, o número de sementes pode ser afetado mesmo quando não há aborto de flores e frutos, ou influência no padrão de visitação dos polinizadores (Stephenson 1981). Neste caso, a quantidade de nutrientes disponível na planta será responsável pela produção de sementes (Poveda *et al.* 2005a), onde os recursos limitados deverão ser repartidos influenciando o número e o peso das sementes (Primack 1987), o que afetará a dispersão, germinação e/ou estabelecimento de plântulas (Stephenson 1981). Os resultados encontrados neste estudo ratificam trabalhos anteriores relacionando produção de sementes e recursos disponíveis na planta, uma vez que as espécies que responderam ao forrageamento das LCA reduzindo o número (*i.e.*, *M. nervosa*), e o tamanho e peso (*i.e.*, *P. deflexa*) das sementes produzidas, não apresentaram diferenças nas outras medidas de sucesso reprodutivo avaliadas. Isso significa que, para estas espécies, não houve redução da produção de flores e frutos, mas a reposição de tecidos perdidos para a herbivoria de LCA acabou por reduzir a quantidade de recursos destinados para a produção de sementes. A influência das formigas, porém, não afetou os parâmetros relacionados a sementes para a maioria das espécies estudadas. Isto pode ser justificado pelo fato dos módulos florais serem menos dispendiosos em termos de energia que os vários lipídios e proteínas necessários para a produção de sementes (Lee & Bazzaz 1982,

Wiens 1984). Então, para estas espécies, deve ter sido mais vantajoso produzir excesso de flores e frutos para serem, em parte, perdidos que alocar energia para a produção de sementes.

Além de folhas, as LCA também coletam flores e frutos, embora em pequenas proporções (Shepherd 1985, Wirth *et al.* 2003, Falcão 2004). Desse modo, não descartamos a possibilidade de uma pequena influência das formigas no sucesso reprodutivo das espécies estudadas devido o corte de flores e frutos, o que reduz diretamente o número de gametas e sementes, a quantidade e qualidade das recompensas florais e degrada a aparência da flor e do fruto, influenciando o padrão de visitação dos polinizadores e dispersores (Krupnick & Weis 1999, Krupnick *et al.* 1999). Entretanto, devido às folhas representarem a maior proporção de material coletado pelas LCA (Cherrett 1968, Hölldobler & Wilson 1990, Vasconcelos 1990, Wirth *et al.* 2003, Falcão 2004), acreditamos que a influência negativa destas formigas sobre a produção de estruturas reprodutivas das espécies estudadas se deu principalmente devido à maior demanda, dos indivíduos cortados, por recursos para a reposição dos tecidos vegetativos perdidos em detrimento de energia para a reprodução.

O crescimento e a reprodução das plantas são em sua grande parte funções da área foliar (Kulman 1971, Rockwood 1973, Obeso 2002). De fato, pôde-se observar neste estudo que todas as espécies estudadas responderam à herbivoria de LCA com redução da produção de estruturas reprodutivas, para pelo menos um dos parâmetros avaliados. As respostas às ações das formigas foram diferentes para as espécies, não havendo nenhuma relação com as famílias as quais pertencem, demonstrando que o efeito das formigas não está relacionado aparentemente com o parentesco filogenético das espécies estudadas. Para todas as espécies, o que pôde ser notado é que estas, quando não apresentaram respostas aos danos nos dois anos de estudo, apresentaram apenas no segundo ano, mas nunca apenas no primeiro ano. Isto sugere que o tempo de isolamento das plantas foi primordial para que a influência da herbivoria de LCA refletisse nos processos reprodutivos das espécies estudadas.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao proprietário da Usina Colônia e RPPN Frei Caneca Dr. Gustavo Jardim P. S. Barros e ao administrador da reserva Dr. José Alves de Siqueira Filho, por aprovarem este projeto e pelo apoio logístico. À Conservação Internacional do Brasil (CI-Brasil) e ao Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN) pelo apoio financeiro dos trabalhos de campo. Ao CNPq (EDITAL UNIVERSAL - processo número 471904/2004-0) e à CAPES-DAAD (PROBRAL - processo número 257/07) pelo apoio financeiro.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos a Veralucia Santos Barbosa. À Talita Câmara pela ajuda em campo e laboratório, e a Marcos Meiado pela leitura crítica do manuscrito.

LITERATURA CITADA

- AYRES, M., M. AYRES JR., D. L. AYRES, AND A. S. SANTOS. 2007. BioEstat 5.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas (quinta edição). Sociedade Civil Mamirauá, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico MCT-CNPq, Brasília, Brasil.
- BARRER, P. M., AND J. M. CHERRETT. 1972. Some factors affecting the site and pattern of leaf-cutting activity in the ant *Atta cephalotes* L. J. Entomol. 47: 15–27.
- BROWN, V. K. 1985. Insect herbivores and plant succession. Oikos 44: 17–22.
- BROWN, V. K., A. C. GANGE, I. M. EVANS, AND A. L. STORR. 1987. The effect of insect herbivory on the growth and reproduction of two annual *Vicia* species at different stages in plant succession. J. Ecol. 75: 1173–1189.
- CANTO, A., V. PARRA-TABLA, AND J. G. GARCÍA-FRANCO. 2004. Variations in leaf production and floral display of *Anthurium schlechtendalii* (Araceae) in response to herbivory and environment. Funct. Ecol. 18: 692–699.
- CHERRETT, J. M. 1968. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae) I. Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. J. Anim. Ecol. 37: 387–403.
- CHERRETT, J. M. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. J. Anim. Ecol. 41: 647–660.
- COLEY, P. D., AND J. A. BARONE. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. Annu. Rev. Ecol. Syst. 27: 305–335.

- CORRÊA, M. M., A. G. D. BIEBER, R. WIRTH, AND I. R. LEAL. 2005. Occurrence of *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in Alagoas, northeastern Brazil. *Neotrop. Entomol.* 34: 695–698.
- CORRÊA, M. M., P. S. D. SILVA, R. WIRTH, M. TABARELLI, AND I. R. LEAL. (in press). How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia*.
- CRAWLEY, M. J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal plant interactions* (first edition). Blackwell Science, Oxford, UK.
- CRAWLEY, M. J. 1985. Reduction of oak fecundity by low-density herbivore populations. *Nature* 314: 163–164.
- CRAWLEY, M. J. 1997. *Plant Ecology* (first edition). Blackwell Science, Oxford, UK.
- DIEHL-FLEIG, E. 1997. Interações formigas-plantas. In M. C. P. Araújo, G. C. Coelho and L. Medeiros. (Eds.). *Interações ecológicas e biodiversidade*, pp. 49–89, Editora UNIJUÍ, Ijuí, Brasil.
- DIRZO, R., AND J. L. HARPER. 1980. Experimental studies on slug-slant interactions: II. The effect of grazing by slugs on high density monocultures of *Capsella bursa-pastoris* and *Poa annua*. *J. Ecol.* 68: 999–1011
- EHRLÉN, J., AND J. VAN GROENENDAEL. 2001. Storage and the delayed costs of reproduction in the understorey perennial *Lathyrus vernus*. *J. Ecol.* 89: 237–246.
- EULER, M., AND I. T. BALDWIN. 1996. The chemistry of defense and apparency in the corollas of *Nicotiana attenuata*. *Oecologia* 107: 102–112.
- FALCÃO, P. F. 2004. Efeito da fragmentação florestal na diversidade de plantas cortadas pela formiga cortadeira *Atta cephalotes*. Dissertação de Mestrado - Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.
- FARJI-BRENER, A. G. 2001. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Oikos* 92: 169–177.

- FORTI, L. C., S. SILVEIRA NETO, AND V. PEREIRA-DA-SILVA. 1983. Dois métodos de avaliação de densidade populacional para operárias forrageiras de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). *An. Soc. Entomol. Brasil* 12: 195–211.
- FOWLER, H. G., L. C. FORTI, AND L. F. T. D. ROMAGNANO. 1990. Methods for the evaluation of leaf-cutting ant harvest. *In* R. K. Vander Meer, K. Jaffe and A. Cedenõ (Eds.). *Applied Myrmecology - A world perspective*, pp. 228-241, Westview Press, Boulder, San Francisco, U.S.A.
- GARCÍA, M. B., AND J. EHRLÉN. 2002. Reproductive effort and herbivory timing in a perennial herb: fitness components at the individual and population levels. *Am. J. Bot.* 89: 1295–1302.
- GRILLO, A. S., M. A. OLIVEIRA, AND M. TABARELLI. 2006. Árvores. *In* K. Porto, J. S. Almeida-Cortez, and M. Tabarelli (Eds.). *Diversidade biológica e conservação da Floresta Atlântica ao Norte do Rio São Francisco*, pp 191-216, Série Biodiversidade nº 14, Ministério do Meio Ambiente, Brasília, Brasil.
- GRMAN, E. L., AND H. M. ALEXANDER. 2005. Factors limiting fruit production in *Asclepias meadii* in Northeastern Kansas. *Am. Midl. Nat.* 153: 245–256.
- HARPER, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York. U.S.A.
- HAUKIOJA, E. 1991. The influence of grazing on the evolution, morphology and physiology of plants as modular organisms. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 333: 241–247.
- HENDRIX, S. D. 1988. Herbivory and its impact on plant reproduction. *In* J. Lovett-Doust, and L. Lovett-Doust (Eds.). *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*, pp. 246–266, Oxford University Press, Oxford, UK.
- HERRERA, C. M., A. M. SÁNCHEZ-LAFUENTE, M. MEDRANO, J. GUITIÁN, X. CERDÁ, AND P. REY. 2001. Geographical variation in autonomous self-pollination levels unrelated to pollinator service in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *Am. J. Bot.* 88: 1025–1032.
- HERRERA, C. M., M. MEDRANO, P. J. REY, A. M. SÁNCHEZ-LAFUENTE, M. B. GARCÍA, J. GUITIÁN, AND A. J. MANZANEDA. 2002. Interaction of pollinators and herbivores on

plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism-and antagonism-related traits. PNAS 99: 16823–16828.

HOCHWENDER, C. G., V. L. SORK, AND R. J. MARQUIS. 2003. Fitness Consequences of herbivory on *Quercus alba*. Am. Midl. Nat. 150: 246–253.

HÖLLDOBLER, B., AND E. O. WILSON. 1990. The ants. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.

HONKANEN, T., AND E. HAUKIOJA. 1998. Intra-plant regulation of growth and plant–herbivore interactions. Ecoscience 5: 470–479.

HULME, P. E. 1996. Herbivory, plant regeneration and species coexistence. J. Ecol. 84: 609–615.

IBGE. 1985. Atlas Nacional do Brasil: Região Nordeste. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.

IBGE. 1992. Manual técnico da vegetação brasileira. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.

KARBAN, R., AND S. Y. STRAUSS. 1993. Effects of herbivores on growth and reproduction of their perennial host, *Erigeron glaucus*. Ecology 74: 39–46.

KIILL, L. H. P., AND M. A. DRUMOND. 2001. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. (Fabaceae-Papilionoidae) na região de Petrolina, Pernambuco. Cienc. Rural 31: 597–601.

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

KRUPNICK, G. A., A. E. WEIS., AND D. R. CAMPBELL. 1999. The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. Ecology 80: 125–134.

KULMAN, H. M. 1971. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. Ann. Rev. Entomol. 16: 289–324.

LEAL, I. R., AND P. S. OLIVEIRA. 1998. Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in cerrado vegetation in Southeast Brazil. Biotropica 30: 170–178.

- LEAL, I. R., AND P. S. OLIVEIRA. 2000. Foraging ecology of Attine ants in a Neotropical savanna: seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil. *Insects Soc.* 47: 376–382.
- LEE, T. D., AND F. A. BAZZAZ. 1982. Regulation of fruit and seed production in an annual legume, *Cassia fasciculata*. *Ecology* 63: 1363–1373.
- LEHTILÄ, K., AND S. Y. STRAUSS. 1997. Leaf damage by herbivores affects attractiveness to pollinators in wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Oecologia* 111: 396–403.
- LEHTILÄ, K., AND S. Y. STRAUSS. 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 80: 116–124.
- LOPES, M. S. 2003. Florística, aspectos ecológicos e distribuição altitudinal das pteridófitas em remanescente de floresta Atlântica no estado de Pernambuco. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.
- LOUDA, S. M., AND J. E. RODMAN. 1996. Concentration of glucosinolates in relation to habitat and insect herbivory for the native crucifer *Cardamine cordifolia*. *Biochem. Syst. Ecol.* 11: 199–208.
- MARON, J. L., AND R. J. MARQUIS. 1992. The selective impact of herbivores. *In* R. S. Fritz, and E. L. Simms (Eds.). *Plant resistance to herbivores and pathogens – Ecology, evolution and genetics*, pp 301–325, University of Chicago Press, Chicago, U.S.A.
- MARON, J. L. 2001. Intraspecific competition and subterranean insect herbivory: individual and interactive effects on bush lupine. *Oikos* 92: 178–186.
- MARON, J. L., AND M. J. KAUFFMAN. 2006. Habitat-specific impacts of multiple consumers on plant population dynamics. *Ecology* 87: 113–124.
- MEYER, S. T. 2008. Ecosystem engineering in fragmented forests: edge-mediated hyper-abundance of leaf-cutting ants and resulting impacts on forest structure, microclimate and regeneration. PhD Thesis. Universität Kaiserslautern. Kaiserslautern, Germany.
- MEYER, S. T., I. R. LEAL, AND R. WIRTH. 2009. Persisting hyper-abundance of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) at the edge of an old Atlantic Forest fragment. *Biotropica* 41: 1-6.

- MOTHERSHEAD, K., AND R. J. MARQUIS. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81: 30–40.
- OBESO, J. R. 1993. Does defoliation affect reproductive output in herbaceous perennials and woody plants in different ways? *Funct. Ecol.* 7: 150–155.
- OBESO, J. R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytol.* 155: 321–348.
- PERNAMBUCO, Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente. 2002. Atlas da Biodiversidade de Pernambuco. Sectma, Recife, Brasil.
- POVEDA, K., I. STEFFAN-DEWENTER, S. SCHEU, AND T. TSCHARNTKE. 2003. Effects of bellow- and above-ground herbivores on plant growth, flower visitation and seed set. *Oecologia* 135: 601–605.
- POVEDA, K., I. STEFFAN-DEWENTER, S. SCHEU, AND T. TSCHARNTKE. 2005a. Effects of decomposers and herbivores on plant performance and aboveground plant-insect interactions. *Oikos* 108: 503–510.
- POVEDA, K., I. STEFFAN-DEWENTER, S. SCHEU, AND T. TSCHARNTKE. 2005b. Floral trait expression and plant fitness in response to below- and aboveground plant-animal interactions. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 7: 77–83.
- PRIMACK, R. B. 1987. Relationships among flowers, fruits and seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 409–430.
- QUESADA, M., K. BOLLMAN, AND A. G. STEPHENSON. 1995. Leaf damage decreases pollen production and hinders pollen performance in *Cucurbita texana*. *Ecology* 76: 437–443.
- QUINLAN, R. J., AND J. M. CHERRETT. 1979. The role of fungus in the diet of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.). *Ecol. Entomol.* 4: 151–160.
- ROCKWOOD, L. L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. *Ecology* 54: 1363–1369.

- RODA, S. A. 2002. Aves endêmicas e ameaçadas de extinção no Estado de Pernambuco. In M. Tabarelli, and J. M. C. Silva. (Orgs.). Diagnóstico da Biodiversidade de Pernambuco, pp. 537–555, Editora Massangana, Recife, Brasil.
- ROSENTHAL, J. P., AND P. M. KOTANEN. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. TREE 9: 145–148.
- RUOHOMÄKI, K., E. HAUKIOJA, S. REPKA, AND K. LEHTILÄ. 1997. Leaf value: Effects of damage to individual leaves on growth and reproduction of mountain birch shoots. Ecology 78: 2105–2117.
- SANTOS, E. M., AND A. C. O. Q. CARNAVAL. 2002. Anfíbios anuros do Estado de Pernambuco. In M. Tabarelli, and J. M. C. Silva. (Orgs.). Diagnóstico da Biodiversidade de Pernambuco, pp. 529–535, Editora Massangana, Recife, Brasil.
- SCHOEREDER, J. H., AND L. M. COUTINHO. 1990. Fauna e estudo zoossociológico das espécies de saúvas (Formicidae, Attini) de duas regiões de cerrado do estado de São Paulo. Rev. Bras. Entomol. 34: 561–568.
- SHEPHERD, J. D. 1985. Adjusting foraging effort to resources in adjacent colonies of the leaf-cutter ant, *Atta colombica*. Biotropica 17: 245–252.
- SIQUEIRA-FILHO, J. A., AND E. M. C. LEME. 2000. Suplemento: *Neoregelia* Subgênero *Longipetalopsis*. In E. M. C. Leme (Ed.). Nidularium - Bromélias da Mata Atlântica, pp. 231–237, Sextante, Rio de Janeiro, Brasil.
- SIQUEIRA-FILHO, J. A. 2003. Fenologia da floração, ecologia da polinização e conservação de Bromeliaceae na Floresta Atlântica Nordestina. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.
- SOKAL, R. R., AND ROHLF, F. J. 1995. Biometry (third edition). W. H. Freeman and Company, New York, U.S.A.
- STEPHENSON, A. G. 1980. Fruit set, herbivory, fruit reduction, and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). Ecology 61: 57–64.

- STEPHENSON, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253–279.
- STRAUSS, S. Y. 1991. Direct, indirect and cumulative effects of three native herbivores on a shared host plant. *Ecology* 72: 543–558.
- STRAUSS, S., J. K. CONNER, AND S. L. RUSH. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness: implications for male and female plant fitness. *Amer. Natur.* 147: 1098–1107.
- STRAUSS, S. Y. 1997. Floral characters link herbivores, pollinators and plant fitness. *Ecology* 78: 1640–1645.
- STRAUSS, S. Y., AND W. S. ARMBRUSTER. 1997. Linking herbivory and pollination – New perspectives on plant and animal ecology and evolution. *Ecology* 78: 1617–1618.
- STRAUSS, S. Y., AND A. A. AGRAWAL. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol. Evol.* 14: 179–185.
- SUÁREZ, L. H., W. L. GONZÁLES, AND E. GIANOLI. 2009. Foliar damage modifies floral attractiveness to pollinators in *Alstroemeria exerens*. *Evol. Ecol.* 23: 545–555.
- URBAS, P., M. V. ARAÚJO JR., I. R. LEAL, AND R. WIRTH. 2007. Cutting more from cut forests – edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants. *Biotropica* 39: 489–495.
- VASCONCELOS, H. L. 1990. Foraging activity of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in a primary forest of the central Amazon. *Insects Soc.* 37: 131–145.
- VASCONCELOS, H. L., AND H. G. FOWLER. 1990. Foraging and fungal substrate selection by leaf-cutting ants. *In* R. Vander Meer, K. Jaffe, and A. Cedenõ (Eds.). *Applied Myrmecology – A world perspective*, pp. 411–419, Westview Press, San Francisco, U.S.A.
- VASCONCELOS, H. L., AND J. M. CHERRETT. 1997. Leaf-cutting ants and early forest regeneration in Central Amazonia – effects of herbivory on tree seedling establishment. *J. Trop. Ecol.* 13: 357–370.

- VELOSO, H. P., A. L. R. RANGEL-FILHO, AND J. C. A. LIMA. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal (primeira edição). IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- WIENS, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems and reproductive success in plants. *Oecologia* 64: 47–53.
- WILCOX, C. D., S. B. DOVE, W. D. MCDAVID, AND D. B. GREER. 1995. UTHSCSA ImageTool. Version 2a. University of Texas, San Antonio, U.S.A.
- WIRTH, R., W. BEYSCHLAG, R. J. RYEL, AND B. HÖLLDOBLER. 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. *J. Trop. Ecol.* 13: 741–757.
- WIRTH, R., H. HERZ, R. J. RYEL, W. BEYSCHLAG, AND B. HÖLLDOBLER. 2003. Herbivory of leaf-cutting ants – A case study on *Atta colombica* in the Tropical Rainforest of Panama. Springer, Berlin
- WIRTH, R., S. T. MEYER, W. R. ALMEIDA, M. V. ARAÚJO JR., V. S. BARBOSA, AND I. R. LEAL. 2007. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *J. Trop. Ecol.* 23: 501–505.
- WIRTH, R., S. T. MEYER, I. R. LEAL, AND M. TABARELLI. 2008. Plant-herbivore interactions at the forest edge. *Prog. Bot.* 68: 423–448.
- WONG, M., S. J. WRIGHT, S. P. HUBBELL, AND R. B. FOSTER. 1990. The spatial pattern and reproductive consequences of outbreak defoliation in *Quararibea asterolepis*, a tropical tree. *J. Ecol.* 78: 579–588.

Tabela 1. Medidas de sucesso reprodutivo entre os pares experimentais (plantas cortadas e não cortadas pelas formigas cortadeiras), para todas as espécies selecionadas, nos dois anos de estudos na RPPN Frei Caneca, Pernambuco, Brasil.

ESPÉCIES	2006/2007			2007/2008		
	CORTADA	NÃO	Teste t/ Wilcoxon	CORTADA	NÃO	Teste t/ Wilcoxon
		CORTADA			CORTADA	
	Média ± DP	Média ± DP		Média ± DP	Média ± DP	
Lacistemaceae						
<i>Lacistema robustum</i>						
Inflorescência/ Caule	118,1 ± 36,2	139,1 ± 116,1	t= -0,59; gl= 9; p= 0,28	61,6 ± 26,32	122,6 ± 53,53	Z= -2,59; gl= 9; p= 0,009
Fruto/ Inflorescência	33,79 ± 19,48	44,06 ± 20,67	t= -1,89; gl= 9; p= 0,04	38,19 ± 22,24	51,15 ± 23,20	t= -2,03; gl= 9; p= 0,03
Melastomataceae						
<i>Leandra rufescens</i>						
Botões/ Inflorescência	218,3 ± 142,4	268,5 ± 146,3	Z= -1,75; gl= 24; p= 0,08	252,28 ± 97,06	283,4 ± 91,45	t= -1,20; gl= 24; p= 0,12
Flor/ Botão	70,30 ± 18,68	71,40 ± 19,0	t= -0,20; gl= 24; p=0,42	55,96 ± 20,01	67,16 ± 22,24	t= -1,93; gl= 24; p= 0,03
Fruto/ Flor	56,56 ± 27,51	59,36 ± 30,62	Z= -0,43; gl= 24; p= 0,66	46,87 ± 22,79	48,50 ± 21,12	t= -0,28; gl= 24; p= 0,38
Semente/ Fruto	307,66 ± 70,34	340,63 ± 58,09	t= -1,15; gl= 24; p=0,13	308,4 ± 70,99	343,9 ± 59,74	t= -1,24; gl= 24; p= 0,12
Tamanho de semente (mm)	0,330 ± 0,01	0,333 ± 0,01	t= -0,39; gl= 24; p=0,34	0,32 ± 0,01	0,33 ± 0,02	t= -0,83; gl= 24; p= 0,20
<i>Miconia nervosa</i>						
Botões/ Inflorescência	218,87 ± 113,44	260,34 ± 105,22	Z= -1,49; gl= 31; p= 0,13	218,09 ± 112,80	259,71 ± 104,62	Z= -1,51; gl= 31; p= 0,12
Flor/ Botão	49,33 ± 26,78	54,68 ± 24,41	Z= -0,75; gl= 31; p= 0,44	63,11 ± 17,38	66,79 ± 12,21	Z= -0,09; gl= 31; p= 0,92
Fruto/ Flor	45,52 ± 26,14	47,27 ± 29,02	t= -10,32; gl= 31; p= 0,37	34,38 ± 12,96	39,81 ± 21,16	t= 1,14; gl= 31; p= 0,13
Semente/ Fruto	555,95 ± 123,36	564,33 ± 78,16	Z= -0,24; gl= 31; p= 0,39	453,33 ± 124,03	527,54 ± 107,53	t= -2,65; gl= 31; p= 0,007
Tamanho de semente (mm)	0,23 ± 0,02	0,23 ± 0,02	t= -0,52; gl= 31; p= 0,30	0,23 ± 0,02	0,24 ± 0,03	t= -0,73; gl= 31; p= 0,23

Rubiaceae***Psychotria deflexa***

Botões/ Inflorescência	77,47 ± 23,42	84,23 ± 32,31	Z= -0,45; gl= 19; p= 0,65	78,90 ± 25,22	88,23 ± 32,97	Z= -0,93; gl= 19; p= 0,34
Flor/ Botão	48,31 ± 19,85	53,21 ± 21,80	t= -0,84; gl= 19; p= 0,20	56,28 ± 14,64	61,73 ± 21,26	t= -1,35; gl= 19; p= 0,09
Fruto/ Flor	68,56 ± 30,96	73,97 ± 25,13	Z= -0,081; gl= 19; p= 0,41	69,48 ± 25,11	71,40 ± 23,40	t= -0,33; gl= 19; p= 0,37
Semente/ Fruto	15,57 ± 2,18	16,47 ± 2,94	t= 1,39; gl= 19; p= 0,08	15,95 ± 3,0	17,23 ± 2,7	t= -1,60; gl= 19; p= 0,06
Tamanho de semente (mm)	3,14 ± 0,3	3,2 ± 0,34	Z= -0,67; gl= 19; p= 0,50	3,00 ± 0,19	3,13 ± 0,19	Z= -2,22; gl= 19; p= 0,02
Peso de semente (mg)	0,53 ± 0,04	0,54 ± 0,04	t= -0,32; gl= 19; p= 0,37	0,52 ± 0,06	0,56 ± 0,05	t= -3,16; gl= 19; p= 0,02

Psychotria platypoda

Botões/ Inflorescência	98,78 ± 74,86	100,39 ± 60,89	t= -0,08; gl= 27; p= 0,46	92,26 ± 58,57	94,08 ± 67,99	t= -0,08; gl= 27; p= 0,46
Flor/ Botão	52,36 ± 30,36	61,36 ± 28,25	Z= -1,08; gl= 27; p= 0,28	57,05 ± 28,58	64,46 ± 26,44	t= -0,76; gl= 27; p= 0,22
Fruto/ Flor	27,74 ± 24	40,69 ± 29,23	t= -1,74; gl= 27; p= 0,04	25,77 ± 22,27	45,84 ± 30,76	t= -2,23; gl= 27; p= 0,01
Semente/ Fruto	28,51 ± 11,88	31,03 ± 14,92	Z= -0,70; gl= 27; p= 0,47	27 ± 9,59	32,36 ± 15,38	Z= -1,46; gl= 27; p= 0,14
Tamanho de semente (mm)	3,47 ± 0,43	3,67 ± 0,26	t= -1,29; gl= 27; p= 0,10	3,55 ± 0,36	3,65 ± 0,30	t= -0,88; gl= 27; p= 0,19
Peso de semente (mg)	0,28 ± 0,04	0,29 ± 0,03	t= -0,73; gl= 27; p= 0,23	0,29 ± 0,03	0,29 ± 0,04	t= -0,09; gl= 27; p= 0,46

Psychotria racemosa

Botões/ Inflorescência	104,33 ± 68	107,80 ± 13,79	Z= -0,06; gl= 20; p= 0,94	105 ± 61,40	114 ± 64,88	Z= -0,73; gl= 20; p= 0,46
Flor/ Botão	54,42 ± 37,06	66,58 ± 35,53	Z= -0,92; gl= 20; p= 0,35	53,45 ± 38,33	72,53 ± 33,36	Z= -1,64; gl= 20; p= 0,04
Fruto/ Flor	30,58 ± 20,3	34,15 ± 31,10	Z= -0,36; gl= 20; p= 0,71	30,35 ± 19,68	32,61 ± 30,78	Z= -0,16; gl= 20; p= 0,86
Semente/ Fruto	86,53 ± 6,34	88,72 ± 8,47	t= -0,68; gl= 20; p= 0,25	87,28 ± 8,11	87,3 ± 6,31	t= -0,01; gl= 20; p= 0,49
Tamanho de semente (mm)	3,28 ± 0,12	3,32 ± 0,12	t= -0,74; gl= 20; p= 0,23	3,31 ± 0,11	3,34 ± 0,11	t= -0,69; gl= 20; p= 0,24
Peso de semente (mg)	0,40 ± 0,06	0,41 ± 0,05	t= -1,01; gl= 20; p= 0,16	0,40 ± 0,07	0,42 ± 0,06	t= -0,44; gl= 20; p= 0,33

Clusiaceae

Vismia guianensis

Botões/ Inflorescência	331,31 ± 81,33	397,25 ± 109,61	Z= -1,16; gl= 19; p= 0,24	317 ± 74,67	362 ± 114	Z= -1,01; gl= 19; p= 0,30
Flor/ Botão	77,3 ± 19,5	79,5 ± 15,63	Z= -0,52; gl= 19; p= 0,61	75 ± 20,31	76,47 ± 14,97	t= -0,28; gl= 19; p= 0,38
Fruto/ Flor	32,9 ± 23,9	42,04 ± 27,79	t= -1,89; gl= 19; p= 0,04	33,75 ± 25,97	41,76 ± 29,51	t= -1,65; gl= 19; p= 0,04
Semente/ Fruto	590 ± 321	613 ± 224	t= -0,32; gl= 19; p= 0,38	567 ± 276	588 ± 226	t= -0,31; gl= 19; p= 0,37
Tamanho de semente (mm)	1,89 ± 0,24	2,02 ± 0,24	t= -1,06; gl= 19; p= 0,15	1,91 ± 0,23	2,00 ± 0,22	t= -0,83; gl= 19; p= 0,20
Peso de semente (mg)	64,49 ± 8,4	64,76 ± 9,37	t= -0,44; gl= 19; p= 0,33	64,97 ± 8,83	65,33 ± 9,81	t= -0,11; gl= 19; p= 0,45

LEGENDA DE FIGURA

Fig. 1. Localização (em vermelho) da RPPN Frei Caneca no estado de Pernambuco, Brasil. No detalhe A, localização da RPPN (em vermelho) entre os municípios de Jaqueira e Lagoa dos Gatos. No detalhe B, as partes em cinza delimitadas correspondem aos fragmentos de floresta que compõem a RPPN Frei Caneca; em branco, plantação de cana; as linhas pretas correspondem a estradas; e o ponto vermelho, a cidade de Jaqueira.

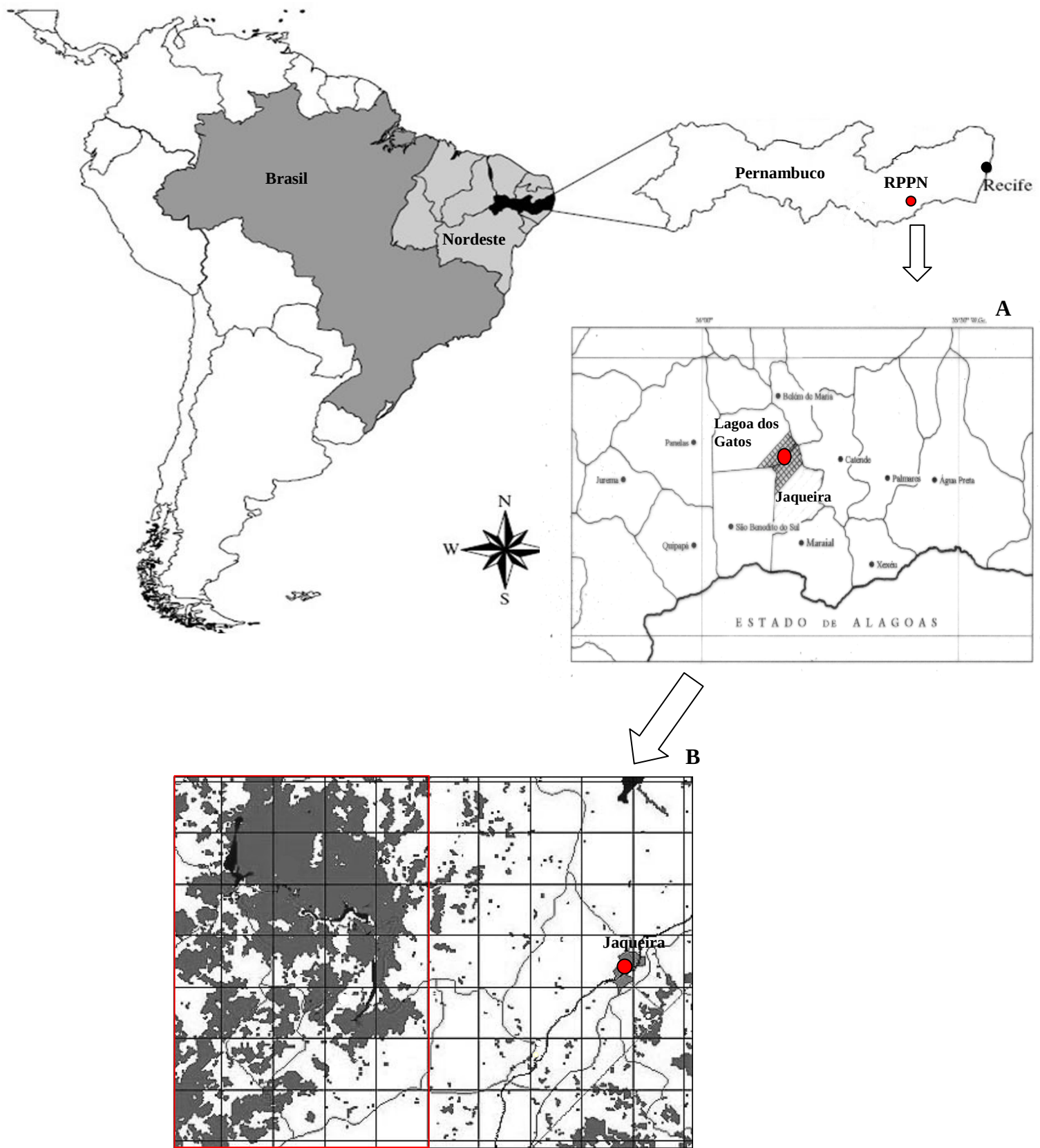


Fig. 1.

CAPÍTULO II

Manuscrito a ser submetido para a revista BIOTROPICA.

Barbosa, Wirth e Leal

Herbivoria de Plântulas de *Vismia guianensis*

Influência da Herbivoria por Formigas Cortadeiras na Sobrevivência e no Crescimento de Plântulas de *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy (Clusiaceae)

Veralucia S. Barbosa¹, Rainer Wirth² e Inara R. Leal^{1,3*}

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

² Department of Plant Ecology and Systematics, University of Kaiserslautern, P.O. Box 3049, 67663, Kaiserslautern, Germany.

³ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Professor Moraes Rego s/n, Cidade Universitária, 50670-901, Recife, Pernambuco, Brasil.

*Autor para correspondência: irleal@ufpe.br

Recebido _____; Revisão aceita _____.

RESUMO

As formigas cortadeiras (*leaf-cutting ants*-LCA), apesar de concentrarem suas coletas em árvores adultas, podem oportunisticamente usar recursos efêmeros incluindo plântulas e juvenis. Entretanto, para colônias adultas, o corte de plântulas fora dos ninhos e trilhas de forrageamento é extremamente escasso. Sabendo que insetos herbívoros que se alimentam de plantas adultas também se alimentam de suas plântulas e que indivíduos adultos agem como atrativos ou fontes de herbívoros, este trabalho avaliou a influência da herbivoria de LCA na sobrevivência e crescimento de plântulas de *Vismia guianensis* (Clusiaceae), espécie pioneira frequentemente utilizada pelas LCA, localizadas sob a copa de adultos co-específicos. Nossa hipótese é que plântulas com influência das LCA apresentam maior mortalidade e menor crescimento que plântulas não cortadas. Este estudo foi desenvolvido na RPPN Frei Caneca, uma área de floresta montana localizada na zona da mata sul de Pernambuco, entre dezembro de 2005 e julho de 2008. Para investigar a influência da herbivoria das LCA, quatro plântulas de *V. guianensis* foram transplantadas para baixo de 20 indivíduos adultos co-específicos com e sem influência das formigas (totalizando 80 plântulas). As plântulas transplantadas sob os indivíduos adultos sem influência das formigas foram protegidas contra ataques futuros. Após doze meses de monitoramento, não foram verificadas diferenças significativas na sobrevivência e no crescimento, medido em termos de altura e número de folhas, entre as plântulas que estavam com e sem influência das formigas. Uma maior produção foliar e consequentemente maior quantidade de folhas jovens, bem como uma maior palatabilidade destas folhas, provavelmente atraíram para os indivíduos adultos o esforço de forrageamento das formigas.

Palavras-chave: Attini; floresta Atlântica nordestina; herbivoria de plântulas; herbívoros; populações vegetais; *Vismia guianensis*.

AS PLÂNTULAS REPRESENTAM O ESTÁGIO MAIS VULNERÁVEL DO CICLO DE VIDA DE UMA PLANTA (Terborgh 1990), onde qualquer tipo de injúria pode afetar suas chances de sobrevivência até a fase adulta (Hulme 1994, Hanley *et al.* 1995, Maron & Kauffman 2006) e contribuir, em grande parte, para a composição da comunidade vegetal de uma floresta (Swaine 1996). Mesmo que não as induzam diretamente à morte, acredita-se que tais injúrias possam danificar as plântulas além de sua capacidade de regeneração (Clark & Clark 1985, Hulme 1996, Basset 1999) e afetar seu balanço competitivo (Brown 1985, Brown *et al.* 1987, Fenner 1987, Hendrix 1988, Barker 1989) limitando, dessa forma, o tamanho das populações vegetais (regulação topo-base).

A herbivoria é uma das principais causas que reduzem a sobrevivência e o crescimento das plântulas (Crawley 1983, Marquis 1984, Hulme 1994, Hanley *et al.* 1995, Maron & Kauffman 2006). Efeitos negativos da herbivoria de plântulas têm sido registrados para algumas espécies de invertebrados como moluscos (Weiner 1993, Hulme 1994, Hanley *et al.* 1995) e coleópteros (Marquis 1984, Parker & Salzman 1985). Ao consumir os tecidos de uma plântula, os herbívoros provocam uma considerável redução de área foliar, comprimento e diâmetro do caule (Marquis 1984, Parker & Salzman 1985, Bach 1994), o que provoca um efeito imediato na sua capacidade fisiológica e na habilidade de adquirir recursos, tais como energia luminosa e ganho total de carbono (Detling *et al.* 1979, Fahnestock & Detling 2000). Tais efeitos podem reduzir em até duas vezes o crescimento das plântulas (Maron & Kauffman 2006) e aumentar em até 50% sua mortalidade (Kulman 1971, Karban & Strauss 1993).

As formigas cortadeiras (*leaf-cutting ants*-LCA; subfamília Myrmicinae, tribo Attini, gêneros *Atta* e *Acromyrmex*) são os herbívoros mais importantes dos ecossistemas tropicais e subtropicais do novo mundo, consumindo anualmente centenas de quilogramas de material vegetal (Rockwood 1976, Fowler *et al.* 1990, Wirth *et al.* 1997). Sua dieta é concentrada principalmente em folhas de árvores adultas (Vasconcelos 1990) de espécies pioneiras (Farji-Brener 2001, Falcão 2004). Apenas oportunisticamente as LCA, em especial *Atta sexdens*, usam recursos efêmeros incluindo plântulas e juvenis (Vasconcelos 1990). Entretanto, a herbivoria das LCA tem se mostrado bastante intensa em plântulas localizadas em clareiras de sub-bosque abertas em cima de seus ninhos (Garrettson *et al.* 1998, Meyer 2008) e/ou situadas em trilhas de forrageamento recentemente construídas por colônias incipientes (Meyer 2008).

Muitos estudos relacionados à herbivoria de plântulas têm focado no modelo de Janzen-Connell (*e.g.*, Wilson & Janzen 1972, Augspurger 1984, Condit *et al.* 1992), o qual

prediz que plântulas e juvenis crescendo próximos a indivíduos adultos de mesma espécie apresentam maiores níveis de danos e mortalidade causados por insetos herbívoros, pois o adulto age como atrativo ou fonte destes herbívoros (Lemen 1981, Humphrey & Swaine 1997, Basset 1999, Barone 2000). Um dos assuntos implícitos no modelo de Janzen-Connell e a motivação deste trabalho é que a maioria dos insetos herbívoros que se alimenta da planta adulta também se alimenta de suas plântulas (Basset 1999). Então, tentamos induzir o forrageamento de plântulas pelas LCA e obter informações sobre seus efeitos em indivíduos situados dentro e fora das áreas de forrageamento das colônias. Uma vez que as LCA demonstram forragear preferencialmente em espécies pioneiras (Cherret 1972, Quinlan & Cherret 1979, Wirth *et al.* 1997, Laurance *et al.* 1998, Farji-Brener 2001, Wirth *et al.* 2003), selecionamos como objeto de estudo *Vismia guianensis* (Clusiaceae), espécie pioneira frequentemente coletada pelas formigas (Falcão 2004). Nossa hipótese é que plântulas de *V. guianensis* sob influência das LCA apresentam maiores taxas de mortalidade e menores taxas de crescimento, expresso em termos de altura e número de folhas.

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO. – Este estudo foi desenvolvido entre dezembro de 2005 e junho de 2008, na Reserva Particular do Patrimônio Natural RPPN Frei Caneca (Fig. 1). A área da Reserva corresponde a vários fragmentos de floresta Atlântica montana (500-750m de altitude), totalizando 630,42 ha, localizados nos municípios de Jaqueira e Lagoa dos Gatos (08°42'37"S e 35°50'01"W) (Fig. 1), zona da mata sul de Pernambuco (Siqueira-Filho 2003). O clima da região é tropical quente e úmido, com temperatura média anual de 22-24° C e precipitação média anual de 1332 mm, com sete meses de estação chuvosa (de março a setembro) e cinco meses de estação seca (entre outubro e fevereiro) (IBGE 1985). A vegetação é classificada como floresta estacional semidecidual montana (Veloso *et al.* 1991, IBGE 1992), com predominância de espécies arbóreas (30-40 m de altura) de Bombacaceae, Fabaceae e Nyctaginaceae, e muitas epífitas, especialmente das famílias Araceae, Bromeliaceae, Orchidaceae e Polypodiaceae (Siqueira-Filho 2003).

Também conhecida como Serra do Urubu, a RPPN Frei Caneca, é uma das 25 áreas de extrema importância biológica apontada no *workshop* de “Ações e áreas prioritárias para a conservação da Biodiversidade em Pernambuco” (Pernambuco 2002), em razão da expressiva riqueza de alguns grupos biológicos endêmicos e ameaçados de extinção como aves

(205 spp.; Roda 2002), anfíbios (23 spp.; Santos & Carnaval 2002), bromélias (35 spp.; Siqueira-Filho & Leme 2000) e pteridófitas (127 spp.; Lopes 2003).

ESPÉCIES ESTUDADAS. – As formigas do gênero *Atta* são endêmicas do Novo Mundo (Schoederer & Coutinho 1990) e acham-se distribuídas nos mais diversificados ecossistemas da América do Norte, Central e do Sul (Diehl-Fleig 1997). Na área de estudo, ocorrem duas espécies de *Atta*, *A. cephalotes* e *A. sexdens* (Corrêa *et al.* 2005). Quanto aos habitats e hábitos, estas espécies são bastante distintas: *A. cephalotes* é uma espécie comumente encontrada em florestas maduras ou em estágios avançados de sucessão (Rockwood 1973, Jaffe & Vilela 1989), enquanto *A. sexdens* ocorre em diversos tipos de habitats e é conhecida como uma das espécies que se beneficiam com perturbações antrópicas (Fowler *et al.* 1989, Vasconcelos 1990, Corrêa *et al.* 2005). Além disso, *A. sexdens* apresenta uma distribuição mais uniforme dentro da floresta quando comparada com uma pronunciada concentração na borda de *A. cephalotes* (Wirth *et al.* 2007). Este comportamento é consequência das diferenças no grau de especialização do forrageamento. Enquanto *A. sexdens* forrageia oportunisticamente, usando simultaneamente árvores e uma ampla variedade de recursos efêmeros incluindo flores, frutos e folhas encontradas no chão da floresta (Vasconcelos 1990), *A. cephalotes* concentra seu forrageamento em folhas frescas de grandes árvores (Vasconcelos 1990) com clara preferência por espécies pioneiras (Farji-Brener 2001), as quais são mais freqüentes em bordas de floresta e clareiras (Laurance *et al.* 1998, Oliveira *et al.* 2004).

A influência das LCA no recrutamento de plântulas foi investigada para *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy (Clusiaceae), espécie arbórea de pequeno porte, nativa da América Tropical, encontrada na Colômbia, Venezuela, Guiana e Brasil (Ewan 1962). Esta espécie foi escolhida por ser um expressivo componente em bordas de floresta Atlântica secundária, inclusive na área de estudo, e ser freqüentemente utilizada pelas LCA (Falcão 2004). Na área de estudo, *V. guianensis* apresenta ciclo reprodutivo anual com floração e frutificação ocorrendo entre os meses de novembro-dezembro e janeiro-março, respectivamente (V. S. Barbosa, obs. pess.). É conhecida popularmente por fornecer madeira, e sua resina vermelha-alaranjada é usada na medicina popular como laxante e em tratamentos de doenças de pele (Pio Corrêa 1926, Almeida-Cortez & Melo-de-Pinna 2006). Exsiccatas da espécie encontram-se depositadas no herbário UFP (N^{os} 45.298, 45.299 e 45.311).

DESENHO EXPERIMENTAL E AVALIAÇÃO DA SOBREVIVÊNCIA E DO CRESCIMENTO DE PLÂNTULAS.

– Para verificar a influência da herbivoria de LCA na sobrevivência e no crescimento de plântulas de *V. guianensis* foram selecionados, em dezembro de 2005, 10 indivíduos em idade

reprodutiva localizados no máximo a 1,0 m das trilhas de forrageamento de LCA e que estavam sob sua influência de corte. Adicionalmente, outros 10 indivíduos que estavam distantes a pelo menos de 2,0 m das trilhas (Fig. 2) e não apresentavam as marcas características do corte destas formigas foram utilizados como controle. A escolha dos indivíduos ocorreu de forma pareada onde se padronizou as características biológicas das plantas (altura, diâmetro do caule e fenologia) e ambientais (inclinação do relevo, direção e distância em relação à borda).

Entre janeiro e março de 2006, época de frutificação da espécie na área de estudo, frutos de *V. guianensis* foram coletados dos 10 indivíduos selecionados que não estavam sob influência das LCA. Este procedimento foi adotado como forma de prevenir qualquer influência da herbivoria na viabilidade das sementes produzidas pelos indivíduos adultos e sua conseqüente interferência no desempenho das plântulas. As sementes desses frutos foram separadas da polpa e, para evitar proliferação de fungos, secaram ao sol durante três dias. Posteriormente, as sementes foram postas para germinar em casa de vegetação na RPPN, em solo da área de estudo, com regime hídrico diário e luminosidade natural. Para evitar diferenças iniciais, devido à heterogeneidade ambiental, todas as plântulas cresceram sob mesmas condições de solo, luz e regime hídrico.

Após um ano, em maio de 2007, plântulas com mesma altura (ca 20 cm) e mesmo número de folhas (12) foram selecionadas e transplantadas para baixo dos 20 indivíduos adultos marcados (quatro plântulas por indivíduo, distantes 1,0 m entre si e 0,5 m do caule da planta adulta; Fig. 2). Como os indivíduos adultos selecionados para o estudo apresentavam características biológicas (altura, diâmetro do caule e fenologia) semelhantes e estavam presentes em áreas com mesmas características ambientais (inclinação do relevo, direção e distância em relação à borda), as plântulas transplantadas para baixo dos indivíduos adultos co-específicos sob influência das LCA estavam sob condições similares àquelas das plântulas sob indivíduos protegidos. Para evitar o acesso das formigas através da vegetação circundante e facilitar a observação das plântulas transplantadas, a vegetação ao redor destas foi removida em ambos os tratamentos. Para todos os pares experimentais, os indivíduos transplantados sob a copa de adultos não cortados receberam uma camada de resina (*tangle-foot*) na base de seu caule para evitar futuros ataques por parte das formigas. As plântulas transplantadas sob a copa de adultos cortados permaneceram com livre acesso das formigas. As plântulas foram acompanhadas, mensalmente, durante 12 meses (de julho de 2007 a julho de 2008) para reaplicação do *tanglefoot* e corte da vegetação circunvizinha às plântulas. Ao final do

experimento foram registradas suas taxas de sobrevivência e crescimento (medido através das diferenças entre altura e número de folhas final e inicial).

ANÁLISE ESTATÍSTICA. – As diferenças nas taxas de sobrevivência e crescimento (altura e número de folhas) entre plântulas dos pares experimentais (*i.e.*, com e sem influência das LCA) foram comparadas pelo Teste “t” pareado ou Wilcoxon, dependendo da normalidade dos dados, a qual foi avaliada através do teste Kolmogorov-Smirnov, aderência: Lilliefors (Sokal & Rohlf 1995). Todas as análises foram conduzidas no programa BioEstat 5.0 (Ayres *et al.* 2007).

RESULTADOS

Após doze meses de monitoramento, verificou-se que as plântulas protegidas da herbivoria de LCA apresentaram uma porcentagem de sobrevivência de 90%, enquanto as plântulas cortadas de 85,5%. Essa diferença nas taxas de sobrevivência entre plântulas cortadas e não cortadas pelas formigas não foi significativa ($Z = 0,07$; $gl = 9$; $p = 0,94$).

Quanto ao crescimento das plântulas, medido em termos de altura (diferença média entre altura final e inicial), verificou-se que plântulas não cortadas apresentaram um crescimento médio de $13,59 \pm 8,82$ cm (média $\pm$ DP) e as plântulas cortadas de $11,62 \pm 7,05$ cm. Entretanto, não houve diferença significativa entre a altura média final de indivíduos cortados e não cortados ($Z = -0,35$; $gl = 9$; $p = 0,72$). Da mesma forma, não houve diferença significativa entre o crescimento em termos de número médio de folhas dos pares experimentais ($t = 0,50$; $gl = 9$; $p = 0,31$), sendo que indivíduos não cortados apresentaram $15,40 \pm 6,14$, enquanto os indivíduos cortados, $14,05 \pm 5,97$.

DISCUSSÃO

Este trabalho avaliou a influência do forrageamento de LCA (*A. sexdens* e *A. cephalotes*) na sobrevivência e crescimento de plântulas de *V. guianensis*. Sabendo da restrita atividade de forrageamento das LCA em plântulas fora de seus ninhos e de trilhas de forrageamento de colônias incipientes (Silva *et al.* 2007, Meyer 2008), induzimos sua ação utilizando plântulas de uma espécie frequentemente cortada quando adulta (Falcão 2004), localizadas próximas a adultos co-específicos. Entretanto, mesmo seguindo o modelo de que as chances de uma plântula ser atacada aumentam com sua proximidade em relação à planta

parental (Janzen 1970, Connell 1971), não foram observadas diferenças na sobrevivência e no crescimento (altura e número de folhas) entre os pares experimentais (plântulas cortadas e não cortadas). Uma maior produção foliar e consequentemente maior quantidade de folhas jovens apresentadas por indivíduos adultos, bem como uma maior palatabilidade destas folhas parecem ser as causas mais plausíveis para explicar os resultados encontrados.

Segundo Barone (2000), o fato de indivíduos arbóreos adultos agirem como atrativos ou fonte de herbívoros está relacionado a eventos de renovação foliar contínuos ou mais frequentes quando comparados a plântulas. De fato, Clark & Clark (1985) observaram que indivíduos adultos de *Dipteryx panamensis* (Fabaceae) experimentaram, durante um período de sete meses, renovações foliares contínuas, enquanto que plântulas da mesma espécie não apresentaram renovação foliar nesse período. Como as LCA utilizam uma grande quantidade de vegetação para manter seus jardins de fungo (Fowler *et al.* 1990, Wirth *et al.* 1997) indivíduos adultos são mais atrativos por serem perenes e disponibilizarem uma maior quantidade de recurso, o que diminui o custo energético do forrageamento (Shepherd 1985). As LCA, inclusive, podem responder por até 32,5% dos danos foliares encontrados em indivíduos adultos de *Alseis blackiana* (Temsl.) (Rubiaceae), mas não causar nenhum dano em plântulas da mesma espécie (Barone 2000).

Além disso, folhas jovens e maduras diferem em fatores químicos e físicos que também podem influenciar na aceitabilidade das formigas (Nichols-Orians & Schultz 1990). Folhas jovens são menos repelentes (Barrer & Cherrett 1972, Littledyke & Cherrett 1978), sendo por isso mais atrativas para muitas espécies de herbívoros (Lowman 1985, Aide 1991, Basset 1991, Barone 1998), inclusive para as LCA que as coletam mais extensivamente em detrimento de folhas maduras (Fennah 1950, Cherrett 1972, Rockwood 1976, 1977, Coley 1982, Shepherd 1985, Nichols-Orians & Schultz 1990). Contudo, a coleta de folhas não é apenas uma função de químicos adequados; as características físicas foliares também podem afetar o forrageamento das LCA. A rigidez foliar, que pode chegar a ser 2,9 vezes menor em folhas jovens (Nichols-Orians & Schultz 1989), resulta em maior recrutamento para e maior coleta destas folhas pelas LCA (Cherrett 1972, Nichols-Orians & Schultz 1990). Estes dados sugerem que as LCA são capazes de determinar quais estágios das plantas apresentam os tipos de folhas mais adequados para o crescimento de seu fungo. Por estas razões, é provável que as plantas adultas de *V. guianensis* tenham sido mais atrativas e mais utilizadas pelas LCA, reduzindo ou inibindo o forrageamento das plântulas localizadas sob suas copas.

A herbivoria de plântulas pelas LCA tem se mostrado bastante intensa em clareiras de sub-bosque criadas nas proximidades de seus ninhos (Garrettson *et al.* 1998, Silva *et al.* 2007,

Meyer 2008, Ribeiro-Neto 2009, Corrêa *et al.*, in press). De fato, Meyer (2008) demonstrou que as atividades de *A. cephalotes* em cima e nas bordas de seus ninhos tiveram grande impacto na sobrevivência e no crescimento de plântulas de seis espécies arbóreas típicas de floresta atlântica nordestina. Ele observou que 100% das plântulas localizadas no centro e nas bordas dos ninhos sofreram elevado padrão de remoção de área foliar em detrimento de apenas 7% das plântulas localizadas fora dos ninhos. Além deste, outros trabalhos também verificaram que as assembléias de plântulas são comumente afetadas pela herbivoria de LCA em torno de seus ninhos, tais como Ribeiro-Neto (2009), trabalhando com *A. sexdens* e plantas submetidas a estresse hídrico; Corrêa *et al.* (in press) ao verificarem a influência dos ninhos de *A. cephalotes* no recrutamento de *Chrysophyllum viride* (Sapotaceae); e Silva *et al.* (2007), estudando *A. sexdens* e *Protium heptaphyllum* (Burseraceae). Esta expressiva predação de plântulas nos ninhos pelas formigas provavelmente está relacionada com a atividade de “clareamento dos ninhos” (Farji-Brener & Silva 1995, Haines 1975, Garrettson *et al.* 1998). Contudo, o corte de plântulas fora dos ninhos é extremamente escasso e completamente restrito a plantas situadas em trilhas de forrageamento recentemente estabelecidas pelas colônias incipientes (Meyer 2008). De fato, nosso estudo não encontrou diferenças na sobrevivência e no crescimento de plântulas de *V. guianensis* localizadas sob a copa de indivíduos adultos co-específicos com e sem influência das LCA. Acredita-se que, além da reduzida atividade das colônias adultas longe de seus ninhos e das incipientes longe de suas trilhas de forrageamento, os indivíduos adultos atraíram os esforços de forrageamento das LCA em detrimento de plântulas. Desta forma, a influência das LCA sobre plântulas, quando comparada com sua influência em indivíduos adultos, pode ser vista como de pouca importância no *ranking* de seus efeitos na composição da comunidade vegetal. Esperamos que estes resultados incentivem novas investigações e discussões sobre interações entre plântulas e LCA.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao proprietário da Usina Colônia e RPPN Frei Caneca Dr. Gustavo Jardim P. S. Barros e ao administrador da reserva Dr. José Alves de Siqueira Filho, por aprovarem este projeto e pelo apoio logístico. À Conservação Internacional do Brasil (CI-Brasil) e ao Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (CEPAN) pelo apoio financeiro dos trabalhos de campo. Ao CNPq (EDITAL UNIVERSAL - processo número 471904/2004-0) e à CAPES-DAAD (PROBRAL - processo número 257/07) pelo apoio financeiro.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos a Veralucia Santos Barbosa. À Talita Câmara pela ajuda em campo e laboratório, e a Marcos Meiado pela leitura crítica do manuscrito.

LITERATURA CITADA

- AIDE, T. M. 1991. Synchronous leaf production and herbivory in juveniles of *Gustavia superba*. *Oecologia* 88: 511–514.
- ALMEIDA-CORTEZ, J. S., AND G. F. MELO-DE-PINNA. 2006. Morphology and anatomy of a leaf mine in *Vismia guianensis* (Aubl.) Choisy (Clusiaceae) in a fragment of Brazilian Atlantic Forest. *Braz. J. Biol.* 66: 759–763.
- AUGSPURGER, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705–1712.
- AYRES, M., M. AYRES JR., D. L. AYRES, AND A. S. SANTOS. 2007. BioEstat 5.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas (quinta edição). Sociedade Civil Mamirauá, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico MCT-CNPq, Brasília, Brasil.
- BACH, C. E. 1994. Effects of a specialist herbivore (*Altica subplicata*) on *Salix cordata* and sand dune succession. *Ecol. Monogr.* 64: 423–445.
- BARKER, G. M. 1989. Slug problems in New Zealand pastoral agriculture. In I. F. Henderson (Ed.). *Slugs and Snails in World Agriculture*, pp. 59–68, British Crop Protection Council Monograph 41, BCPC, Thornton Heath.
- BARONE, J. A. 1998. Host- specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *J Anim. Ecol.* 67: 400–409.
- BARONE, J. A. 2000. Comparison of herbivores and herbivory in the canopy and understory for two tropical tree species. *Biotropica* 32: 307–317.
- BARRER, P. M., AND J. M. CHERRETT. 1972. Some factors influencing the site and pattern of leafcutting activity in the ant *Atta cephalotes* (L.). *J. Entomol.* 47: 15–27.

- BASSET, Y. 1991. Influence of leaf traits on the spatial distribution of insect herbivores associated with an overstorey rainforest tree. *Oecologia* 87: 388–393.
- BASSET, Y. 1999. Diversity and abundance of insect herbivores foraging on seedlings in a rainforest in Guyana. *Ecol. Entomol.* 24: 245–259.
- BROWN, V. K. 1985. Insect herbivores and plant succession. *Oikos* 44: 17–22.
- BROWN, V. K., A. C. GANGE, I. M. EVANS, AND A. L. STORR. 1987. The effect of insect herbivory on the growth and reproduction of two annual *Vicia* species at different stages in plant succession. *J. Ecol.* 75: 1173–1189.
- CHERRETT, J. M. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *J. Anim. Ecol.* 41: 647–660.
- CLARK, D. B., AND D. A. CLARK. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology* 66: 1884–1892.
- COLEY, P. D. 1982. Rates of herbivory on different tropical trees. In E. G. Leigh, A. S. Rand, and D. M. Windsor (Eds.). *The ecology of a Tropical Forest seasonal rhythms and long term changes*, pp 123–133, Smithsonian Institution Press, Washington, U.S.A.
- CONDIT, R. S., S. P. HUBBELL, AND R. B. FOSTER. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a Neotropical forest. *Am. Nat.* 140: 261–286.
- CONNELL, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In P. J. Böer, and G. R. Gradwell (Eds.). *Dynamics of populations* (first edition), pp. 298–312, Center for Agricultural Publications and Documentation, Wageningen, Nederland.
- CORRÊA, M. M., A. G. D. BIEBER, R. WIRTH, AND I. R. LEAL. 2005. Occurrence of *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in Alagoas, northeastern Brazil. *Neotrop. Entomol.* 34: 695–698.

- CORRÊA, M. M., P. S. D. SILVA, R. WIRTH, M. TABARELLI, AND I. R. LEAL. (in press). How leaf-cutting ants impact forests: drastic nest effects on light environment and plant assemblages. *Oecologia*.
- CRAWLEY, M. J. 1983. *Herbivory: the dynamics of animal plant interactions* (first edition). Blackwell Science, Oxford, UK.
- DETLING, J. K., M. I. DYER, AND D. T. WINN. 1979. Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia* 41: 127–134.
- DIEHL-FLEIG, E. 1997. Interações formigas-plantas. In M. C. P Araújo, G. C. Coelho and L. Medeiros. (Eds.). *Interações ecológicas e biodiversidade*, pp. 49–89, Editora UNIJUÍ, Ijuí, Brasil.
- EWAN, J. 1962. Synopsis of the south american species of *Vismia* (Guttiferae). *Bull. Unit. States Nat. Museum* 35: 293–373.
- FAHNESTOCK, J. T., AND J. K. DETLING. 2000. Morphological and physiological responses of perennial grasses to long-term grazing in the pryor mountains, montana. *Am. Midl. Nat.* 143: 312–320.
- FALCÃO, P. F. 2004. Efeito da fragmentação florestal na diversidade de plantas cortadas pela formiga cortadeira *Atta cephalotes*. Dissertação de Mestrado - Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.
- FARJI-BRENER, A. G., AND J. F. SILVA. 1995. Leaf-cutting ants and forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession? *J. Trop. Ecol.* 11: 651-669.
- FARJI-BRENER, A. G. 2001. Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Oikos* 92: 169–177.
- FENNAH, R. G. 1950. Parasol ants, their life history and methods for their control. *Proc. Agricul. Soc. Trinidad* 50: 312–326.
- FENNER, M. 1987. Seedlings. *New Phytol.* 106: 35–47.

- FOWLER, H. G., M. I. PAGANI, A. O. SILVA, L. C. FORTI, V. PEREIRA DA SILVA, AND H. VASCONCELOS. 1989. A pest is a pest is a pest? The dilemma of neotropical leaf-cutting ants: keystone taxa of natural ecosystems. *Environ. Manag.* 13: 671–675.
- FOWLER, H. G., L. C. FORTI, AND L. F. T. D. ROMAGNANO. 1990. Methods for the evaluation of leaf-cutting ant harvest. *In* R. K. Vander Meer, K. Jaffe and A. Cedenõ (Eds.). *Applied Myrmecology - A world perspective*, pp. 228-241, Westview Press, Boulder, San Francisco, U.S.A.
- GARRETTSON, M., J. STETZEL, B. HALPERN, J. HEARN, B. LUCEY, AND M. MCKONE. 1998. Diversity and abundance of understory plants on active and abandoned nest of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in Costa Rica rain forest. *J. Trop. Ecol.* 14: 17–26.
- HAINES, B. 1975. Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. *In* F. G. Golley, and E. Medina (Eds.). *Tropical Ecological Systems*, pp. 99-111. Springer Verlag, New York.
- HANLEY, M. E., M. FENNER, AND P. J. EDWARDS. 1995. The effect of seedling age on the likelihood of herbivory by the slug *Deroceras reticulatum*. *Funct. Ecol.* 9: 754–759.
- HENDRIX, S. D. 1988. Herbivory and its impact on plant reproduction. *In* J. Lovett-Doust, and L. Lovett-Doust (Eds.). *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*, pp. 246–266. Oxford University Press, Oxford, UK.
- HULME, P. E. 1994. Seedling herbivory in grassland: relative impact of vertebrate and invertebrate herbivores. *J. Ecol.* 82: 873–880.
- HULME, P. E. 1996. Herbivory, plant regeneration and species coexistence. *J. Ecol.* 84: 609–615.
- HUMPHREY, J. W., AND M. D. SWAINE. 1997. Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods. II. Insect defoliation of trees and seedlings. *J. App. Ecol.* 34: 585–593.
- IBGE. 1985. Atlas Nacional do Brasil: Região Nordeste. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- IBGE. 1992. Manual técnico da vegetação brasileira. IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.

- JAFFE, K., AND E. VILELA. 1989. On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary rainforest. *Biotropica* 21: 234–236.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in Tropical Forest. *Am. Nat.* 104: 501–528.
- KARBAN, R., AND S. Y. STRAUSS. 1993. Effects of herbivores on growth and reproduction of their perennial host, *Erigeron glaucus*. *Ecology* 74: 39–46.
- KULMAN, H. M. 1971. Effects of insect defoliation on growth and mortality of trees. *Ann. Rev. Entomol.* 16: 289–324.
- LAURANCE, W. F., L. V. FERREIRA, J. M. RANKIN-DE-MERONA, AND S. G. LAURANCE. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79: 2032–2040.
- LEMEN, C. 1981. Elm trees and elm leaf beetles: patterns of herbivory. *Oikos* 36: 65–67.
- LITTLEDYKE, M., AND J. M. CHERRETT. 1978. Defence mechanisms in young and old leaves against cutting by the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.). *Bull. Entomol. Res.* 68: 263–274.
- LOPES, M. S. 2003. Florística, aspectos ecológicos e distribuição altitudinal das pteridófitas em remanescente de floresta Atlântica no estado de Pernambuco. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.
- LOWMAN, M. D. 1985. Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of five Australian rainforest tree species. *Aust. J. Ecol.* 10: 7–24.
- MARON, J. L., AND M. J. KAUFFMAN. 2006. Habitat-specific impacts of multiple consumers on plant population dynamics. *Ecology* 87: 113–124.
- MARQUIS, R. J. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537–539.

- MEYER, S. T. 2008. Ecosystem engineering in fragmented forests: edge-mediated hyperabundance of leaf-cutting ants and resulting impacts on forest structure, microclimate and regeneration. PhD Thesis. Universität Kaiserslautern. Kaiserslautern, Germany.
- NICHOLS-ORIAN, C. M., AND J. C. SCHULTZ. 1989. Leaf toughness affects leaf harvesting by the leaf-cutter ant *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* 21: 80–83.
- NICHOLS-ORIAN, C. M., AND J. C. SCHULTZ. 1990. Interactions among leaf toughness, chemistry, and harvesting by attine ants. *Ecol. Entomol.* 15: 311–320.
- OLIVEIRA, M. A., A. S. GRILLO, AND M. TABARELLI. 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38: 1–6.
- PARKER, M. A., AND A. G. SALZMAN. 1985. Herbivore exclosure and competitor removal: effects on juvenile survivorship and growth in the shrub *Gutierrezia microcephala*. *J. Ecol.* 73: 903–913.
- PERNAMBUCO, Secretaria de Ciência, Tecnologia e Meio Ambiente. 2002. Atlas da Biodiversidade de Pernambuco. Sectma, Recife, Brasil.
- PIO CORRÊA, M. 1926. Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas. Ministério da Agricultura (primeira edição). Rio de Janeiro, Brasil.
- QUINLAN, R. J., AND J. M. CHERRETT. 1979. The role of fungus in the diet of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.). *Ecol. Entomol.* 4: 151–160.
- RIBEIRO-NETO, J. D. 2009. Formigas cortadeiras *Atta sexdens* L. forrageiam preferencialmente sobre plantas submetidas a estresse hídrico Dissertação de Mestrado - Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.
- ROCKWOOD, L. L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. *Ecology* 54: 1363–1369.
- ROCKWOOD, L. L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology* 57: 48–61.

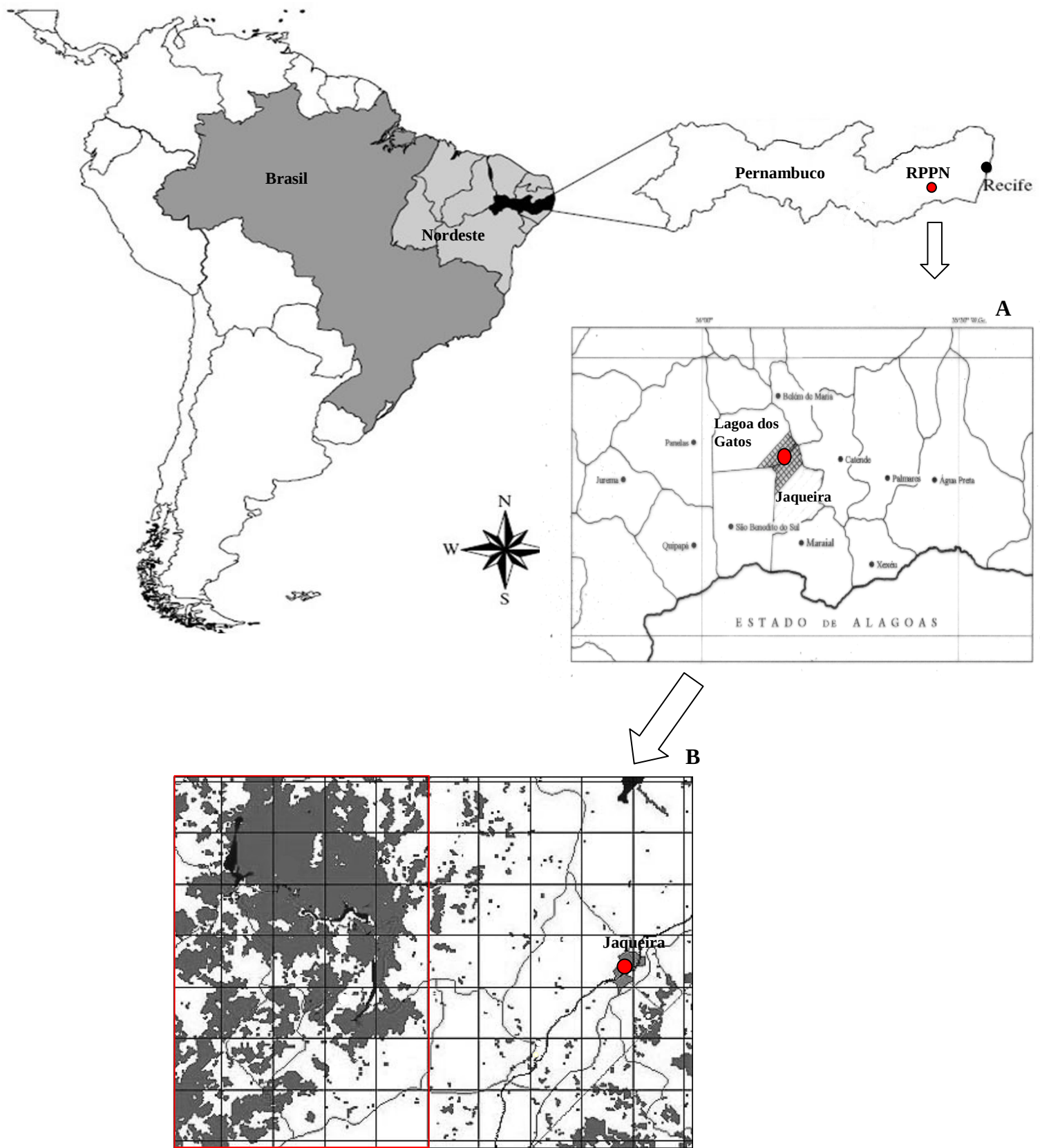
- ROCKWOOD, L. L. 1977. Foraging patterns and plant selection in Costa Rican leaf-cutting ants. *J. New York Entomol. Soc.* 85: 222–233.
- RODA, S. A. 2002. Aves endêmicas e ameaçadas de extinção no Estado de Pernambuco. *In* M. Tabarelli, and J. M. C. Silva. (Orgs.). *Diagnóstico da Biodiversidade de Pernambuco*, pp. 537–555, Editora Massangana, Recife, Brasil.
- SANTOS, E. M., AND A. C. O. Q. CARNAVAL. 2002. Anfíbios anuros do Estado de Pernambuco. *In* M. Tabarelli, and J. M. C. Silva. (Orgs.). *Diagnóstico da Biodiversidade de Pernambuco*, pp. 529–535, Editora Massangana, Recife, Brasil.
- SCHOEREDER, J. H., AND L. M. COUTINHO. 1990. Fauna e estudo zoossociológico das espécies de saúvas (Formicidae, Attini) de duas regiões de cerrado do estado de São Paulo. *Rev. Bras. Entomol.* 34: 561–568.
- SHEPHERD, J. D. 1985. Adjusting foraging effort to resources in adjacent colonies of the leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Biotropica* 17: 245–252.
- SILVA, P. C. D., I. R. LEAL., R. WIRTH, AND M. TABARELLI. 2007. Harvesting of *Protium heptaphyllum* (Aubl.) March. seeds (Burseraceae) by the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. promotes seed aggregation and seedling mortality. *Revista Brasil. Bot.* 30: 553–560.
- SIQUEIRA-FILHO, J. A., AND E. M. C. LEME. 2000. Suplemento: *Neoregelia* Subgênero *Longipetalopsis*. *In* E. M. C. Leme (Ed.). *Nidularium - Bromélias da Mata Atlântica*, pp. 231–237, Sextante, Rio de Janeiro, Brasil.
- SIQUEIRA-FILHO, J. A. 2003. Fenologia da floração, ecologia da polinização e conservação de Bromeliaceae na Floresta Atlântica Nordeste. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil.
- SOKAL, R. R., AND ROHLF, F. J. 1995. *Biometry* (third edition). W. H. Freeman and Company, New York, U.S.A.
- SWAINE, M. D. 1996. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *J. Ecol.* 84: 419–428.

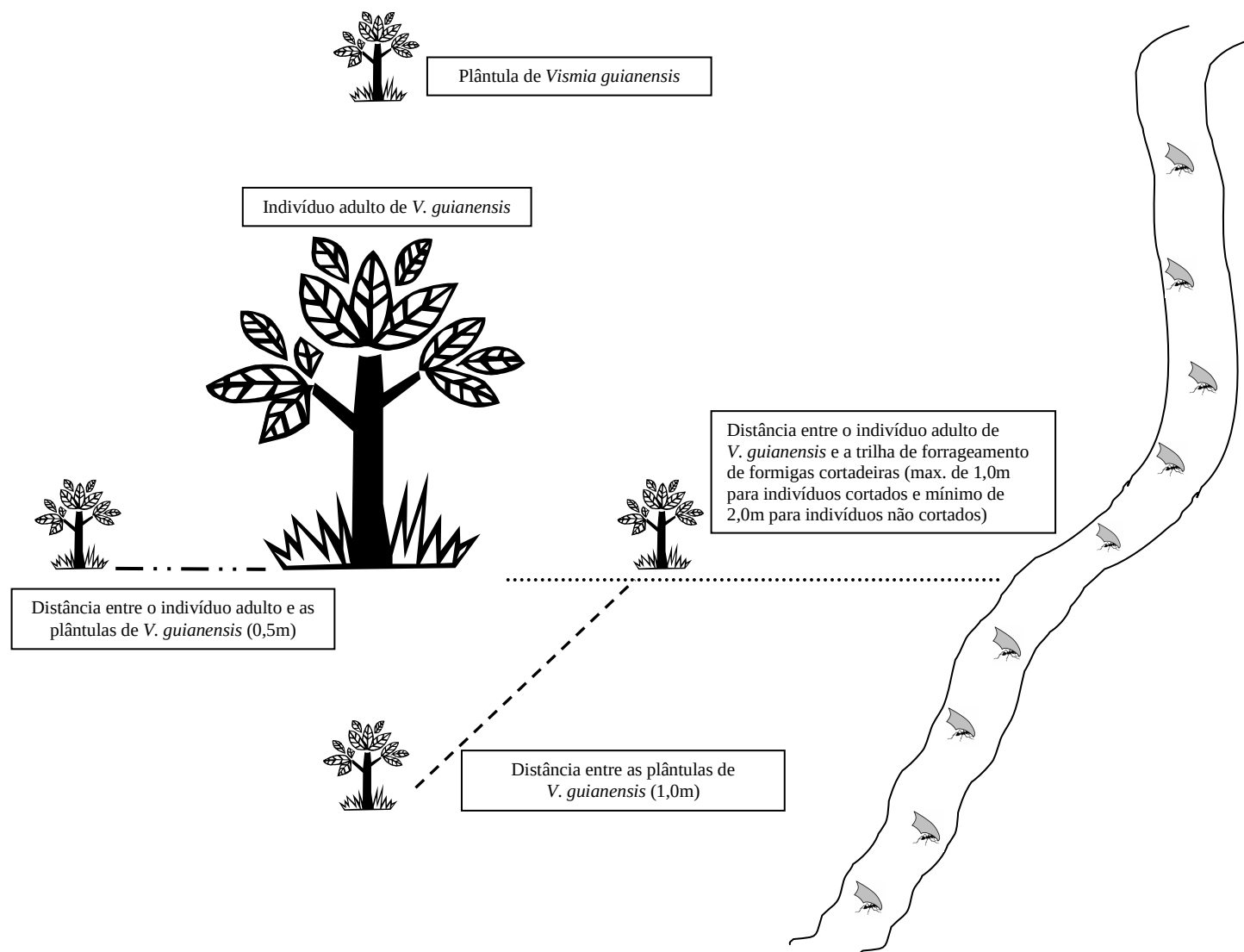
- TERBORGH, J. 1990. Seed and fruit dispersal – commentary. In K. S. Bawa, and M. Hadley (Eds.). Reproductive ecology of tropical forest plants, pp. 181–190, UNESCO and The Parthenon Publishing Group, Paris, France.
- VASCONCELOS, H. L. 1990. Foraging activity of two species of leafcutting ants (*Atta*) in a primary forest of the central Amazon. *Insects Soc.* 37: 131–145.
- VELOSO, H. P., A. L. R. RANGEL-FILHO, AND J. C. A. LIMA. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal (primeira edição). IBGE, Rio de Janeiro, Brasil.
- WEINER, J. 1993. Competition, herbivory and plant size variability: *Hypochoeris radicata* grazed by snails (*Helix aspersa*). *Funct. Ecol.* 7: 47–53.
- WILSON, D. E., AND D. H. JANZEN. 1972. Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchids: seed density and distance from the parent. *Ecology* 53: 954–959.
- WIRTH, R., W. BEYSLAG, R. J. RYEL, AND B. HÖLLDOBLER. 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. *J. Trop. Ecol.* 13: 741–757.
- WIRTH, R., H. HERZ, R. J. RYEL, W. BEYSLAG, AND B. HÖLLDOBLER. 2003. Herbivory of leaf-cutting ants – A case study on *Atta colombica* in the Tropical Rainforest of Panama. Springer, Berlin, Germany.
- WIRTH, R., S. T. MEYER, W. R. ALMEIDA, M. V. ARAÚJO JR., V. S. BARBOSA, AND I. R. LEAL. 2007. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. *J. Trop. Ecol.* 23: 501–505.

LEGENDA DE FIGURAS

Fig. 1. Localização (em vermelho) da RPPN Frei Caneca no estado de Pernambuco, Brasil. No detalhe A, localização da RPPN (em vermelho) entre os municípios de Jaqueira e Lagoa dos Gatos. No detalhe B, as partes em cinza delimitadas correspondem aos fragmentos de floresta que compõem a RPPN Frei Caneca; em branco, plantação de cana; as linhas pretas correspondem a estradas; e o ponto vermelho, a cidade de Jaqueira.

Fig. 2. Disposição das plântulas de *Vismia guianensis* em relação à planta adulta e às trilhas de forrageamento de formigas cortadeiras.

**Fig. 1**

**Fig. 2**

CONCLUSÕES

- ✓ A influência da herbivoria por formigas cortadeiras nas espécies de plantas estudadas reduziu a produção de estruturas reprodutivas afetando, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo destas espécies. Acredita-se que a realocação de recursos para repor as perdas de tecidos vegetativos tenha reduzido a disponibilidade de recursos para produção de estruturas reprodutivas.
- ✓ A herbivoria de formigas cortadeiras não teve influência na sobrevivência e no crescimento, medido através dos parâmetros de altura e número de folhas, de *Vismia guianensis*. O indivíduo adulto co-específico utilizado como “atrativo” para as formigas cortadeiras, por ser um recurso mais perene e apresentar-se provavelmente mais palatável, parece ter atraído para si o esforço de forrageamento das formigas.

ANEXO I - NORMAS DE PUBLICAÇÃO DA REVISTA BIOTROPICA

BIOTROPICA – JOURNAL OF THE ASSOCIATION FOR TROPICAL BIOLOGY AND CONSERVATION

CHECKLIST FOR PREPARATION OF MANUSCRIPTS AND ILLUSTRATIONS

(updated March 2009)

Online submission and review of manuscripts is mandatory effective 01 January 2005.

Please format your paper according to these instructions and then go to the following website to submit your manuscript (<http://mc.manuscriptcentral.com/bittr>). Contact the BIOTROPICA Office for assistance if you are unable to submit your manuscript via Manuscript Central (biotropica@env.ethz.ch).

Authors are requested to provide a **cover letter** that details the **novelty**, **relevance** and **implications** of their work, and a brief explanation of the suitability of the work for BIOTROPICA. The number of words in the manuscript should also be given in the cover letter.

Owing to limited space within Biotropica we ask authors to place figures and tables that do not have central relevance to the manuscript as online Supporting Information (SI). SI accompanies the online version of a manuscript and will be fully accessible to everyone with electronic access to Biotropica. Authors are welcome to submit supplementary information, including photographs, for inclusion as SI, although all such material must be cited in the text of the printed manuscript. The Editor reserves the right to make decisions regarding tables, figures and other materials in SI. If authors disagree with the Editor's decision, they could ask for such tables and figures to be included in the printed article on the condition that the authors cover the additional page charges incurred at the rate of US \$60 per page.

I. General Instructions

- Publication must be in English, but second abstract in other languages (such as Spanish, French, Portuguese, Hindi, Arabic, Chinese etc.) may be published as online Supporting Information. BIOTROPICA offers assistance in editing manuscripts if this is required (see English Editorial Assistance below). Second abstracts will **not** be copy-edited and the author(s) must take full responsibility for content and quality.
- Manuscripts may be submitted in the following categories, based on these suggested word limits:
 - Paper (up to 5000 words)
 - Insights (up to 2000 words)

Review (up to 8000 words)

Commentary (up to 2000 words)

Word counts exclude title page, abstract(s), literature cited, tables, figures, or appendices.

- Use 8.5" x 11" page size (letter size). Double space everything, including tables, figure legends, abstract, and literature cited.
- Use a 1" margin on all sides. Align left. Avoid hyphens or dashes at ends of lines; do not divide a word at the end of a line.
- Use standard 12 point type (Times New Roman).
- Indent all but the first paragraph of each section.
- Use italics instead of underline throughout. Italicize non-English words such as *e.g.*, *i.e.*, *et al.*, *cf.*, *ca.*, *n.b.*, *post-hoc*, and *sensu* (the exceptions being 'vs.' and 'etc.').
- Include page number in the centre of all pages. Do use line numbering starting on each page.
- Cite each figure and table in the text. Tables and figures must be numbered in the order in which they are cited in the text.
- Use these abbreviations: yr (singular & plural), mo, wk, d, h, min, sec, diam, km, cm, mm, ha, kg, g, L, g/m²
- For units, avoid use of negative numbers as superscripts: use the notation /m² rather than m⁻².
- Write out other abbreviations the first time they are used in the text; abbreviate thereafter: "El Niño Southern Oscillation (ENSO) . . ."
- Numbers: Write out one to ten unless a measurement (*e.g.*, four trees, 6 mm, 35 sites, 7 yr, 10 × 5 m, > 7 m, ± SE) or in combination with other numbers (*e.g.*, 5 bees and 12 wasps). Use a comma as a separator in numbers with **more than** four digits (*i.e.*, 1000, but 10,000); use decimal points as in 0.13; 21°C (no spaces); use dashes to indicate a set location of a given size (*e.g.*, 1-ha plot).
- Spell out 'percent' except when used in parentheses (20%) and for 95% CI.
- Statistical abbreviations: Use italics for *P*, *N*, *t*, *F*, *R*², *r*, *G*, *U*, *N*, ÷2 (italics, superscripts non-italics); but use roman for: df, SD, SE, SEM, CI, two-way ANOVA
- Dates: 10 December 1997; Times: 0930 h, 2130 h
- Latitude and Longitude are expressed as: 10°34'21. N, 14°26'12. W
- Above sea level is expressed as: asl
- Regions: SE Asia, UK (no periods), but note that U.S.A. includes periods.

- Geographical place names should use the English spelling in the text (Zurich, Florence, Brazil), but authors may use their preferred spelling when listing their affiliation (Zürich, Firenze, Brasil).
- Lists in the text should follow the style: ... : (1)... ; (2)...; and (3)..., as in, “The aims of the study were to: (1) evaluate pollination success in *Medusagyne oppositifolia*; (2) quantify gene flow between populations; and (3) score seed set.”
- Each reference cited in text must be listed in the Literature Cited section, and vice versa. Double check for consistency, spelling and details of publication, including city and country of publisher.
- For manuscripts ACCEPTED for publication but not yet published, cite as Yaz (in press) or (Yaz, in press). Materials already published online can be cited using the digital object identifier (doi)
- Literature citations in the text are as follows:
 - One author: Yaz (1992) or (Yaz 1992)
 - Two authors: Yaz and Ramirez (1992); (Yaz & Ramirez 1992)
 - Three or more authors: Yaz *et al.* (1992), but include ALL authors in the literature cited section.
- Cite unpublished materials or papers not in press as (J. Yaz, pers. obs.) or (J. Yaz, unpubl. data). Initials and last name must be provided. ‘In prep’ or ‘submitted’ are NOT acceptable, and we encourage authors not to use ‘pers. obs.’ or ‘unpubl. data’ unless absolutely necessary. Personal communications are cited as (K. A. Liston, pers. comm.).
- Use commas (Yaz & Taz 1981, Ramirez 1983) to separate citations, BUT use semicolon for different types of citations (Fig. 4; Table 2) or with multiple dates per author (Yaz *et al.* 1982a, b; Taz 1990, 1991). Order references by year, then alphabetical (Azy 1980, Yaz 1980, Azy 1985).
- Assemble manuscripts in this order:
 - Title page
 - Abstract (s)
 - Key words
 - Text
 - Acknowledgments (spelled like this)
 - Literature cited
 - Tables

Appendix (when applicable)

Figure legends (one page)

Figures

- For the review purpose, submit the entire manuscript, with Tables, Figure legends and Figures embedded at the end of the manuscript text, as a Microsoft Word for Windows document (*.doc), or equivalent for Mac or Linux. Do NOT submit papers as pdf files.

II. Title Page

(Do not number the title page)

- Running heads two lines below top of page. LRH: Yaz, Pirozki, and Peigh (may not exceed 50 characters or six author names; use Yaz *et al.*) RRH: Seed Dispersal by Primates (use capitals; may not exceed 50 characters or six words)
- Complete title, flush left, near middle of page, Bold Type and Initial Caps, usually no more than 12 words.
- Where species names are given in the title it should be clear to general readers what type(s) of organism(s) are being referred to, either by using Family appellation or common name. For example: 'Invasion of African Savanna Woodlands by the Jellyfish tree *Medusagyne oppositifolia*', or 'Invasion of African Savanna Woodlands by *Medusagyne oppositifolia* (Medusagynaceae)'
- Titles that include a geographic locality should make sure that this is clear to the general reader. For example: 'New Species of Hummingbird Discovered on Flores, Indonesia', and NOT 'New Species of Hummingbird Discovered on Flores'.
- Below title, include author(s) name(s), affiliation(s), and unabbreviated complete address(es). Use superscript number(s) following author(s) name(s) to indicate current location(s) if different than above. In multi-authored papers, additional footnote superscripts may be used to indicate the corresponding author and e-mail address. **Please refer to a current issue.**
- At the bottom of the title page every article must include: Received ____; revision accepted ____ . (BIOTROPICA will fill in dates.)

III. Abstract Page

(Page 1)

- Abstracts should be concise (maximum of 250 words for papers and reviews; 50 words for Insights; no abstract for Commentary). Include brief statements about the intent, materials and methods, results, and significance of findings. The abstract of Insights should emphasise the novelty and impact of the paper.
- Do not use abbreviations in the abstract.
- **Authors are strongly encouraged to provide a second abstract in the language relevant to the country in which the research was conducted**, and which will be published as online Supporting Information. This second abstract should be embedded in the manuscript text following the first abstract.
- Provide up to eight key words after the abstract, separated by a semi-colon (;). Key words should be listed alphabetically. Include location, if not already mentioned in the title. See style below. Key words should NOT repeat words used in the title. Authors should aim to provide informative key words— avoid words that are too broad or too specific.
- *Key words:* Melastomataceae; *Miconia argentea*; seed dispersal; Panama; tropical wet forest.— Alphabetized and key words in English only.

IV. Text

(Page 2, etc) See General Instructions above, or recent issue of BIOTROPICA (Section I).

- No heading for Introduction. First line or phrase of Introduction should be SMALL CAPS.
- Main headings are **METHODS**, **RESULTS**, and **DISCUSSION**: All CAPITALS and **Bold**. Flush left, one line.
- One line space between main heading and text
- Second level headings: SMALL CAPS, flush left, Capitalize first letter, begin sentence with em-dash, same line (*e.g.*, INVENTORY TECHNIQUE.—The ant inventory...).
- Use no more than second level headings.
- Do not use footnotes in this section.
- References to figures are in the form of ‘Fig. 1’, and tables as ‘Table 1’. Reference to online Supporting Information is as ‘Fig. S1’ or ‘Table S1’.

V. Literature Cited

(Continue page numbering and double spacing)

- No 'in prep.' or 'submitted' titles are acceptable; cite only articles published or 'in press'. 'In press' citations must be accepted for publication. Include journal or publisher.
- Verify all entries against original sources, especially journal titles, accents, diacritical marks, and spelling in languages other than English.
- Cite references in alphabetical order by first author's surname. References by a single author precede multi-authored works by the same senior author, regardless of date.
- List works by the same author chronologically, beginning with the earliest date of publication.
- Insert a period and space after each initial of an author's name; example: YAZ, A. B., AND B. AZY. 1980.
- Authors Names: use SMALL CAPS.
- **Every** reference should spell out author names as described above. BIOTROPICA no longer uses 'emdash' (—) to substitute previously mentioned authors.
- Use journal name abbreviations (see <http://www.bioscience.org/atlas/jourabbr/list.htm>). If in doubt provide full journal name.
- Double-space. Hanging indent of 0.5 inch.
- Leave a space between volume and page numbers and do not include issue numbers.
27: 3–12
- Article in books, use: AZY, B. 1982. Title of book chapter. *In* G. Yaz (Ed.). Book title, pp. 24–36. Blackwell Publications, Oxford, UK.
- Dissertations, use: 'PhD Dissertation' and 'MSc Dissertation'.

VI. Tables

(Continue page numbering)

- Each table must start on a separate page, double-spaced. The Table number should be in Arabic numerals followed by a period. Capitalize first word of title, double space the table caption. Caption should be italicized, except for words and species names that are normally in italics.
- Indicate footnotes by lowercase superscript letters (a, b, c, etc.).
- Do not use vertical lines in tables.

- Ensure correct alignment of numbers and headings in the table (see current issues)
- Tables must be inserted as a Word table or copy and pasted from Excel in HTML format.

VII. Figure Legends

(Continue page numbering)

- Double-space legends. All legends on one page.
- Type figure legends in paragraph form, starting with 'FIGURE' (uppercase) and number.
- Do not include 'exotic symbols' (lines, dots, triangles, etc.) in figure legends; either label them in the figure or refer to them by name in the legend.
- Label multiple plots/images within one figure as A, B, C etc, as in 'FIGURE 1. Fitness of *Medusagyne oppositifolia* as indicated by (A) seed set and (B) seed viability', making sure to include the labels in the relevant plot.

VIII. Preparation of Illustrations or Graphs

Please consult <http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/illustration.asp> for detailed information on submitting electronic artwork. We urge authors to make use of online Supporting Information, particularly for tables and figures that do not have central importance to the manuscript. If the editorial office decides to move tables or figures to SI, a delay in publication of the paper will necessarily result. We therefore advise authors to identify material for SI on submission of the manuscript.

- Black-and-white or half-tone (photographs), drawings, or graphs are all referred to as 'Figures' in the text. Consult editor about color figures. Reproduction is virtually identical to what is submitted; flaws will not be corrected. Consult a recent issue of BIOTROPICA for examples.
- If it is not possible to submit figures embedded within the text file, then submission as *.pdf, *.tif or *.eps files is permissible.
- Native file formats (Excel, DeltaGraph, SigmaPlot, etc.) cannot be used in production. When your manuscript is accepted for publication, for production purposes, authors will be asked upon acceptance of their papers to submit:
 - Line artwork (vector graphics) as *.eps, with a resolution of < 300 dpi at final size
 - Bitmap files (halftones or photographs) as *.tif or *.eps, with a resolution of < 300 dpi at final size

- Final figures will be reduced. Be sure that all text will be legible when reduced to the appropriate size. Use large legends and font sizes. We recommend using Arial font (and NOT Bold) for labels within figures.
- Do not use negative exponents in figures, including axis labels.
- Each plot/image grouped in a figure or plate requires a label (*e.g.*, A, B). Use upper case letters on grouped figures, and in text references.
- Use high contrast for bar graphs. Solid black or white is preferred.

IX. Insights (up to 2000 words)

Title page should be formatted as with Papers (see above; RRH: “Insights”)

- No section headings.
- Up to two figures or tables (additional material can be published as online Supporting Information).

X. Appendices

- We do NOT encourage the use of Appendices unless absolutely necessary. Appendices will be published as online Supporting Information in almost all cases.
- Appendices are appropriate for species lists, detailed technical methods, mathematical equations and models, or additional references from which data for figures or tables have been derived (*e.g.*, in a review paper). If in doubt, contact the editor.
- Appendices must be referred to in the text, as Appendix S1. Additional figures and tables may be published as SI (as described above), but these should be referred to as Fig. S1, Table S1.
- Appendices should be submitted as a separate file.
- The editor reserves the right to move figures, tables and appendices to SI from the printed text, but will discuss this with the corresponding author in each case.

English Editorial Assistance

Authors for whom English is a second language may choose to have their manuscript professionally edited before submission to improve the English and to prepare the manuscript in accordance with the journal style. Biotropica provides this service at the cost of US\$ 25, - per hour. Please contact the Biotropica office at Biotropica@env.ethz.ch if you wish to make

use of this service. The service is paid for by the author and use of a service does not guarantee acceptance or preference for publication.

Manuscripts that are scientifically acceptable but require rewriting to improve clarity and to conform to the Biotropica style will be returned to authors with a provisional acceptance subject to rewriting. Authors of such papers may use the Biotropica editing service at the cost of US\$ 25, - per hour for this purpose.

Most papers require between two to four hours, but this is dependent on the work required. Authors will always be contacted should there be any uncertainty about scientific meaning, and the edited version will be sent to authors for final approval before proceeding with publication.

Questions? Please consult the online user's guide at Manuscript Central first before contacting the editorial office

Phone: 0041 44 632 89 45

Editor's Phone: 0041 44 632 86 27

Fax: 0041 44 632 15 75

biotropica@env.ethz.ch

Please use this address for all inquiries concerning manuscripts and editorial correspondence.