



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

**A DISTRIBUIÇÃO DAS FORMIGAS CORTADEIRAS (*ATTA CEPHALOTES*) E SEU
PAPEL NA REGENERAÇÃO DE UM TRECHO DE FLORESTA ATLÂNTICA
NORDESTINA**

PAULO SÁVIO DAMÁSIO DA SILVA

RECIFE, 2008

PAULO SÁVIO DAMÁSIO DA SILVA

**A DISTRIBUIÇÃO DAS FORMIGAS CORTADEIRAS (*ATTA CEPHALOTES*) E SEU
PAPEL NA REGENERAÇÃO DE UM TRECHO DE FLORESTA ATLÂNTICA
NORDESTINA**

**Tese de doutorado apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Biologia Vegetal do Centro de Ciências
Biológicas da Universidade Federal de
Pernambuco como parte dos requisitos
para a obtenção do título de Doutor.**

Orientador: Dr. Marcelo Tabarelli

Co-orientadores: Dra. Inara Leal

Dr. Rainer Wirth

RECIFE, 2008

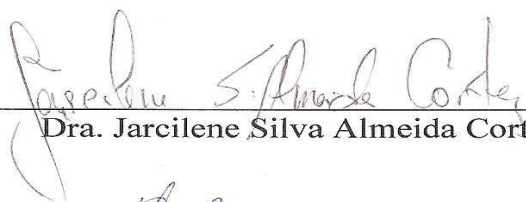
PAULO SÁVIO DAMÁSIO DA SILVA

“A DISTRIBUIÇÃO DAS FORMIGAS
CORTADEIRAS (*Atta cephalotes*) E SEU PAPEL NA
REGENERAÇÃO DE UM TRECHO DE FLORESTA
ATLÂNTICA NORDESTINA”

BANCA EXAMINADORA:



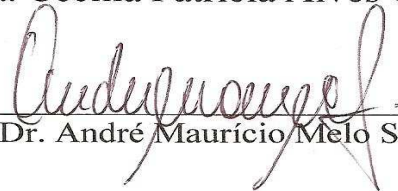
Dr. Marcelo Tabarelli (Orientador)-UFPE



Dra. Jarcilene Silva Almeida Cortez - UFPE



Dra. Ceeília Patrícia Alves Costa - UFPE



Dr. André Maurício Melo Santos - UFPE



Dra. Elcida de Lima Araújo - UFRPE

Recife-PE.
2008

Silva, Paulo Sávio Damásio da.

A distribuição das formigas cortadeiras (*Atta chephalotes*) e seu papel na regeneração de um trecho de Floresta Atlântica Nordestina / Paulo Sávio Damásio da Silva. – Recife: O Autor, 2008.

117 folhas: il., fig., tab.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CCB. Departamento de Micologia. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, 2008.

Inclui bibliografia e anexos.

1. Formigas cortadeiras. 2. Floresta Atlântica Nordestina. 3. Fragmentação florestal. I. Título

Capítulo 2

630

CDU (2.ed.)

UFPE

577.3

CDD (22.ed.)

CCB – 2008-191

Agradecimentos

À minha família, pela vida que se fez em amizade, carinho, amor, etc.

Indiretamente ou diretamente sempre os tive nos meus dias,

Com o apoio incontestável, comburente pelo calor de mãe,

E o tímido, mas forte, inconsciente e dedicado amor do meu pai.

A Ana Gabriela, o amor se fez em vida, à vida contraiu esperanças,

A paixão se explanou em atitudes, carinho e cuidados.

Os dias de trabalho em Serra Grande, ainda batem em meu peito,

As difíceis noites, atrás das formigas cortadeiras, se dissolveram em saudade,

E nos dias de sol ou de chuva, aos poucos, eu tive uma das mais fantásticas descobertas,

O verdadeiro companheirismo de uma mulher.

Mas seria injusto não lembrar os amigos que também me trouxeram luz.

Cada um sabe onde me encontrar no passado.

Em especial, eu agradeço ao professor Heleno; a Amaro Castro; a Bráulio, mas não esqueço das risadas; a Patriota, também pela ajuda na *Homerange* e longas caminhadas e aventuras; Michele, minha irmã adotiva, os gritos na floresta que deixaram traumas, mas carinhosas lembranças; Alexandre e Úrsula, as discussões que desciam redondas; Gilsean e Seu Hercílio, pela disposição e eventuais taquicardias. E a Biu, Graciliano, Jana, Layana, Cintiazinha, Manoel, Marcondes, Olivier, Paty Cara, André Santos, Wal, Wanessa, Sebastian e Christoph, agradeço os bons momentos, sejam científicos ou de diversão.

A Inara Leal, Marcelo Tabarelli e Rainer Wirth, pela adoção e orientação desde a graduação.

Eu os agradeço especialmente e posso dizer que encontrei nos três, grandes amigos.

Certamente, não estarei mais presente no seu grupo de orientados, pois é preciso seguir em frente. Mas os levarei com carinho nas lembranças e nos ensinamentos.

Aos professores do PPGBV-UFPE, por todos os outros ensinamentos.

A Hildebrando pela ajuda sempre necessária com as burocracias.

À Usina Serra Grande, por permitir a realização de tantos trabalhos de biologia em suas áreas de mata.

Aos membros titulares e suplentes da banca examinadora, Prof^a. Dra. Jarcilene Cortez, Prof^a. Dra. Cecília P. Alves Costa e Prof^a. Dra. Ariadna Valentina, pelas valiosas sugestões dadas, que, sem dúvida, melhoraram imensamente a versão final desta dissertação.

Ao Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste e a Conservação Internacional do Brasil, pelo apoio logístico.

À Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Fundação O Boticário e Conselho Alemão de Pesquisa (DFG), pelo apoio financeiro ao projeto.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, à Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior e ao DAAD (*Deutscher Akademischer Austausch Dienst*) pelas bolsas concedidas durante o doutorado no Brasil e Alemanha.

Apresentação

Esta tese não apenas apresenta conhecimentos sobre a ecologia de formigas cortadeiras, em específico, *Atta cephalotes*, mas busca esclarecer o seu papel na regeneração de um trecho de floresta Atlântica nordestina.

A primeira parte deste texto corresponde à fundamentação teórica, onde é possível encontrar informações sobre: (1) ecologia geral das formigas cortadeiras; (2) seu papel e sua distribuição em florestas primárias e secundárias; (3) a floresta Atlântica - uma síntese sobre seu histórico de uso e situação atual; (4) a fragmentação florestal - padrão e processos envolvidos; e, (5) os tipos florestais e a importância das florestas secundárias para a conservação.

A segunda parte corresponde ao primeiro capítulo que tem como título **“Densidade e forrageamento de formigas cortadeiras (*Atta cephalotes*) ao longo de uma cronosequência sucessional e suas implicações para a conservação da floresta Atlântica”**. Neste capítulo, o autor buscou entender como a idade de regeneração e a composição florística, em trechos de florestas secundárias com diferentes status sucessionais, influenciam a densidade e o tamanho da área de forrageamento de colônias de formigas cortadeiras. Foram apresentadas também: (1) estimativas do potencial de exploração das formigas (proporção total de suas áreas de forrageamento com relação à área total do trecho de floresta) em função do status sucessional, e (2) expectativas para o aumento na densidade de colônias, em escala regional, com a criação de florestas secundárias.

Finalmente, a terceira parte refere-se ao segundo capítulo, **“Influência das formigas cortadeiras (*Atta cephalotes*) sobre a comunidade de plântulas em um trecho de floresta Atlântica nordestina”**. Neste capítulo, a comunidade de plântulas em áreas de forrageamento das formigas cortadeiras, tendo como base em parâmetros como riqueza e diversidade, foi comparada com áreas fora da influência das formigas. Além disso, o estabelecimento de

plântulas em função da distância das colônias foi avaliado. Este capítulo também alerta para as consequências negativas da atividade destas formigas sobre a regeneração das florestas secundárias e, conseqüentemente, questiona a conservação e o futuro da floresta Atlântica Nordeste sob a perspectiva do aumento na densidade de colônias.

I. Fundamentação Teórica	1
Aspectos gerais das formigas cortadeiras	1
Seletividade na coleta do material forrageado	2
Distribuição da formigas cortadeiras em florestas contínuas e fragmentadas	3
O papel das formigas cortadeiras nas florestas tropicais	4
A floresta Atlântica	7
A fragmentação florestal	10
Os tipos florestais e a importância das florestas secundárias para a conservação	14
II. Referências Bibliográficas	15
III. MANUSCRITO A SER ENVIADO AO PERIÓDICO JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY	27
Densidade e forrageamento de formigas cortadeiras (<i>Atta cephalotes</i>) ao longo de uma cronosequência sucessional e suas implicações para a conservação da floresta Atlântica	29
INTRODUÇÃO	30
ÁREA DE ESTUDO	33
MATERIAIS E MÉTODOS	34
Densidade de colônias	34
Áreas de forrageamento	35
Análise estatística	36
RESULTADOS	36
DISCUSSÃO	37
AGRADECIMENTOS	42
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	42
LEGENDAS DAS FIGURAS	48
IV. MANUSCRITO A SER ENVIADO AO PERIÓDICO BIOTROPICA	52
Influência das formigas cortadeiras (<i>Atta cephalotes</i>) sobre a comunidade de plântulas em um trecho de floresta Atlântica nordestina ^{#1}	53
Introdução	55
Materiais e Métodos	58
Área de Estudo.	58
Diversidade de plântulas.	59
Germinação de sementes e mortalidade de plântulas.	60
Análise Estatística.	61
Resultados	62
Diversidade de plântulas.	62
Germinação de sementes e mortalidade de plântulas.	63
Discussão	64
Diversidade de plântulas.	65
Germinação de sementes e mortalidade de plântulas.	69
Implicações para a regeneração em florestas secundárias.	72
Agradecimentos.	73
Referências Bibliográficas	74
V. Conclusões	95
VI. Resumo	96

VII. Abstract	98
ANEXO I	100
NORMAS DA REVISTA	100
Journal of Tropical Ecology	100
ANEXO II	106
NORMAS DA REVISTA	106
BIOTROPICA – JOURNAL OF THE ASSOCIATION FOR TROPICAL BIOLOGY AND CONSERVATION	106

Lista de figuras

- FIGURA 1 – LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO NA FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA, USINA SERRA GRANDE, AL, BRASIL (ADAPTADO DE PIMENTEL & TABARELLI, 2004), E A EXTENSÃO ORIGINAL DA FLORESTA ATLÂNTICA. ----- 48
- FIGURA 2 – DENSIDADE DE FORMIGAS CORTADEIRAS (*ATTA CEPHALOTES*), AO LONGO DE UMA CRONOSEQÜÊNCIA SUCESSIONAL EM ÁREAS DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS, LOCALIZADAS EM UM REMANESCENTE DE FLORESTA ATLÂNTICA, ESTADO DE ALAGOAS. $Y = 4.4083 - 0.1021 * X$ ($R^2 = 0,2355$; $DF = 1$; $P = 0,0450$).----- 48
- FIGURA 3 – ÁREAS DE USO DE FORMIGAS CORTADEIRAS (*ATTA CEPHALOTES*), AO LONGO DE UMA CRONOSEQÜÊNCIA SUCESSIONAL EM ÁREAS DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS, LOCALIZADAS EM UM REMANESCENTE DE FLORESTA ATLÂNTICA, ESTADO DE ALAGOAS. $Y = 298.3646 + 160.1344 * X$ ($R^2 = 0,3228$; $DF = 1$; $P = 0,0315$).----- 48
- FIGURA 4 – RELAÇÃO ENTRE AS ÁREAS DE USO DE FORMIGAS CORTADEIRAS (*ATTA CEPHALOTES*) E A RIQUEZA DE ESPÉCIES DE ÁRVORES PARA QUATRO ÁREAS DE FLORESTAS SECUNDÁRIAS, COM DIFERENTES IDADES DE REGENERAÇÃO, EM UM REMANESCENTE DE FLORESTA ATLÂNTICA, ESTADO DE ALAGOAS. $Y = 1380.867 + 188.5084 * X$ ($R^2 = 0,8847$; $DF = 1$, $P = 0,039$).----- 48
- FIGURA 5 – LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO NA FLORESTA ATLÂNTICA NORDESTINA, USINA SERRA GRANDE, AL, BRASIL (ADAPTADO DE PIMENTEL & TABARELLI, 2004). ----- 87
- FIGURA 6 – ESQUEMA PARA ANÁLISE DA DIVERSIDADE DE PLÂNTULAS MOSTRANDO O POSICIONAMENTO DOS QUADRANTES, PARA COLETA MENSAL DE PLÂNTULAS, EM ÁREAS DE FORRAGEAMENTO DAS FORMIGAS CORTADEIRAS (A UM METRO DE DISTÂNCIA DAS TRILHAS DE FORRAGEAMENTO) E EM ÁREAS SEM ATIVIDADE DESTAS FORMIGAS (ÁREAS CONTROLE). ----- 87
- FIGURA 7 – DIVERSIDADE DE PLÂNTULAS ($\pm EP$) NAS ÁREAS DE FORRAGEAMENTO E EM ÁREAS CONTROLE (I.E., SEM FORMIGAS). FORAM UTILIZADAS 15 COLÔNIAS DE *ATTA CEPHALOTES*, TOTALIZANDO 180 M² INVESTIGADOS POR TRATAMENTO, LOCALIZADAS EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS, NA USINA SERRA GRANDE, ALAGOAS, NORDESTE DO BRASIL. ----- 87
- FIGURA 8 – ACÚMULO DE ESPÉCIES DE PLÂNTULAS EM FUNÇÃO DO NÚMERO DE (A) ÁREAS COLETADAS E (B) INDIVÍDUOS PARA 15 COLÔNIAS DE *ATTA CEPHALOTES* LOCALIZADAS EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS, NA USINA SERRA GRANDE, ALAGOAS, NORDESTE DO BRASIL. OS CÍRCULOS PRETOS REPRESENTAM AS ÁREAS COM FORMIGAS E OS CÍRCULOS EM BRANCO AS ÁREAS CONTROLE, SEM ATIVIDADE DAS FORMIGAS. ----- 87
- FIGURA 9 – NMDS-ORDENAÇÃO DE 30 ÁREAS BASEADO NO COEFICIENTE DE DISSIMILARIDADE DE ESPÉCIES DE BRAY-CURTIS, SENDO 15 EM ÁREAS DE FORRAGEAMENTO DE COLÔNIAS DE *ATTA CEPHALOTES* E OUTRAS 15, EM ÁREAS CONTROLE (SEM ATIVIDADE DAS FORMIGAS), LOCALIZADAS EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS, NA USINA SERRA GRANDE, ALAGOAS, NORDESTE DO BRASIL. OS CÍRCULOS PRETOS REPRESENTAM AS ÁREAS COM FORMIGAS E OS CÍRCULOS EM BRANCO AS ÁREAS CONTROLE.----- 87
- FIGURA 10 – GERMINAÇÃO MÉDIA ($\pm EP$) DE SEMENTES DE *TAPIRIRA GUIANENSIS*, EM FUNÇÃO DA (A) IDADE DE REGENERAÇÃO, (B) DISTÂNCIA PARA A BORDA DAS COLÔNIAS DE *ATTA CEPHALOTES* (3, 6, 9, 12 E 15 M); E (C) INTERAÇÃO ENTRE AMBAS AS VARIÁVEIS. NINHOS DE *A. CEPHALOTES* ESTÃO LOCALIZADOS EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS, NA USINA SERRA GRANDE, ALAGOAS, NORDESTE DO BRASIL. ----- 88
- FIGURA 11 – MORTALIDADE MÉDIA MENSAL ($\pm EP$) DE PLÂNTULAS DE (A) *TAPIRIRA GUIANENSIS*, (B) *SIMAROUBA AMARA* E (C) *POUTERIA SP.*, EM FUNÇÃO DA CAUSA DE MORTE (S = SECA, CF = CORTE POR FORMIGAS, H = OUTRO TIPO DE HERBIVORIA, DF = DANO FÍSICO, NE = NÃO ESTABELECIMENTO DAS RADÍCULAS, O = OUTRAS CAUSAS). PLÂNTULAS ESTUDADAS FORAM EXPERIMENTALMENTE PLANTADAS NAS PROXIMIDADES DE COLÔNIAS DE *ATTA CEPHALOTES*, EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS, NA USINA SERRA GRANDE, ALAGOAS, NORDESTE DO BRASIL.----- 88
- FIGURA 12 – MORTALIDADE MÉDIA MENSAL ($\pm EP$) DE PLÂNTULAS DE *POUTERIA SP.*, ATRAVÉS DO CORTE PELAS FORMIGAS CORTADEIRAS, *ATTA CEPHALOTES* (REPRESENTADA POR CÍRCULOS PRETOS), CONTRA AS OUTRAS CAUSAS DE MORTE (CÍRCULOS BRANCOS), DISPOSTAS A TRÊS, SEIS, NOVE, DOZE E QUINZE METROS DAS COLÔNIAS; EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS, NA USINA SERRA GRANDE, ALAGOAS, NORDESTE DO BRASIL. ----- 88

Lista de tabelas

TABELA 1. LISTA DE ESPÉCIES E SUAS ESTRATÉGIAS DE REGENERAÇÃO IDENTIFICADAS EM ÁREAS DE FORRAGEAMENTO DE <i>ATTA CEPHALOTES</i> E EM ÁREAS CONTROLE (I.E, SEM FORMIGAS), EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS DA USINA SERRA GRANDE, ALAGOAS, NORDESTE DO BRASIL.	82
TABELA 2. ANÁLISE DE INDICADOR DE ESPÉCIES (<i>SENSU</i> DUFRÊNE AND LEGENDRE 1997) DE ASSEMBLÉIAS DE PLÂNTULAS ENCONTRADAS EM ÁREAS DE FORRAGEAMENTO DE <i>ATTA CEPHALOTES</i> (GRUPO 1) E EM ÁREAS SEM ESTAS FORMIGAS (GRUPO 0), DISPOSTAS EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS DA USINA SERRA GRANDE, ALAGOAS, NORDESTE DO BRASIL. 85	85
TABELA 3. GERMINAÇÃO DE SEMENTES DE <i>TAPIRIRA GUIANENSIS</i> (ANACARDIACEAE), <i>SIMAROUBA AMARA</i> (SIMAROUBACEAE) E <i>POUTERIA</i> SP. (SAPOTACEAE), EM FUNÇÃO DA IDADE DE REGENERAÇÃO, DISTÂNCIA PARA A BORDA DOS NINHOS DE <i>ATTA CEPHALOTES</i> E INTERAÇÃO DESTES FATORES. OS NINHOS ESTÃO LOCALIZADOS EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS, NA USINA SERRA GRANDE, ALAGOAS, NORDESTE DO BRASIL. A VARIÁVEL DEPENDENTE FOI TRANSFORMADA EM ARCO-SENO.....	85
TABELA 4. MORTALIDADE DE PLÂNTULAS DE <i>TAPIRIRA GUIANENSIS</i> (ANACARDIACEAE), <i>SIMAROUBA AMARA</i> (SIMAROUBACEAE) E <i>POUTERIA</i> SP. (SAPOTACEAE), EM FUNÇÃO DA IDADE DE REGENERAÇÃO, DISTÂNCIA PARA A BORDA DOS NINHOS DE <i>ATTA CEPHALOTES</i> , CAUSA DA MORTE E INTERAÇÃO ENTRE ESTES FATORES. OS NINHOS ESTÃO LOCALIZADOS EM FLORESTAS SECUNDÁRIAS, NA USINA SERRA GRANDE, ALAGOAS, NORDESTE DO BRASIL. A VARIÁVEL DEPENDENTE FOI TRANSFORMADA EM ARCO-SENO.	86

I. Fundamentação Teórica

Aspectos gerais das formigas cortadeiras

As formigas cortadeiras (Hymenoptera, Formicidae, Attini) são distribuídas em dois gêneros, *Acromyrmex* e *Atta*, sendo o primeiro composto por 24 espécies e 35 subespécies e o segundo por apenas 15 espécies (Bolton 1995). Através de um complexo sistema de trilhas de forrageamento, estas formigas coletam uma grande quantidade de material vegetal, o qual é utilizado para cultivar, dentro dos seus ninhos, um fungo simbiótico. Este fungo é o principal alimento da colônia, principalmente das larvas (Cherrett 1968, Quinlan & Cherrett 1979), pois os adultos também podem se alimentar da seiva exsudada das plantas cortadas (Hölldobler & Wilson 1990). Por exemplo, em um remanescente florestal no Panamá, Wirth *et al.* (1997) observaram que uma única colônia de *Atta colombica* coletou, durante um ano, 3855 m² de folha e 111 kg de material não-vegetativo, como estípulas de *Ficus* sp., frutos, sementes e partes florais de uma variedade de outras espécies de plantas.

Os ninhos, principalmente, das formigas cortadeiras do gênero *Atta*, são facilmente reconhecíveis, pois normalmente formam grandes murundus que são resultantes do acúmulo da terra durante a construção, crescimento e manutenção das câmaras e túneis (Wirth *et al.* 2003). Entretanto, a maior porção de um ninho se encontra abaixo do solo, podendo abrigar populações com cerca de um milhão de formigas (Vasconcelos 1988, Wirth *et al.* 2003). Por exemplo, Moser (2006), observou uma profundidade de 4,6 metros, ao escavar totalmente um ninho de formigas cortadeiras, *Atta texana* (Buckley), no Texas, norte de Louisiana. As escavações só foram terminadas quando se supôs que a última câmara tinha sido descoberta. Foi encontrado um total de 169 câmaras, sendo 97 jardins de fungos, 27 câmaras de dormência, que podem ser usadas para o armazenamento do excesso de formigas trabalhadoras, e 45 câmaras de detritos (ver também, como leitura adicional, Moser 1963, sobre cavidades de dormência; e Moutinho *et al.* 2003 e Wirth *et al.* 2003, sobre estruturas de ninhos de formigas cortadeiras).

A fundação dos ninhos, provavelmente, ocorre no início do período das chuvas, logo após a revoada que consiste no vôo nupcial das formas sexuadas, as quais deixam o saúveiro em que se criaram, e voando, se encontram no ar, para a fecundação (Autuori 1941, Wirth *et al.* 2003). Posteriormente, as fêmeas fecundadas descem ao solo para escavar o primeiro canal e dar início à construção da primeira câmara. Autuori (1941), ao avaliar o estabelecimento e fundação de novas colônias de *Atta sexdens rubropilosa*, observou que a abertura do primeiro olheiro, desde a escavação inicial pelas rainhas, pode levar de 71 a 118 dias, numa média de 87 dias. Este período de revoada, apenas ocorre a partir de três ou quatro anos após a fundação do ninho (Autuori 1941, Hölldobler & Wilson 1990, Rao 2000, Wirth *et al.* 2003) e o tempo de vida de uma rainha do gênero *Atta* pode alcançar de 10 a 15 anos (Hölldobler & Wilson 1990, Wirth *et al.* 2003).

Seletividade na coleta do material forrageado

Diversos trabalhos sugerem que as formigas cortadeiras são seletivas quanto ao material coletado (Cherret 1968; Rockwood 1976; Rockwood & Hubbell 1987; Farji-Brener 2001; Wirth *et al.* 2003, 2007a), preferindo espécies intolerantes a espécies tolerantes a sombra. Esta preferência se deve ao fato das espécies intolerantes apresentarem melhor status nutritivo e menor quantidade de compostos secundários do que espécies tolerantes à sombra (Coley 1983, Coley *et al.* 1985). Por exemplo, Farji-Brener (2001) quantificou a importância relativa das espécies tolerantes e intolerantes à sombra na dieta das formigas cortadeiras, através de uma revisão literária e ensaios para determinar a seletividade destas formigas; e observou que as espécies intolerantes à sombra foram coletadas três vezes mais do que espécies tolerantes a sombra. O autor também observou que as espécies intolerantes também foram mais dominantes na dieta das formigas em todos os estudos revisados.

Distribuição da formigas cortadeiras em florestas contínuas e fragmentadas

Por serem seletivas com relação ao material coletado, a distribuição das formigas cortadeiras nas florestas depende da qualidade e disponibilidade de recursos palatáveis (Farji-Brener 2001, Wirth *et al.* 2007a). Por exemplo, em florestas maduras, provavelmente as formigas cortadeiras são mais frequentemente encontradas nas proximidades das bordas e clareiras, onde há uma maior disponibilidade de espécies intolerantes a sombra (Whitmore 1990, Oosterhoorn & Kappelle 2000). Inclusive, Peñaloza & Farji-Brener (2003), propuseram que as colônias de formigas cortadeiras, em florestas maduras, devem concentrar seu esforço de forrageamento nas clareiras naturais, que são importantes fontes de recursos palatáveis (ver também, Farji-Brener 2001).

Contudo, a fragmentação florestal, além de causar a extinção das espécies de plantas e comprometer o funcionamento dos remanescentes florestais, devido ao rompimento de vários processos ecológicos (ver o tópico sobre a fragmentação florestal), promove um aumento na abundância de espécies intolerantes à sombra (Laurance *et al.* 1997, Tabarelli *et al.* 1999, Oliveira *et al.* 2004, Laurance *et al.* 2006, Santos *et al.* 2007). Os remanescentes florestais se tornam habitats com composição florística similar à borda de florestas e a florestas secundárias, em início sucessional, dominados por espécies intolerantes à sombra (Oliveira *et al.* 2004, Santos *et al.* 2007).

De acordo com Laurance *et al.* (2006), a proliferação de espécies intolerantes à sombra em remanescentes florestais é um resultado da (1) elevada mortalidade de árvores, que deve perdurar nos fragmentos velhos e, possivelmente, (2) também é devida ao aumento na chuva de sementes destas espécies pioneiras, advindas de habitats degradados e clareiras, freqüentemente encontrados próximos das bordas. Estes autores também observaram que as espécies de pioneiras apresentaram grande variabilidade nas suas respostas à fragmentação e efeito de borda - algumas espécies aumentaram em mais de 1000% suas densidades na borda dos fragmentos (Laurance *et al.* 2006).

Desta forma, é esperado um aumento na densidade de colônias de formigas cortadeiras em florestas secundárias (Vasconcelos 1990; Vasconcelos & Cherret 1995, 1997; Farji-Brener 2001), em florestas fragmentadas (Rao *et al.* 2001), e nas bordas das florestas (Wirth *et al.* 2007b). Por exemplo, em uma floresta secundária na Amazônia, a densidade de colônias de *Atta cephalotes*, *A. laevigata* e *A. sexdens* alcançaram valores 30 vezes maiores do que na floresta primária (Vasconcelos & Cherrett 1995). Na floresta Atlântica Nordeste, padrão similar também tem sido observado (Wirth *et al.* 2007b).

O papel das formigas cortadeiras nas florestas tropicais

As formigas cortadeiras, devido a seu potencial como herbívoro e como modificadores dos solos (Wirth *et al.* 2003), são frequentemente consideradas espécies-chave (Cherrett 1986, Fowler *et al.* 1989), pois elas afetam diretamente e/ou indiretamente a estrutura da floresta e composição das comunidades de plantas (Rao *et al.* 2001, Wirth *et al.* 2003). Em alguns casos, por exemplo, a coleta anual de *Atta* spp. representa de 12-17% da produção de folhas nas áreas de forrageamento (Cherrett 1989). As formigas cortadeiras podem afetar: (1) o estabelecimento e crescimento das espécies mais frequentemente forrageadas, através da desfolhação intensiva (Rao *et al.* 2000); (2) a disponibilidade de luz embaixo das plantas forrageadas, alterando a estrutura da floresta e as interações competitivas (Wirth *et al.* 2003); (3) o padrão de distribuição das sementes (Wirth *et al.* 1997, Dalling & Wirth 1998); e, finalmente, (4) a capacidade reprodutiva das árvores, reduzindo a disponibilidade de recursos florais (Haines 1975).

Entretanto, o impacto das formigas cortadeiras sobre as comunidades de plantas depende do tipo de floresta na qual elas são encontradas. Em florestas maduras e/ou contínuas, não-fragmentadas, acredita-se que as formigas cortadeiras podem apresentar um papel positivo sobre a comunidade vegetal, ao promover heterogeneidade ambiental e possibilitar que espécies com estratégias diferentes de regeneração coexistam (Wirth *et al.*

2003), como as espécies tolerantes e intolerantes à sombra (*sensu* Swaine & Whitmore 1988). As formigas podem ampliar ou manter, devido à constante remoção de folhas (Peñaloza & Farji-Brener 2003), as clareiras naturais. Em florestas primárias, este habitat é considerado fundamental para a manutenção da diversidade de árvores (Terborgh 1992, Tabarelli & Mantovani 2000), pois serve como um sítio para regeneração de espécies intolerantes à sombra (Whitmore 1990). Peñaloza & Farji-Brener (2003), observaram que o dano foliar causado por estas formigas foi bem maior nas clareiras do que na floresta adjacente, sendo os níveis de herbivoria nas clareiras comparáveis ao observado no interior de florestas secundárias, também ricas em plantas intolerantes à sombra (Santos *et al.* 2007).

Além do mais, as formigas cortadeiras podem criar clareiras acima dos ninhos, alterando a incidência de luz que chega ao solo e, assim, disponibilizando novos sítios de recrutamento para as espécies de plantas (Garrettson *et al.* 1998, Farji-Brener & Illes 2000, mas ver Bieber 2006), principalmente, quando as colônias morrem ou quando elas migram (consultar Wirth *et al.* 2003, para taxa de migração por colônias de formigas cortadeiras). Garrettson *et al.* (1998) avaliaram a diversidade e abundância de plantas sobre ninhos ativos e ninhos abandonados, na Costa Rica, e observaram que os ninhos abandonados, ao contrário dos ninhos ativos, tiveram maior diversidade e abundância de pequenas plantas, menores que 10 centímetros, do que as áreas adjacentes. Isto acontece, porque os ninhos, em comparação a áreas adjacentes, são menos resistentes à penetração e mais ricos em nutrientes devido à remoção contínua de camadas de solo, e o acúmulo de material vegetal nas lixeiras externas (Farji-Brener & Illes 2000, Moutinho *et al.* 2003).

No entanto, em florestas secundárias, há uma maior densidade de colônias, associada a uma maior abundância de espécies de plantas intolerantes à sombra (Vasconcelos 1990, Vasconcelos & Cherret 1997, Farji-Brener 2001) e, provavelmente, à ausência de inimigos naturais. Neste caso, as formigas cortadeiras podem promover um efeito contrário na composição florística e regeneração da floresta, reduzindo a riqueza e diversidade de plantas

(i.e., Rao *et al.* 2001), devido a uma maior pressão de herbivoria. Quando se encontram em áreas com alta densidade de colônias, estas formigas, provavelmente devido a uma maior competição indireta por recursos foliares, são menos seletivas e, portanto, coletam folhas tanto de espécies intolerantes quanto de tolerantes à sombra (Rao 1998, Rao *et al.* 2001). Por exemplo, Rao *et al.* (2001), nos fragmentos com maior densidade de colônias, na Venezuela, observaram que dentro das áreas de forrageamento das formigas cortadeiras, não apenas houve uma redução na densidade de plantas adultas mais preferidas (e.g., intolerantes à sombra), como também para ambas as espécies preferidas e menos preferidas na classe de indivíduos jovens. Estas formigas, certamente, também alteram o estabelecimento e crescimento das plântulas, através da remoção direta dos folíolos (observação pessoal) e, eventualmente, podem cortar o epicótilo das plântulas (Silva *et al.* 2007), influenciando indiretamente, a longo prazo, a composição de plantas jovens e adultas.

Estudos sobre o forrageamento destas formigas sugerem que o esforço de coleta é realmente alocado nas proximidades das trilhas principais (Vasconcelos 1990, Farji-Brener & Sierra 1998, Wirth *et al.* 2003), o que pode restringir o alcance do efeito direto destas formigas sobre o estabelecimento e desenvolvimento das plântulas e indivíduos jovens. Contudo, variações sazonais observadas nas trilhas principais e nas suas ramificações, com o estabelecimento de trilhas efêmeras (observação pessoal, ver também Wirth *et al.* 2003), podem intensificar os níveis de herbivoria nas proximidades destas trilhas e, conseqüentemente, reduzir a riqueza e diversidade de plântulas e indivíduos jovens nas áreas de forrageamento.

Entretanto, apesar de alguns trabalhos indicarem que estas formigas podem influenciar a composição florística (i.e., Rao *et al.* 2001, Wirth *et al.* 2003) e alertarem para um aumento na densidade de colônias de *Atta* spp. em florestas secundárias, após a fragmentação florestal (Fowler 1983, Fowler *et al.* 1986, Vasconcelos 1990, Vasconcelos & Cherret 1997, Farji-Brener 2001, Rao *et al.* 2001), nenhum estudo demonstrou: (1) como as variações na

composição florística, em função do estágio sucessional em florestas secundárias, realmente influenciam (a) a densidade de colônias e (b) o tamanho das áreas de forrageamento; (2) como estas variações podem afetar (a) a germinação de sementes e (b) o estabelecimento de plântulas em função da distância de suas colônias; e, finalmente, (3) como as formigas cortadeiras podem afetar (a) a diversidade de plântulas nas áreas de forrageamento. Em florestas com maior densidade e menor área de forrageamento das formigas cortadeiras pode haver uma diminuição ou limitação no estabelecimento de plântulas.

A floresta Atlântica

A floresta Atlântica, que originalmente ocupava uma área de pelo menos 1,3 milhões de quilômetros quadrados, desde o Rio Grande do Norte ao Rio Grande do Sul e cobria aproximadamente 15% do território brasileiro (Fundação SOS Mata Atlântica/ INPE & ISA, 1998), é considerada uma das florestas mais ricas do mundo, sendo uma das 25 prioridades mundiais para a conservação da diversidade biológica (Terborgh 1992, Myers *et al.* 2000). Desta forma, a floresta Atlântica é reconhecida como um *hotspot* da biodiversidade que corresponde a áreas que comportam mais de 60% das espécies terrestres do planeta, porém que representam apenas 1,4% da superfície terrestre (Myers *et al.* 2000). Segundo estes autores, a floresta abriga 20.000 espécies de plantas vasculares, 620 de aves, 280 de anfíbios, 261 de mamíferos e 200 de répteis, e comporta ao menos três centros de endemismos com quase 8.000 espécies endêmicas de plantas vasculares, 73 de aves, 253 de anfíbios, 160 de mamíferos e 60 de répteis (Myers *et al.* 2000).

Recentemente, estimou-se que quase 92% da área original da floresta Atlântica foram convertidas em cidades e, conseqüentemente, sectores agropecuários e agroindustriais (Morellato & Haddad 2000). A exploração em larga escala teve seu início, durante a colonização européia no país (Costa 1997). De acordo com Tonhasca Jr. (2005), os primeiros exploradores que chegaram a costa brasileira se depararam com uma magnífica floresta de

vegetação exuberante, repleta de plantas e animais desconhecidos e exóticos que chamou a atenção pelo seu potencial econômico. Com o bloqueio das rotas comerciais para o Oriente, após a tomada de Constantinopla pelos mouros, em 1453, o novo continente seria uma fonte alternativa de especiarias e de outros produtos extremamente lucrativos como o pau-brasil (*Caesalpinia echinata*).

Devido a sua cor avermelhada, semelhante à tonalidade das brasas, o pau-brasil servia para a tintura de tecidos, alcançando preços altíssimos no florescente mercado renascentista (Costa 1997). Assim, no início do ano de 1600, esta espécie praticamente não era mais encontrada na costa brasileira, devido a sua extração excessiva que alcançou uma taxa de 50 árvores derrubadas por dia, ou seja, 20 mil por ano (Bueno 1998). Posteriormente, após a independência, o pau-brasil foi usado como garantia para os empréstimos e serviços prestados aos bancos ingleses, sendo que a sua exploração em larga escala foi interrompida apenas no final do século XIX, quando se desenvolveu um corante artificial que tornou a extração de sua tintura economicamente inviável (Bueno 2002).

Adicionalmente, esta floresta foi também palco de vários outros ciclos econômicos, como o da cana-de-açúcar e do café, responsáveis por grande parte de sua destruição. Durante a ocupação da colônia brasileira, a cana-de-açúcar, seguida da pecuária e do cultivo do café, passou a ser a principal fonte de renda, substituindo o pau-brasil (Tonhasca Jr. 2005). No Nordeste brasileiro, o ciclo da cana-de-açúcar, que se destaca por sua persistência até os dias atuais (Ranta *et al.* 1998), pode ser considerado um dos principais fatores responsáveis pelo desflorestamento e fragmentação da floresta Atlântica nesta região. De acordo com Ranta *et al.* (1998), a maioria dos remanescentes florestais no Nordeste brasileiro são relativamente pequenos - cerca de 48% destes apresentando área menor que 10 hectares, enquanto que somente 7% são maiores que 100 hectares (ver também Dean 1996, como leitura adicional sobre a história e devastação da floresta Atlântica brasileira).

Infelizmente, a floresta Atlântica, que é oficialmente protegida pela Constituição, continua sendo explorada até os dias atuais. Por exemplo, ainda é comum (1) a extração ilegal de madeira; (2) o desmatamento para a exploração agropecuária ou associada ao crescimento urbano desordenado (Mayaux *et al.* 2005); (3) a caça que é mantida como atividade de lazer a várias gerações, sendo frequentemente justificada como fonte de recurso alimentar; e (4) o tráfico de animais que é uma das atividades ilícitas de maior vulto financeiro no Brasil, atrás apenas do comércio ilegal de drogas e armas (Coutinho 2001 *apud* Tonhasca Jr. 2005). Além disso, a taxa de regeneração da floresta Atlântica é bem menor do que sua taxa de desmatamento. Por exemplo, entre os anos de 1985 e 1990, no Paraná a taxa de regeneração foi apenas de meio quilômetro quadrado enquanto que a taxa de desmatamento alcançou 144 quilômetros quadrados (Fundação SOS Mata Atlântica/INPE & ISA, 1993).

Neste cenário, a degradação e destruição total da floresta Atlântica serão inevitáveis nos próximos anos. Segundo Tabarelli & Gascon (2005), é preciso (1) incorporar medidas de proteção como parte do desenvolvimento de projetos de conservação; (2) proteger grandes áreas e evitar a fragmentação das florestas contínuas existentes; (3) manejar as bordas das florestas quando as florestas são fragmentadas; (4) proteger as florestas de galerias; (5) controlar o uso do fogo, a introdução de espécies exóticas e o uso de substâncias tóxicas nas áreas próximas as florestas; e, finalmente, (6) promover o reflorestamento e cobertura florestal em áreas críticas na paisagem. Paralelamente, é também fundamental (7) a participação efetiva do poder público com base nas informações científicas; (8) o desenvolvimento de projetos em larga escala, direcionados ao manejo e conservação da fauna e flora (ver também Silva & Tabarelli 2000, Tabarelli & Gascon 2005); e, por fim, (9) o investimento em projetos direcionados à educação ambiental (Tonhasca Jr. 2005).

A fragmentação florestal

A fragmentação florestal consiste na redução ou divisão de uma área contínua em dois ou mais fragmentos (Faaborg *et al.* 1993, Wilcove *et al.* 1998, ver também DeSouza *et al.*, 2001). Estes fragmentos (também chamados de florestas isoladas, ilhas de habitat, remanescentes florestais, etc.) ocupam obviamente menor área do que as condições iniciais; são variáveis em tamanho, forma e local; e são separados por habitats diferentes (e.g. áreas de lavoura, pecuária, centros urbanos, etc.) da matriz original (Faaborg *et al.* 1993). Segundo Primack & Rodrigues (2001), os fragmentos diferem do habitat original de duas formas importantes: (1) os fragmentos têm uma quantia maior de borda por área de habitat e (2) o centro de cada fragmento está mais próximo desta borda.

Deste modo, os fragmentos devem apresentar microambiente totalmente diferente das florestas contínuas, devido ao aumento da proporção de borda e, por conseguinte, do efeito de borda (Temple 1986, Primack & Rodrigues 2001). Para Bierregaard *et al.* (2001), o efeito de borda é considerado a maior fonte de impacto sobre as florestas, devido às diversas alterações abióticas e bióticas com a formação abrupta das margens nos fragmentos florestais. Estes efeitos podem alcançar até 500 metros adentro nas florestas (Laurance 1991). Algumas das principais alterações consistem em um aumento nos níveis de luz, temperatura do ar, umidade do solo, velocidade e penetração do vento e profundidade da liteira (Kapos 1989, Bierregaard *et al.* 1992, Camargo & Kapos 1995, Voller 1998a, Didham & Lawton 1999). Outros trabalhos também sugerem que o efeito de borda resulta em (1) alterações na abundância e na distribuição de espécies (Yahner 1988, Murcia 1995), podendo (a) limitar a existência daquelas mais sensíveis a estas variações e/ou (b) facilitar a proliferação em massa de outras, como as espécies de plantas intolerantes à sombra (Primack & Rodrigues 2001, Laurance *et al.* 2006); e (2) mudanças nas interações entre as espécies, tais como predação, herbivoria, parasitismo e competição (Murcia 1995).

Especificamente para as espécies de plantas, esta diferenciação na composição entre florestas fragmentadas e não-fragmentadas, é uma combinação entre suas estratégias de regeneração e as características ambientais, alteradas após a fragmentação. Por exemplo, as sementes de espécies intolerantes à sombra (*sensu* Swaine & Whitmore 1988) possuem tolerância à dessecação e podem permanecer dormentes no solo até surgirem períodos favoráveis a sua germinação e estabelecimento, sendo a luz e temperatura um dos requisitos para a quebra de sua dormência (Primack 1990, mas ver Ellis *et al.* 1990). As plantas deste grupo ocorrem exclusivamente em áreas com maior incidência de luz, como bordas e clareiras (Putz 1983). Portanto, as espécies intolerantes à sombra podem ser favorecidas com a fragmentação, ao contrário das espécies tolerantes à sombra, cujas sementes apresentam características de sementes recalcitrantes, são sensíveis à dessecação, apresentam reduzida longevidade e germinam rapidamente (Primack 1990, Pammenter & Berjak 2000, Berjak & Pammenter 2003). Neste grupo, as sementes podem germinar na sombra, ou seja, abaixo do dossel da floresta, formando bancos de plântulas, que crescem lentamente sob baixas intensidades luminosas (Townsend *et al.* 2003).

Entretanto, a extensão e magnitude do efeito de borda, provavelmente, não dependem apenas do tamanho ou formato do fragmento (Laurance & Yensen 1991, Skole & Tucker 1993, Voller 1998b, Didham & Lawton 1999), mas também da distância de penetração da borda (distância, medida desde a borda em direção ao interior, na qual o efeito de borda pode ser detectado) e da estrutura da borda (esta pode indiretamente determinar a distância de penetração da borda; Murcia 1995, Didham & Lawton 1999). Em um estudo desenvolvido na Amazônia, para avaliar o efeito de borda em bordas fechadas (dominadas por *Cecropia* spp.) e abertas (induzidas pelo fogo e dominadas por *Vismia* spp.) encontradas em florestas contínuas e em fragmentos de 100 hectares, Didham & Lawton (1999) observaram que as distâncias de penetração da borda, para a maioria das variáveis microclimáticas analisadas (*e.g.*, temperatura do ar, taxa de perda de água, etc.) e, também, para a estrutura da vegetação

(e.g., altura das copas e densidade de folhagem das copas), foram de duas a cinco vezes maiores em bordas abertas do que em bordas fechadas. Segundo estes autores, a magnitude destas diferenças sugere que a estrutura da borda é um dos principais fatores determinantes do microclima e estrutura da vegetação em fragmentos florestais (Didham & Lawton 1999).

As conseqüências negativas da fragmentação de habitat e do efeito de borda em florestas tropicais têm sido frequentemente documentadas (Lovejoy *et al.* 1986; Saunders *et al.* 1991; Chen *et al.* 1992; Murcia 1995; Zuidema *et al.* 1996; Didham 1997; Ferreira & Laurance 1997; Laurance *et al.* 1997, 1998a; Benitez-Malvido 1998; Bruna 1999; Didham & Lawton 1999; Tabarelli *et al.* 1999; Silva & Tabarelli 2000; Laurance *et al.* 2001; Benitez-Malvido & Martínez-Ramos 2003; Oliveira *et al.* 2004; Tabarelli *et al.* 2004; Tabarelli & Gascon 2005; Tabarelli *et al.* 2006; Girão *et al.* 2007). Por exemplo, de acordo com Oliveira *et al.* (2004), a fragmentação de habitat claramente causa drásticas mudanças na estrutura e dinâmica da comunidade de plantas, resultando em florestas degradadas que contém apenas uma parte da composição original, com uma tendência à simplificação e homogeneização da biota. Inclusive, pequenos fragmentos podem funcionar ou apresentar uma composição de espécies semelhante a um habitat de borda, com a exclusão de espécies características do interior da floresta (Kapos 1989, Santos *et al.* 2007).

Segundo Tabarelli *et al.* (2004), é possível explicar o declínio nas populações de árvores nos remanescentes florestais pela seguinte seqüência (ver também fluxograma abaixo; Figura 1): (fluxo 1) a fragmentação, o corte seletivo de árvores e o efeito de borda mudam a estrutura da floresta e a biomassa acima do solo; conseqüentemente, (fluxo 2) espécies ruderais invadem os fragmentos e a abundância de lianas e videiras aumenta; (fluxo 3) estas mudanças na estrutura e composição pode resultar em queimadas nos fragmentos, especialmente nas áreas mais secas; (fluxo 4) fogos periódicos reduzem a cobertura das copas, drasticamente mudam a estrutura da vegetação ao longo das bordas, aumentam a densidade de lianas, videiras e espécies ruderais, e conseqüentemente aumentam a probabilidade de novas

queimadas; (fluxo 5) paralelamente a todos estes eventos, as espécies-chaves de vertebrados dispersores de sementes são erradicadas através da caça e/ou perda de hábitat; (fluxo 6 e 7) também ocorre um declínio no recrutamento de plântulas e aumento na mortalidade de plantas jovens e adultas, como consequência de parte destas mudanças, ou por impactos isolados causados pelo corte seletivo de árvores e efeito de borda; e finalmente, como resultado, (fluxo 8) as populações de árvores estão sujeitas à extinção local e regional.

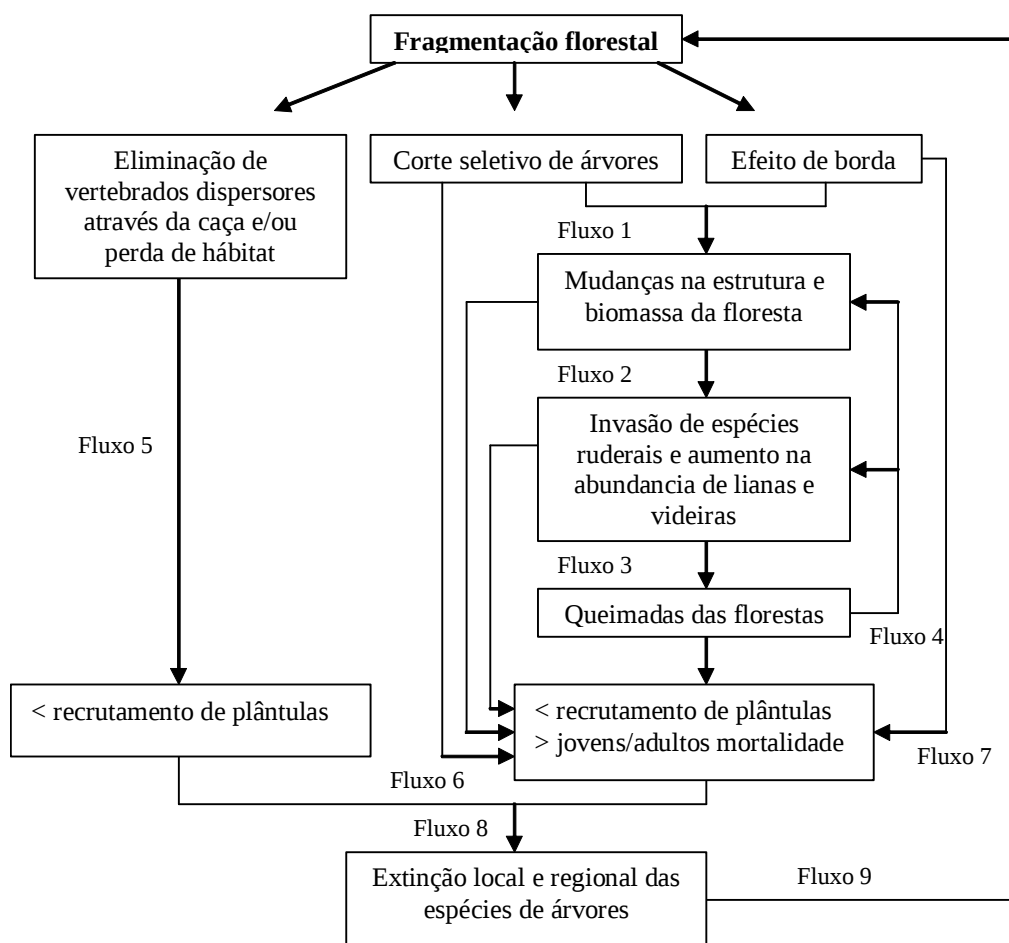


Figura 1 - Fluxograma demonstrando como ocorre o declínio das populações de árvores nos remanescentes florestais após a fragmentação florestal. Adaptado de M. Tabarelli, J. M. C. da Silva & C. Gascon 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13: 1419–1425.

Os tipos florestais e a importância das florestas secundárias para a conservação

Basicamente, segundo uma proposta para restauração, manejo e reabilitação de florestas degradadas e florestas secundárias, desenvolvida pela *International Tropical Timber Organization* (2002) e colaboradores, é possível classificar os tipos florestais em florestas primárias, florestas primárias manejadas, florestas primárias degradadas, florestas degradadas e florestas secundárias, sendo que:

1. As florestas primárias são aquelas que nunca foram sujeitas a qualquer tipo de distúrbios humanos ou têm sido pouco afetadas por caça, corte seletivo de árvores, etc. Elas mantêm ainda a estrutura original, dinâmica e funcionalidade.
2. As florestas primárias manejadas são aquelas usadas de forma sustentável na extração de madeira e de outros produtos. Provavelmente, este tipo florestal apresenta alterações na composição de espécies e estrutura, mas é possível que ainda apresente grande parte dos processos ecológicos originais. Entretanto, a exploração excessiva das florestas primárias pode convertê-las em habitats com características de florestas em estágios iniciais de sucessão, podendo ser classificadas ou subdivididas em florestas primárias degradadas, florestas degradadas e florestas secundárias (ver definições seguintes).
3. As florestas primárias degradadas são aquelas cuja cobertura inicial tem sido afetada pela extração insustentável de madeira ou de outros produtos. Sua estrutura, processos ecológicos, funcionalidade e dinâmica são alteradas. A capacidade deste tipo de floresta de se recuperar inteiramente em médio prazo pode ser comprometida.
4. As florestas degradadas são florestas severamente danificadas pela excessiva exploração de seus produtos sem nenhum tipo de manejo. Normalmente, sofreram repetidas queimadas ou outros tipos de distúrbios que danificaram o solo e a vegetação de forma que inibe ou limita o restabelecimento desta floresta após a interrupção da atividade exploratória.

5. As florestas secundárias são aquelas em desenvolvimento sucessional após o abandono de áreas cultivadas, como pastos ou plantações não bem sucedidas, que tiveram em torno de 90% da cobertura sua cobertura original removida.

Além disso, estas florestas secundárias são caracterizadas por apresentarem diferentes composições florísticas e fisionômicas quando comparadas a florestas primárias (Mayaux *et al.* 2005), sendo dominadas por espécies de plantas intolerantes à sombra (ITTO 2002, Santos *et al.* 2007). Na América tropical, estima-se que aproximadamente 38 milhões de hectares são compostos por florestas secundárias (ITTO 2002, mas ver também Mayaux *et al.* 2005). Portanto, é imprescindível o desenvolvimento de pesquisas e de programas de conservação nestas florestas, uma vez que este tipo florestal tem se tornando dominante no cenário atual.

Com a crescente destruição das florestas tropicais, principalmente nas duas últimas décadas, têm sido desenvolvidas várias iniciativas para reverter esta tendência, através do manejo sustentável ou por propostas de política pública de proteção das florestas. Porém, políticos e pesquisadores têm uma tendência a focar os seus esforços para a conservação de florestas primárias, enquanto que o valor de conservação e o potencial desenvolvimento de florestas secundárias e degradadas têm sido negligenciados (ITTO 2002). É necessário também considerar, durante o desenvolvimento e estabelecimento de políticas públicas, as florestas secundárias como áreas de proteção e prioridade.

II. Referências Bibliográficas

- AUTUORI M. 1941. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp.- Hymenoptera: Formicidae). I. Evolução do saúveiro (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). Secretaria da Agricultura, São Paulo.
- BENÍTEZ-MALVIDO J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380–389.

- BENÍTEZ-MALVIDO, J. AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17: 389–400.
- BERJAK, P. AND N. W. PAMMENTER. 2003. Orthodox and Recalcitrant Seeds. Chapter 4. *In* Tropical Tree Seed Manual. [s.l]: USDA Forest Service's/Reforestation, Nurseries, & Genetics Resources.
- BIEBER, A. G. D. 2006. Seriam ninhos inativos de formigas cortadeiras sítios favoráveis para o estabelecimento de plantas? Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 86 pp.
- BIERREGAARD JR., R. O., T. E. LOVEJOY, V. KAPO, A. A. SANTOS AND R. W. HUTCHINGS. 1992. The Biological Dynamics of tropical rainforest fragments: a prospective comparison of fragments and continuous forest. *Bioscience* 42: 859–866.
- BIERREGAARD JR., R. O., W. F. LAURANCE, C. GASCON, J. BENITEZ-MALVIDO AND P. M. FEARNside. 2001. Principles of forest fragmentation and conservation in the Amazon. *In* Bierregaard R.O. Jr., Gascon C., Lovejoy T.E. and Mesquita R.C.G. (Eds.) *Lessons from Amazonia: The Ecology and Conservation of a Fragmented Forest*, pp. 371–385. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- BOLTON, B. 1995. A new general catalogue of the ants of the world. Cambridge, Harvard University Press, 504 pp.
- BRUNA, E. M. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402: 139.
- BUENO, E. 1998. Naufragos, traficantes e degradados: as primeiras expedições ao Brasil. Objetiva, Rio de Janeiro, 160 pp.
- BUENO, E. 2002. Nova viagem à terra do Brasil. *In* Bueno, E., (ed.). *Pau-Brasil*, pp. 19–38. Axis Mundi, São Paulo.
- CAMARGO, J. L. C. AND V. KAPO. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 11: 205–221.

- CHEN, J., J. F. FRANKLIN AND T. A. SPIES. 1992. Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications* 2: 387-396.
- CHERRETT, J. M. 1968. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae): 1. Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* 37: 387-403.
- CHERRETT, J. M. 1986. History of leaf-cutting ant problem. In C.S. Lofgren and R.K. Vander Meer (eds.). *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management*, pp. 10-17. Boulder. Westview Press.
- CHERRETT, J. M. 1989. Leaf cutting ants. In H. Lieth and M. Werger (Eds.). *Ecosystem of the world 14b, Tropical Rain Forest Ecosystem*. pp. 173-188. Biogeographical and Ecological Studies. Elsevier, New York.
- COLEY, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- COLEY, P., J. BRYANT AND F. CHAPIN III. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- COSTA, J. P. O. 1997. Avaliação da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica: cinco anos depois do seu reconhecimento pelo programa MaB-UNESCO. Série Cadernos da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica. Caderno n. 6. São Paulo: Conselho Nacional da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica.
- 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.
- DEAN, W. 1996. A ferro e fogo, a historia e a devastação da Mata Atlântica brasileira. Companhia das Letras, São Paulo, 488 pp.
- DESOUZA, O., J. H. SCHOEREDER, V. BROWN AND R. O. BIERREGAARD JR. 2001. A theoretical overview of the processes determining species richness in forest fragments. In R.O. Bierregaard Jr., C. Gascon, T.E Lovejoy and R.C.G. Mesquita (Eds.). *Lessons from*

- Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest. pp. 13–21. Yale University Press, New Haven.
- DIDHAM, R. K. 1997. Dipteran tree-crown assemblages in a diverse southern temperate rain forest. *In* N.E. Stork, J. Adis and R.K. Didham (eds.). Canopy arthropods, pp. 320–343. London, Chapman & Hall.
- DIDHAM, R. K. AND J. H. LAWTON. 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31: 17–30.
- ELLIS, R. H., T. D. HONG AND H. ROBERTS. 1990. An intermediate category of seed storage behaviour? I. Coffee. *Journal of Experimental Botany*, London, 41: 1167–1174.
- FAABORG, J., M. BRITTINGHAM, T. DONOVAN AND J. BLAKE. 1993. Habitat fragmentation in the temperate zone: A perspective for managers. *In* D.M. Finch and P.W. Stangel (eds.). Status and management of neotropical migratory birds, pp. 21–25. Estes Park, Colorado. Gen. Tech. Rep. RM-229. Fort Collins, Colo.: Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service.
- 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.
- FARJI-BRENER, A. G. AND A. E. ILLES. 2000. Do leaf-cutting ant nests make “bottom-up” gaps in neotropical rain forests? A critical review of the evidence. *Ecology Letters* 3: 219–227.
- FARJI-BRENER, A. G. AND C. SIERRA. 1998. The role of trunk trails in the scouting activity of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Ecoscience* 5: 271–274.
- FERREIRA, L. V. AND W. F. LAURANCE. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonian. *Conservation Biology* 11: 797–801.

- FOWLER, H. G. 1983. Distribution patterns of Paraguayan leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 8: 121-138.
- FOWLER, H., L. DA-SILVA, C. FORTI AND N. SAES. 1986. Population dynamics of leaf-cutting ants. In S. Logfren and R. Vander Meer (Eds.). *Fire and Leaf-cutting Ants: Biology and Management*, pp. 123–145. Westview Press, Boulder, CO.
- FOWLER, H. G., M. L. PAGANI, O. AULINO DA SILVA, L. C. FORTI, V. PEREIRA DA SILVA AND H. L. VASCONCELOS. 1989. A pest is a pest is a pest? The dilemma of neotropical leaf-cutting ants: keystone taxa of natural ecosystems. *Environmental Management* 13: 671–678.
- FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA/INPE & ISA. 1993. *Evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados do domínio da Mata Atlântica no período 1985-1990 – Relatório*. FUNDAÇÃO S.O.S. MATA ATLÂNTICA/INPE, São Paulo, 46pp.
- FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA/INPE & ISA. 1998. *Atlas da evolução dos remanescentes florestais e ecossistemas associados no domínio da Mata Atlântica no período 1990-1995*. São Paulo. 54 pp.
- GARRETTSON, M., J. F. STETZEL, B. S. HALPERN, D. J. HEARN, B. T. LUCEY AND M. J. MCKONE. 1998. Diversity and abundance of understory plants on active and abandoned nests of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in a Costa Rican rainforest. *Journal of Tropical Ecology* 14: 17–26.
- GIRÃO, L. C., A. V. F. LOPES, M. TABARELLI AND E. BRUNA. 2007. Changes in tree reproductive traits reduce functional diversity in a fragmented Atlantic forest landscape. *PLoS One* 2: 908.
- HAINES, B. 1975. Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. In F. B. Golley and E. Medina (Eds.). *Tropical ecological systems: trends in ecological and aquatic research*, pp. 99–111. Springer-Verlag, New York.
- HÖLLDOBLER, B. AND E. O. WILSON. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge.

- INTERNATIONAL TROPICAL TIMBER ORGANIZATION (ITTO). 2002. Guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests. Policy Development Series no. 13.
- KAPOS, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5: 173–185.
- LAURANCE, W. F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: Application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57: 205–219.
- LAURANCE, W. F., S. G. LAURANCE, L. V. FERREIRA, J. M. RANKIN-DE MERONA, C. GASCON AND T. E. LOVEJOY. 1997. Biomass Collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278: 1117-1118.
- LAURANCE, W. F., L. FERREIRA, J. RANKIN-DE-MERONA AND S. G. LAURANCE. 1998a. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79: 2032–2040.
- LAURANCE, W. F., S. G. LAURANCE, L. FERREIRA, J. RANKIN-DE-MERONA, C. GASCON AND T. E. LOVEJOY. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278: 1117–1118.
- LAURANCE, W. F., H. E. M. NASCIMENTO, S. G. LAURANCE, A. C. ANDRADE, P. M. FEARNSIDE, J. E. L. S. RIBEIRO AND R. L. CAPRETZ. 2006. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87: 469–482.
- LAURANCE, W. F., D. PÉREZ-SALICRUP, P. DELAMÔNICA, P. M. FEARNSIDE, S. D'ANGELO, A. JEROZOLINSKI, L. POHL AND T. E. LOVEJOY. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82: 105–116.
- LAURANCE, W. F. AND E. YENSEN. 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55: 77–92.
- LOVEJOY, T. E., R. O. BIERREGAARD JR., A. B. RYLANDS, J. R. MALCOLM, C. E. QUINTELA, L. H. HARPER, K. S. BROWN JR., A. H. POWELL, G. V. N. POWELL, H. O. R. SCHUBART

- AND M. B. HAYS. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. *In* M.E. Soulé (Ed.). Conservation biology: the science of scarcity and diversity, pp. 257–285. Sinauer, Sunderland.
- MAYAUX P., P. HOLMGREN, F. ACHARD, H. EVA, H.-J. STIBIG AND A. BRANTHOMME. 2005. Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 360: 373–384.
- MORELLATO, L. P. C. AND C. F. B. HADDAD. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32: 786–792
- MOSER, J. C. 1963. Contents and structure of *Atta texana* nest in summer. *Annals of the Entomological Society of America* 56: 286–291.
- MOSER, J. C. 2006. Complete excavation and mapping of a Texas leafcutting ant nest. *Annals of the Entomological Society of America* 99: 891–897.
- MOUTINHO, P., D. C. NEPSTAD AND E. A. 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.
- MYERS, N., R. A. MITTERMEIER, C. G. MITTERMEIER, G. A. B. FONSECA AND J. KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–845.
- 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.
- OOSTERHOORN, M. AND M. KAPPELLE. 2000. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *Forest Ecology and Management* 126: 291–307.
- PAMMENTER, N. W. AND P. BERJAK. 2000. Aspects of recalcitrant seed physiology. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 12: 56–69.

- PEÑALOZA, C. AND A. G. FARJI-BRENER. 2003. The importance of treefall gaps as foraging sites for leaf-cutting ants depends on forest age. *Journal of Tropical Ecology* 19: 603–605.
- PRIMACK, R. 1990. Regeneration-Commentary. *In* Reproductive ecology of tropical rain forest plants. K. Bawa and M. Hadley, eds. Pp. 285-289. UNESCO, Paris and Parthenon Publishing Group, Conforth.
- PRIMACK, R. B. AND E. RODRIGUES. 2001. *Biologia da conservação*. Londrina: E. Rodrigues, 328 pp.
- PUTZ, F. E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64: 1069–1074.
- QUINLAN, R. J. AND J. M. CHERRETT. 1979. The role of fungus in the diet of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.). *Ecological Entomology* 2: 161–170.
- RANTA, P., T. BLOM, J. NIEMELA, E. JOENSUU AND M. SIITONEN, 1998. The fragmented Atlantic rainforest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 7: 385–403.
- RAO, M. 1998. Relaxation in the Lago Guri Islands, Venezuela: causes underlying leaf-cutter ant (*Atta* spp.) hyperabundance and consequences for plant species diversity. Ph.D theses. Duke University, Durham, North Carolina.
- RAO, M. 2000. Variation in leaf-cutter ant (*Atta* spp.) densities in forest isolates: the potential role of predation. *Journal of Tropical Ecology* 16: 209–225.
- RAO, M., J. TERBORGH AND P. NUNEZ. 2001. Increased herbivory in forest isolates: Implications for plant community structure and composition. *Conservation Biology* 15: 624–633.
- ROCKWOOD, L. L. 1976. Plant selection and foraging patterns of two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology* 57: 48–61.

- ROCKWOOD, L. L. AND S. P. HUBBELL. 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. *Oecologia* 74: 55–61.
- SANTOS, B. A. , C. A. PERES, M. A. OLIVEIRA, A. GRILLO, C. P. ALVES-COSTA AND M. TABARELLI. 2007. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* 141: 249–260.
- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS AND C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18–32.
- SILVA, J. M. C. AND M. TABARELLI. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404: 72–74.
- SILVA, P. D. DA, 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 Brasileira de Botânica*, 30: 553–560.
- SKOLE, D. AND C. J. TUCKER. 1993. Tropical deforestation and habitat fragmentation in
- SWAINE, M. D. AND T. C. WHITMORE. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81–86.
- TABARELLI, M. AND C. GASCON. 2005. Lições da pesquisa sobre fragmentação: aperfeiçoando políticas e diretrizes de manejo para a conservação da biodiversidade. *Megadiversidade* 1: 181–188.
- TABARELLI, M. AND W. MANTOVANI. 2000. Gap-phase regeneration in a tropical montane forest: the effects of gap structure and bamboo species. *Plant Ecology* 148: 149–155.
- TABARELLI, M., W. MANTOVANI AND C. A. PERES. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119–127.

- TABARELLI, M., J. M. C. DA SILVA AND C. GASCON. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13: 1419–1425.
- TABARELLI, M., J. A. SIQUEIRA FILHO AND A. M. M. SANTOS. 2006. Conservação da floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco. *In* K. C. Porto, J. A. Cortez, M. Tabarelli (Eds.). *Diversidade biológica e conservação da floresta Atlântica ao norte do Rio São Francisco*, pp. 39–45. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.
- TEMPLE, S. A. 1986. The problem of avian extinctions. *Current Ornithology* 3: 453–485.
- TERBORGH, J. 1992. Maintenance of biodiversity in tropical forests. *Biotropica* 24: 283–292.
- TONHASCA JR., A. 2005. *Ecologia e história natural da Mata Atlântica*. Editora Interciência, Rio de Janeiro. 197 pp.
- TOWNSEND, C. R., M. BEGON, AND J. L. HARPER. 2003. *Essentials of Ecology*, second edition. Blackwell Publishing Ltd, Oxford.
- VASCONCELOS, H. L. 1988. Distribution of *Atta* (Hymenoptera - Formicidae) in a terra-firme rain forest of central Amazonia: density, species composition, and preliminary results on effects of forest fragmentation. *Acta Amazonica* 18: 309–315.
- VASCONCELOS, H. L. 1990. Foraging activity of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in primary forest of the central Amazon. *Insectes Sociaux* 37: 131–145.
- 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.

- VOLLER, J. M. 1998a. Managing for edge effects. *In* J. Voller and S. Harrison (Eds.). Conservation Biology Principles for Forested Landscapes, pp. 215–233. UBC Press, Vancouver, B.C.
- VOLLER, J. M. 1998b. Biodiversity and Interior Habitats: The Need to Minimize Edge Effects. PART 6 OF 7. Extension Note 21. British Columbia, 8 pp.
- WHITMORE, T. C. 1990. An introduction to Tropical Rain Forests. Blackwell Science Publication, London.
- WILCOVE, D. S., C. H. MCCLELLAN AND A. P. DOBSON 1988. Habitat fragmentation in the temperate zone. *In* M. E. Soulé (Eds.). Conservation biology: the science of scarcity and diversity, pp. 237–256. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- WIRTH, R., W. BEYSLAG, R. RYEL, H. HERZ AND B. HÖLLDOBLER. 2003. The herbivory of leaf-cutting ants. A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. Accepted by Ecological Studies, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York. 230 pp.
- 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. *Journal of Tropical Ecology* 13: 741–757.
- WIRTH, R., S. T. MEYER, I. R. LEAL AND M. TABARELLI 2007a. Plant–herbivore interactions at the forest edge. *Progress in Botany* 69: 423–448.
- WIRTH, R., S. T. MEYER, W. R. ALMEIDA, M. V. JR. ARAÚJO, V. S. BARBOSA AND I. R. LEAL. 2007b. 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.
- YAHNER, R. H. 1988. Changes in wildlife communities near edges. *Conservation Biology* 2: 333–339.

ZUIDEMA, P. A., SAYER, J. A. AND W. DIJKMAN. 1996. Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. *Environment Conservation* 23: 290–297.

III. MANUSCRITO A SER ENVIADO AO PERIÓDICO JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY

Título: Densidade e forrageamento de formigas cortadeiras (*Atta cephalotes*) ao longo de uma cronosequência sucessional e suas implicações para a conservação da floresta Atlântica

Running Title: Densidade e forrageamento de *Atta cephalotes* em uma cronosequência sucessional

Palavras-chave: Formigas cortadeiras, *Atta cephalotes*, herbivoria, interação planta-herbívoros, fragmentação, florestas secundárias

Autores: Paulo S. D. da Silva¹, Ana G. D. Bieber², Rainer Wirth³, Inara R. Leal¹, & Marcelo Tabarelli¹

Instituição: Universidade Federal de Pernambuco

Endereço para correspondência: Laboratório de Ecologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Recife, PE. 50670-901. Brazil. paulosavio@yahoo.com ²Laboratório de Zoologia, Instituto de Biologia – Universidade de Campinas. Campinas, SP. 13083-970. Brasil. ³Universidade de Kaiserslautern, Departamento de Ecologia Vegetal & Sistemática, 3049, D- 67653, Kaiserslautern, Alemanha.

Densidade e forrageamento de formigas cortadeiras (*Atta cephalotes*) ao longo de uma cronosequência sucessional e suas implicações para a conservação da floresta Atlântica

Resumo: Foram testadas as hipóteses de que, em estágios sucessionais mais iniciais, há um aumento na densidade de colônias de formigas cortadeiras, *Atta cephalotes*, e um decréscimo no tamanho de suas áreas de forrageamento, devido a um aumento na disponibilidade de plantas intolerantes à sombra. Desta forma, este estudo foi desenvolvido em florestas secundárias, em um remanescente de floresta Atlântica Nordeste (8°30'S, 35°50'O), com cronosequência sucessional entre 25 – 47,5 anos. A densidade de colônias foi avaliada em 14 trechos florestais (0,53 – 7,4 ha), totalizando 33,72 ha, e as áreas de forrageamento de 12 colônias foram acompanhadas durante um ano. Como esperado, a densidade de colônias diminuiu e o tamanho das áreas de forrageamento aumentou com o avanço na cronosequência sucessional. Do mesmo modo, o tamanho das áreas de forrageamento aumentou com o acréscimo na riqueza de espécies, fator que respondeu por 88% desta variação. Com base na área média de forrageamento ($0,587 \pm \text{DP } 0,214$ ha) e número de colônias, foi estimado que nos trechos com menos de 30 anos, onde foram encontradas 19 de um total de 26 colônias, as formigas cortadeiras podem explorar mais de 89% (11,15 de 12,51 ha) de toda a área florestal. Estes resultados sugerem que as mudanças na densidade de colônias de formigas cortadeiras e no tamanho das suas áreas de forrageamento dependem do estágio sucessional dos trechos de florestas secundárias que compõem os remanescentes florestais. Adicionalmente, este estudo alerta para o aumento nos níveis de herbivoria por formigas cortadeiras com a criação de florestas secundárias através da fragmentação e desflorestamento.

INTRODUÇÃO

As formigas cortadeiras (*Acromyrmex* e *Atta*), consideradas herbívoros dominantes em florestas tropicais, são seletivas com relação ao material vegetal coletado (Cherret 1968, Falcão 2004, Rockwood 1976, Wirth *et al.* 2003, Wirth *et al.* 2007a). Elas preferem coletar folhas de espécies intolerantes a espécies tolerantes à sombra (Farji-Brener 2001), porque estas espécies apresentam melhor status nutritivo e menor quantidade de compostos secundários do que espécies tolerantes à sombra (Coley 1983, Coley *et al.* 1985). Como consequência, a densidade de colônias destas formigas e o tamanho das suas áreas de forrageamento são certamente influenciados pela disponibilidade de espécies intolerantes à sombra (Farji-Brener 2001, Urbas *et al.* 2007, Wirth *et al.* 2003, 2007a). Entretanto, até o momento, nenhum estudo verificou como estas variações ocorrem em florestas secundárias, ao longo de um gradiente sucessional. Isto seria fundamental para avaliar o impacto destas formigas sobre a regeneração florestal, uma vez que: (1) a combinação destes fatores (densidade de colônias e tamanho da área de forrageamento) poderia explicar o aumento na herbivoria (ver Urbas *et al.* 2007, Wirth *et al.* 2007b), principalmente, nas florestas em estágio mais inicial de sucessão onde as formigas podem apresentar um efeito negativo sobre a comunidade de plantas; e (2) as florestas secundárias estão se tornando habitats predominantes em muitos países tropicais devido à fragmentação florestal e outros distúrbios, como as queimadas e extração de madeira (FAO 1993, ITTO 2002, Mayaux *et al.* 2005, Wadsworth 1997). Recentemente, tem-se estimado que, na América tropical, aproximadamente 38 milhões de hectares sejam compostos por florestas secundárias (ITTO 2002, ver também Mayaux *et al.* 2005).

Após a fragmentação, os remanescentes florestais tornam-se habitats similares a florestas secundárias e bordas de florestas (Santos *et al.* 2007, Tabarelli *et al.* 1999), abrigando apenas parte da sua composição original de espécies, com uma tendência à simplificação e

homogeneização da biota (Oliveira *et al.* 2004), e dominados por espécies intolerantes à sombra (Laurance *et al.* 1997, 1998, Oliveira *et al.* 2004, Tabarelli *et al.* 1999). Por exemplo, Laurance *et al.* (2006) observaram que espécies sucessionais de árvores, após 13 – 17 anos de fragmentação na floresta Amazônica, triplicaram suas abundâncias em fragmentos e bordas florestais, onde algumas espécies intolerantes à sombra (e.g., *Cecropia sciadophylla*, *Vismia guianensis*, *V. amazonica*, *V. bemerguii*, *Miconia cf. crassinervia*) aumentaram suas densidades em 1000%. Seus resultados mostram que, após a fragmentação, as espécies intolerantes à sombra, ou espécies associadas a florestas em início de sucessão, se tornam mais abundantes nos remanescentes com o passar do tempo.

Deste modo, é esperado que herbívoros como as formigas cortadeiras, se beneficiem fortemente, após a fragmentação, devido a estas alterações na composição florística e, provavelmente, também pela ausência de inimigos naturais nos remanescentes (Almeida *et al.* submetido, Rao 1998, 2000, Vasconcelos 1990, Vasconcelos & Cherret 1995, 1997, Wirth *et al.* 2007a). Os estudos publicados até o momento mostram que colônias de *Atta* spp. são geralmente mais comuns em (1) florestas em início sucessional do que florestas mais velhas (Farji-Brener 2001, Fowler 1983, Haines 1978, Jaffe & Vilela 1989, Vasconcelos 1990, Vasconcelos & Cherret 1995, 1997), (2) florestas fragmentadas do que contínuas (Rao *et al.* 2001), e (3) nas bordas do que no interior das florestas (Wirth *et al.* 2007b), podendo haver uma redução na área de forrageamento nas bordas devido a maior disponibilidade de espécies palatáveis (Urbas *et al.* 2007). Wirth *et al.* (2007b) encontraram que a densidade de colônias de *Atta* spp. em fragmentos florestais no Nordeste do Brasil foi cinco vezes maior (5,9 colônias/ha) quando comparadas com a floresta contínua (1,1 colônias/ha). Entretanto, nenhum estudo estimou a proporção de área que pode ser explorada pelas formigas cortadeiras nos remanescentes florestais. Isto pode ser calculado com base na área média de forrageamento contra o número de colônias localmente

encontradas e é essencial para entender como estas formigas podem influenciar a regeneração da floresta.

Através de um complexo sistema de trilhas de forrageamento, estas formigas podem coletar grandes quantidades de material vegetal para cultivar seus jardins de fungos (Cherrett 1968) e, assim, afetam negativamente a estrutura e composição das comunidades de plantas ao redor dos seus ninhos (Corrêa 2006, Rao *et al.* 2001, Wirth *et al.* 2007a), principalmente, quando estas formigas ocorrem em alta densidade, como nas florestas secundárias. Corrêa (2006), ao avaliar o efeito da atividade das formigas cortadeiras sobre a estrutura da floresta e recrutamento de plantas em função do aumento da distância dos ninhos, encontrou: (1) uma redução na abertura das copas e disponibilidade de luz; (2) que a densidade de plantas jovens triplicou e a riqueza dobrou e que a abundância e riqueza de espécies tolerantes também dobraram com este aumento na distância; e (3) um aumento na germinação de sementes e na sobrevivência de plântulas de *Chrysophyllum viride* (Sapotaceae), uma espécie tolerante à sombra. Assim, a proliferação destas formigas em florestas secundárias pode comprometer a regeneração florestal por limitar a germinação e sobrevivência de plântulas, afetando, consequentemente, o estabelecimento de espécies.

Além disso, o tamanho da área de forrageamento pode ser um bom indicador para esforço de forrageamento, o qual é um resultado da densidade e qualidade de recursos, e assim reflete as alterações na estrutura e composição dos habitats. Por exemplo, Urbas *et al.* (2007), observou que colônias localizadas na borda da floresta, em remanescente de floresta Atlântica no Nordeste do Brasil, removiam, durante um ano, duas vezes mais área foliar do que as colônias encontradas no interior da floresta (14.3% vs 7.8%/colônias/ano; borda e interior, respectivamente). Entretanto, estes altos níveis de herbivoria foram conseqüências da redução nas áreas de forrageamento nas bordas (0.9 ha *versus* 2.3 ha/colônias/ano; borda e interior, respectivamente). Ou seja, a alta

disponibilidade de plantas intolerantes à sombra provavelmente facilita a procura e o acesso a recursos palatáveis, e assim diminui o custo de construção das trilhas, aumentando o ganho energético para a colônia, e, finalmente, reduzindo o tamanho das áreas de forrageamento (ver Urbas *et al.* 2007).

Este estudo foi desenvolvido em um remanescente de floresta Atlântica, no Nordeste do Brasil. Este remanescente é formado por um mosaico de trechos de florestas secundárias com diferentes estágios sucessionais, variando de 5 a 65 anos de regeneração (Santos *et al.* 2007). Estes trechos de florestas secundárias são caracterizados por apresentarem alterações na estrutura e composição florística ao longo da cronosequência sucessional, como, por exemplo, uma redução na riqueza e densidade de espécies de árvores com a diminuição da idade de regeneração (Santos *et al.* 2007). Neste contexto, os padrões de distribuição e de forrageamento de colônias de *Atta cephalotes*, que devem ser influenciados pelas mudanças na composição florística, são pouco conhecidos. Não se sabe como a densidade de colônias e o tamanho das áreas de forrageamento varia em função das idades de regeneração, que refletem uma específica composição florística. Assim, este estudo testou as hipóteses de que as colônias de formigas cortadeiras apresentam (1) um aumento na densidade e (2) um decréscimo no tamanho das áreas de forrageamento com a redução da idade em uma cronosequência sucessional. Adicionalmente, também foi verificado como a riqueza de espécies pode afetar o tamanho das áreas de forrageamento.

ÁREA DE ESTUDO

Este estudo foi desenvolvido num remanescente de floresta Atlântica, conhecido localmente como Coimbra, que pertence a Usina Serra Grande, uma companhia açucareira com 22000 ha, localizada no estado de Alagoas, Nordeste do Brasil (8°30'S, 35°50'O; Figura 1). Serra

Grande ainda retém aproximadamente 9000 ha de floresta Atlântica, sendo Coimbra (3500 ha) o maior e mais bem preservado remanescente de floresta Atlântica nordestina, secção florestal que se estende desde o estado do Rio Grande do Norte até o norte do Rio São Francisco (Santos *et al.* 2007). Especificamente, Coimbra é situado sobre um platô de baixa altitude, 300-400 m acima do nível do mar (IBGE 1985). Os solos são agrupados em duas classes de solos distróficos, com elevadas frações de argila, Latossolos e Podzólicos amarelo-vermelhos (IBGE 1985). O clima é tropical úmido com temperatura média anual de 22-24 °C (*sensu* IBGE 1985) e a precipitação anual média é de 2000 mm. O período mais chuvoso corresponde aos meses de Maio, Junho e Julho e os mais secos a Novembro, Dezembro e Janeiro. A floresta é composta por uma vegetação com árvores emergentes de até 35 m de altura (Leguminosae, Lecythidaceae, Sapotaceae, Bombacaceae) e dossel aberto (25-30 m) com a presença de muitas palmeiras, sendo classificada como floresta ombrófila aberta baixo-montana (250-600 m de altitude) (Velooso *et al.* 1991).

MATERIAIS E MÉTODOS

Densidade de colônias

A densidade das colônias de *Atta cephalotes* foi avaliada em 14 trechos de florestas secundárias, cujos tamanhos variaram de 0,53 ha a 7,4 ha, perfazendo um total de 33,72 hectares investigados. Com base no estudo de Santos *et al.* (2007), estas florestas foram caracterizadas quanto à sua idade de regeneração, sendo agrupadas numa cronosequência sucessional entre 25-47,5 anos. Estes autores determinaram as idades destas florestas através de entrevistas com antigos moradores e com funcionários da usina, que acompanharam, em longo prazo, a fase de transição de agricultura de subsistência para áreas florestais em início sucessional. Em cada floresta secundária foi medido o perímetro da área e verificado o número de colônias dispostas

localmente, através da presença dos ninhos. Finalmente, em todas as colônias encontradas, a referente espécie de formiga cortadeira foi examinada para garantir que as informações aqui apresentadas fossem exclusivamente para a espécie *A. cephalotes*.

Áreas de forrageamento

Para mensurar a variação no tamanho das áreas de forrageamento das formigas cortadeiras ao longo de uma cronosequência successional, as trilhas de 12 colônias de *A. cephalotes* foram mapeadas durante um ano – seis colônias em 2004 e outras seis em 2006. As colônias estudadas foram localizadas em trechos de florestas que variaram entre 25-47,5 anos de regeneração. Além disto, as idades das colônias foram levadas em consideração para explicar parte das variações nos tamanhos das áreas de forrageamento. **Estas idades podem ser estimadas com base no tamanho das colônias, que é calculado a partir da área da elipse da sua superfície externa, com base nos seus diâmetros** perpendiculares, mínimo e máximo (Wirth *et al.* 2003).

Os mapas destas trilhas de forrageamento foram desenvolvidos através de uma observação mensal por colônia, durante o pico de atividade das formigas, onde exclusivamente as trilhas principais foram medidas neste estudo. Assim, o comprimento e as variações nas direções de cada trilha foram aferidos, com trena e bússola respectivamente, a partir de suas correspondentes entradas nos ninhos, em intervalos de cinco metros, até a ascensão das formigas nas copas das árvores. Posteriormente, os mapas foram digitalizados usando o programa Corel Draw 8.0 (Corel Corporation, Ottawa, Canadá).

O tamanho total da área de uso para cada colônia foi calculado através da sobreposição anual das trilhas, a qual corresponde ao somatório poligonal dos setores de forrageamento. Estes polígonos são delineados com base nas extremidades das trilhas e é um modelo fortemente recomendado por Wirth *et al.* (2003), mas ver também Urbas *et al.* (2007) para sugestão de outro

modelo. Finalmente, para investigar se o tamanho das áreas de forrageamento realmente respondia a variações na composição florística, um teste adicional foi desenvolvido com base na riqueza de espécies de plantas. Entretanto apenas quatro áreas, compartilhadas com o estudo de Santos *et al.* (2007), puderam ser usadas.

Análise estatística

Para avaliar a relação da densidade de colônias de *A. cephalotes* com as idades de regeneração de trechos de florestas secundárias, que compõem o remanescente em estudo, foi usada uma regressão simples. O tamanho das áreas de forrageamento em função das idades de regeneração e do tamanho das colônias foi avaliado através de uma regressão múltipla. Posteriormente, o tamanho das áreas de forrageamento também foi avaliado em função da riqueza de espécies, mas para apenas quatro trechos florestais, através de uma regressão simples. A normalidade para todas as variáveis foi investigada através do teste Lilliefors. Todas as análises foram desenvolvidas de acordo com Sokal & Rohlf (1995), usando o programa STATISTICA v. 6.0 (StatSoft Inc, Tulsa, OK, U.S.A.).

RESULTADOS

Um total de 26 colônias de *A. cephalotes* foi encontrado em 14 trechos de florestas secundárias (33,72 ha). A densidade de colônias decresceu significativamente com o aumento na cronosequência sucessional de regeneração ($R^2 = 0,2355$; $df = 1$; $P = 0,0450$; Figura 2), reduzindo de 2,017 colônias/ha nos trechos com menos de 30 anos, para apenas 0,135 colônias/ha nos trechos com mais de 40 anos de regeneração. Foi observado um decréscimo de 93,3% na densidade de colônias com o avanço em aproximadamente 20 anos no estágio sucessional, entre

25-47,5 anos. As áreas de forrageamento destas formigas também variaram significativamente ($R^2 = 0,4325$; $F = 5,1930$; $df = 2$; $P = 0,0316$), crescendo com o aumento da cronosequência sucessional ($F = 6,5333$; $df = 1$; $P = 0,0308$; Figura 3), mas não em função do tamanho dos ninhos ($F = 2,9339$; $df = 1$; $P = 0,1208$), o qual foi usado como estimador das idades das colônias. Ao contrário da densidade de colônias, a área de forrageamento apresentou um acréscimo de 66,47% com o avanço em aproximadamente 20 anos no estágio sucessional, aumentando de 4162,42 m², nos trechos com menos de 30 anos, para 6929,43 m² nos trechos com mais de 40 anos de regeneração. O tamanho das colônias variou desde um mínimo de 8,24 m², em uma floresta com 27,5 anos de regeneração, até um tamanho máximo de 32,97 m² em um trecho com 42,5 anos.

Embora as informações sobre a riqueza de plantas foram limitadas a apenas quatro áreas, a riqueza influenciou positivamente e significativamente o tamanho das áreas de forrageamento ($F = 24,032$, $R^2 = 88,47$, $df = 2$, $P = 0,0391$). Também, foi possível estimar (com base no número de colônias e área média de forrageamento e seus desvios padrões) que as 26 colônias ocupam aproximadamente 45% (15,26 ha) dos 33,72 ha das florestas secundárias inventariadas, com potencial para usar uma área máxima de 61% (20,82 ha). Entretanto, usando o mesmo cálculo separadamente para cada categoria de regeneração, é possível estimar que nas áreas com menos de 30 anos de regeneração, as 19 colônias de formigas cortadeiras podem explorar mais de 89% (11,15 ha de 12,51 ha) de toda área florestal.

DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstram com clareza como a densidade e tamanho das áreas de forrageamento de colônias de *Atta cephalotes* variam ao longo de uma cronosequência sucessional em trechos de florestas secundárias. Foi encontrado que a densidade de colônias diminuiu e o tamanho das áreas de forrageamento aumentou com o avanço da idade nos estágios

sucessionais. Do mesmo modo, o tamanho das áreas de forrageamento também respondeu positivamente ao aumento na riqueza de espécies de plantas. Estas alterações no comportamento das formigas cortadeiras não apenas são um forte indicativo de uma regulação base-topo (*bottom-up*), ou seja, devido a mudanças na composição florística ou limitações de acesso ao recurso alimentar observa-se uma resposta associada na abundância e distribuição dos herbívoros (veja Mattson & Addy 1975, mas também Wirth *et al.* 2007a); como também (1) demonstram que remanescentes ou florestas secundárias em início de sucessão, provavelmente, apresentarão uma maior pressão de herbivoria do que as florestas secundárias tardias e (2) alertam, sobretudo, para o aumento nos níveis de herbivoria por formigas cortadeiras através da criação de florestas secundárias após fragmentação e degradação florestal (veja Farji-Brener 2001, Fowler *et al.* 1983, 1986, Jaffe 1986, Oliveira *et al.* 1998, Rao 2000, Rao *et al.* 2001, Terborgh *et al.* 2001; para exemplo de aumento na densidade de colônias em áreas de pasto, plantações, florestas em início sucessional e florestas isoladas).

De fato, seria razoável esperar que mudanças na qualidade e disponibilidade de recursos, ao longo de uma cronosequência sucessional, pudessem influenciar o padrão de distribuição e comportamento de forrageamento de *A. cephalotes* nestas florestas secundárias, uma vez que estas formigas têm sido freqüentemente descritas como espécies seletivas com relação ao material coletado (Cherret 1968, Howard 1987, Hubbel & Wiemer 1983, Rao *et al.* 2001, Rockwood 1976, Rockwood & Hubbell 1987, Vasconcelos 1990, Wirth *et al.* 2003). Por exemplo, Farji-Brener (2001) argumentou, através de ensaios no campo e de uma revisão literária, que as formigas cortadeiras (*Atta* e *Acromyrmex*) geralmente preferem espécies intolerantes *versus* espécies tolerantes à sombra e, assim, a alta disponibilidade de espécies intolerantes à sombra representaria uma facilitação ao acesso a recursos de qualidade; principalmente para herbívoros considerados sésseis, como é o caso das formigas cortadeiras.

Além do mais, Farji-Brener (2001) também observou que a alta quantidade de espécies intolerantes à sombra na dieta destas formigas (ca.50%) não foi simplesmente devido a sua alta abundância no habitat, onde estas formigas ocorriam, mas foi consequência direta da sua atividade de coleta seletiva. Desta forma a disponibilidade de espécies intolerantes à sombra parece ser um dos fatores mais importantes na regulação da densidade de colônias e do tamanho das áreas de forrageamento das formigas cortadeiras em florestas tropicais (Farji-Brener 2001, Urbas *et al.* 2007, Vasconcelos 1990, Vasconcelos & Cherret 1997, Wirth *et al.* 2003, 2007b).

No presente estudo, embora a idade de regeneração tenha explicado apenas 23% das variações na densidade de colônias, o avanço em aproximadamente 20 anos no estágio sucessional foi suficiente para promover uma redução de 93,3% na densidade de colônias (2,017 colônias/ha nas áreas com menos de 30 anos *versus* 0,135 colônias/ha nas áreas com mais de 40 anos de regeneração). Isto corrobora claramente nossa hipótese e é compatível com os resultados observados por Wirth *et al.* (2007b), que avaliaram a densidade de colônias nas bordas e no interior da floresta, no mesmo remanescente do nosso estudo. Wirth *et al.* (2007b) demonstraram que populações de formigas cortadeiras (*Atta* spp.) responderam positivamente as bordas da floresta, onde, por exemplo, a densidade de colônias de *A. cephalotes* foi de 2,79 colônias/ha, nos primeiros 50 metros da zona da borda, contra 0,31 colônias/ha, a mais de 300 metros, que é a zona considerada como interior da floresta e que apresenta menor disponibilidade de espécies intolerantes à sombra em comparação com as bordas (Oliveira *et al.* 2004). Outros estudos encontraram uma densidade de colônias de *Atta* spp. ainda menor no interior da floresta (e.g., Vasconcelos 1988 e Wirth *et al.* 2003 encontraram uma densidade de cerca de 0,03 colônias/ha).

Além disso, também observamos que a idade de regeneração e a riqueza de espécies de plantas explicaram, respectivamente, 43% e 88% das mudanças no tamanho das áreas de forrageamento, as quais aumentaram com o avanço sucessional das florestas secundárias. Por

exemplo, com o avanço em aproximadamente 20 anos no estágio sucessional, a área de forrageamento apresentou um acréscimo de 66,47%, aumentando de 4162,42 m², nas áreas com menos de 30 anos, para 6929,43 m² nas áreas com mais de 40 anos de regeneração. Este resultado é um forte indicativo da seletividade das formigas cortadeiras (Wirth *et al.* 2007a), e ressalta a importância do tamanho das áreas de forrageamento como indicador de variação na estrutura e composição florística associada a distúrbios naturais ou à degradação e fragmentação florestal. Urbas *et al.* (2007), por exemplo, quando investigaram as áreas de forrageamento de *A. cephalotes* com base na área delimitada por zonas fixas de 20 metros a partir das trilhas, metodologia diferente daquela aqui apresentada, argumentaram que o decréscimo de mais de 2 ha no interior da floresta para cerca de 1 ha nas zonas de borda florestal é plausivelmente explicado pela grande abundância de espécies intolerantes à sombra nestas áreas.

Provavelmente, nas bordas das florestas ou nestas áreas em estágios sucessionais mais iniciais, devido à maior frequência de espécies intolerantes à sombra palatáveis (veja Santos *et al.* 2007 para variação na composição florística), estas formigas terão um menor esforço de coleta, ou seja, uma supressão no comprimento e número de ramificações das trilhas (dados não publicados), que resulta em uma diminuição no tamanho das áreas de forrageamento. É importante também esclarecer que as idades das colônias, estimadas indiretamente através dos tamanhos dos ninhos, não influenciaram significativamente no tamanho das áreas de forrageamento. Isto foi fundamental para garantir que estas variações não fossem uma resposta direta da idade das colônias. Colônias novas ou menores, provavelmente, coletam menor quantidade de recursos, apresentam um sistema de trilhas menor e menos complexo e, conseqüentemente, as áreas de forrageamento são menores do que aquelas das colônias mais velhas ou maiores (Kost *et al.* 2005).

Segundo as estimativas apresentadas neste estudo, as formigas cortadeiras podem explorar de 45% a 61% da área total das florestas secundárias inventariadas, podendo forragear em mais de 89% da área total nos trechos de florestas com menos de 30 anos de regeneração. Estas estimativas são alarmantes porque estas formigas, quando abundantes, podem trazer drásticas consequências sobre a estrutura da floresta, a composição florística e, sobretudo, a regeneração destas áreas em início sucessional (Rao *et al.* 2001, Vasconcelos & Cherrett 1997, Wirth *et al.* 2007a). A remoção das folhas ou tecido foliar das plantas por formigas cortadeiras resulta em aberturas na copa das árvores, e.g. há registros de clareiras com até 150 m² (S. Meyer, comunicação pessoal), permitindo que uma maior proporção de luz penetre na floresta (Corrêa 2006, Wirth *et al.* 2003). Corrêa (2006) observou que, na floresta Atlântica nordestina, as áreas de forrageamento de *A. cephalotes*, com alta pressão de herbivoria, apresentaram 18% a menos cobertura vegetal e 40% mais luz difusa quando comparada a áreas controle, sem formigas.

Como resultado, estas alterações físicas devem promover mudanças na composição florística, ao influenciar fortemente a germinação de sementes, o estabelecimento, o crescimento e a sobrevivência das espécies de plantas (veja Poorter 1999, 2001, para resposta no crescimento das plantas em função da disponibilidade de luz). É possível que ocorra, por exemplo, uma redução na diversidade de plântulas nas áreas de forrageamento dessas formigas quando comparadas às áreas sem formigas. De certa forma, as formigas cortadeiras podem determinar quais assembléias de árvores perdurarão na comunidade de plantas, favorecendo o estabelecimento de poucas espécies, alterando as relações competitivas através do corte direto das plântulas e/ou devido a um aumento na disponibilidade de luz. Além disso, elas promoveriam a homogeneização da floresta, com efeito comparável à criação de bordas após a fragmentação (Wirth *et al.* 2007a).

Realmente, considerando os fatos que (1) a densidade de *Atta cephalotes* responde à riqueza de espécies intolerantes à sombra e, (2) a composição e riqueza das florestas secundárias em Coimbra se assemelham às bordas florestais, é possível concluir que, em uma escala regional, florestas secundárias, pequenos remanescentes florestais e borda de florestas devem sofrer comparáveis pressões de herbivoria por formigas cortadeiras equivalentes às observadas nos trechos de floresta estudados aqui. Ao mesmo tempo, considerando que Coimbra apresenta substancial proporção de florestas secundárias (Santos *et al.* 2007), o impacto das formigas cortadeiras sobre a estrutura e composição das comunidades de plantas pode ser maior do que as previsões realizadas com base em estudos sobre as formigas cortadeiras na borda e interior deste remanescente (Urbas *et al.* 2007, Wirth *et al.* 2007b).

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao *Deutscher Akademischer Austausch Dienst* (DAAD) pelas bolsas concedidas durante o doutorado no Brasil e Alemanha.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALMEIDA, W. R. DE, WIRTH, R. & LEAL, I. R. Submetido. Edge-mediated depression of parasitism pressure by phorid flies on leaf-cutting ants *Atta cephalotes* in a Brazilian Atlantic Forest remnant. *Entomologia Experimentalis et Applicata*.

- CHERRETT, J. M. 1968. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae): 1. Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* 37:387–403.
- COLEY, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecology Monograph* 53:209–233.
- COLEY, P., BRYANT, J. & CHAPIN III, F. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895–899.
- CORRÊA, M. M. 2006. Formigas cortadeiras (Hymenoptera, Formicidae) como agentes modificadores da disponibilidade de luz e da estrutura da comunidade vegetal em Floresta Atlântica nordestina. Tese de Doutorado PhD tese, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- 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. 32 pp.
- FAO, 1993. Forest Resources Assessment 1990: Tropical Countries. FAO Forestry Paper 112. FAO, Rome, Italy.
- 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.
- FOWLER, H. G. 1983. Distribution patterns of Paraguayan leafcutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) (Formicidae: Attini). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 18:121–138.
- FOWLER, H. G., PEREIRA DA SILVA, V., FORTI, L. C. & SAES, N. B. 1986. Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review. Pp.123–145 in Lofgren, C. S. & Vander Meer,

- R. K. (eds.). Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management. Westview Press, Boulder.
- HAINES, B. 1978. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. *Biotropica* 10:270–277.
- HOWARD, J. J. 1987. Leaf-cutting ant diet selection: the role of nutrients, water and secondary chemistry. *Ecology* 68:503–515.
- HUBBELL, S. P. & WIEMER D. F. 1983. Host plant selection by an attine ant. In: P. Jaisson (ed) Social insects in the tropics, vol 2:135-154. University of Paris Press, Paris.
- IBGE, 1985. Atlas nacional do Brasil: região Nordeste. IBGE, Rio de Janeiro.
- ITTO (International Tropical Timber Organization) 2002. Guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forests. Policy Development Series No 13.
- JAFFE, K. & VILELA, E. 1989. On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary forest. *Biotropica* 21:234–236.
- JAFFE, K. 1986. Control of *Atta* spp. in pine tree plantations in the Venezuelan Llanos. Pp. 409–416 in Lofgren, C. S. & Vander Meer, R. K. (eds.). Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management. Westview Press, Boulder.
- KOST C., GAMA DEOLIVEIRA, E., KNOCH, T. & WIRTH R. 2005. Spatiotemporal permanence and plasticity of foraging trails in young and mature leaf-cutting ant colonies (*Atta* spp.). *Journal of Tropical Ecology* 21: 677–688.
- LAURANCE, W. F., FERREIRA, L., RANKIN-DE MERONA, J. & LAURANCE, S. G. 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79:2032–2040.

- LAURANCE, W. F., LAURANCE, S. G., FERREIRA, L., RANKIN-DE-MERONA, J., GASCON, C. & LOVEJOY, T. E. 1997. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science* 278:1117–1118.
- LAURANCE, W. F., NASCIMENTO, H. E. M., LAURANCE, S. G., ANDRADE, A. C., FEARNSIDE, F., RIBEIRO, J. E. L. S. & CAPRETZ, R. L., 2006. Rain forest fragmentation and the proliferation of successional trees. *Ecology* 87:469–482.
- MATTSON, W. J. & ADDY, N. D. 1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. *Science* 190:515–522
- MAYAUX P., HOLMGREN, P., ACHARD, F., EVA, H., STIBIG, H.-J., & BRANTHOMME A. 2005. Tropical forest cover change in the 1990s and options for future monitoring. *Philosophical Transactions of The Royal Society Series B - Biological Sciences* 360:373–384.
- OLIVEIRA, M. A., DELLA-LUCIA, T. M. & ANJOS, N. 1998. Occurrence and nest density of leaf-cutting ants under eucalypt plantations in southern Bahia. *Revista Brasileira de Entomologia* 42:17–21.
- OLIVEIRA, M. A., GRILLO, A. S. & TABARELLI, M. 2004. Forest edge in the Brazilian Atlantic forest: drastic changes in tree species assemblages. *Oryx* 38:4.
- POORTER, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, 13:396–410.
- POORTER, L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology*, 15:113–123.
- RAO, M. 1998. Relaxation in the Lago Guri islands, Venezuela: causes underlying leaf-cutter ant (*Atta* spp.) hyperabundance and consequences for plant species diversity. Tese de doutorado. Duke University, Durham, North Carolina.

- RAO, M. 2000. Variation in leaf-cutter ant (*Atta* spp.) densities in forest isolates: The potential role of predation. *Journal of Tropical Ecology* 16:209–225.
- RAO, M., TERBORGH, J. & NUNEZ, P. 2001. Increased herbivory in forest isolates: Implications for plant community structure and composition. *Conservation Biology* 15:624–633.
- ROCKWOOD, L. L. & HUBBELL, S. P. 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. *Oecologia* (Berlin), 74:55–61.
- ROCKWOOD, L. L. 1976. Plant selection and foraging patterns of two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology* 57:48–61.
- SANTOS, A. S., PERES, C. A., OLIVEIRA, M. A., GRILLO, A., ALVES-COSTA, C. P. & TABARELLI M. 2007. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* 141:249-260
- SOKAL, R. R. & ROHLF F. J. 1995. *Biometry*, 3ª Edição. W. H. Freeman and Company, New York. 887 pp.
- TABARELLI, M., MANTOVANI, W. & PERES, C. A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91:119–127.
- TERBORGH, J., LOPEZ, L., NUNEZ, V. P., RAO, M., SHAHABUDDIN, G., ORIHUELA, G., RIVEROS, M., ASCANIO, R., ADLER, G. H., LAMBERT, T. D. & BALBAS, L. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294:1923–1926.
- URBAS, P., ARAÚJO JR., M., LEAL, I. R. & WIRTH, R. 2007. Cutting More more from cut forests - edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants. *Biotropica* 39:489–495.

- VASCONCELOS, H. L. 1988. Distribution of *Atta* (Hymenoptera - Formicidae) in a terra-firme rain forest of central Amazonia: density, species composition, and preliminary results on effects of forest fragmentation. *Acta Amazonica* 18: 309–315.
- VASCONCELOS, H. L. 1990. Foraging activity of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in primary forest of the central Amazon. *Insectes Sociaux* 37:131–145.
- VASCONCELOS, H. L. & CHERRETT, J. M. 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. & CHERRETT, J. M. 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.
- VELOSO, H. P., RANGEL-FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro.
- WADSWORTH, F. 1997. Forest Production for Tropical America. USDA Agricultural Handbook No. 710. United States Department of Agriculture, Washington, DC USA, particularly Chapter 4: Secondary Forests and their Culture, 101–153 pp.
- WIRTH, R., BEYSCHLAG, W., RYEL, R., HERZ, H. & HÖLLDOBLER, B. 2003. The herbivory of leaf-cutting ants. A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. Accepted by Ecological Studies, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York. 230 pp.
- WIRTH, R., MEYER, S. T. LEAL, I. R. & TABARELLI, M. 2007a. Plant–Herbivore Interactions at the Forest Edge. *Progress in Botany* 69:423–448.

WIRTH, R., MEYER, S. T., ALMEIDA, W. R., ARAÚJO, M. V. JR., BARBOSA, V. S. & LEAL, I. R. 2007b. 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.

LEGENDAS DAS FIGURAS

Figura 1 – Localização da área de estudo na floresta Atlântica Nordestina, Usina Serra Grande, AL, Brasil (adaptado de Pimentel & Tabarelli, 2004), e a extensão original da floresta Atlântica.

Figura 2 – Densidade de formigas cortadeiras (*Atta cephalotes*), ao longo de uma cronosequência sucessional em áreas de florestas secundárias, localizadas em um remanescente de floresta Atlântica, estado de Alagoas. $y = 4.4083 - 0.1021 * x$ ($R^2 = 0,2355$; $df = 1$; $P = 0,0450$).

Figura 3 – Áreas de uso de formigas cortadeiras (*Atta cephalotes*), ao longo de uma cronosequência sucessional em áreas de florestas secundárias, localizadas em um remanescente de floresta Atlântica, estado de Alagoas. $y = 298.3646 + 160.1344 * x$ ($R^2 = 0,3228$; $df = 1$; $P = 0,0315$).

Figura 4 – Relação entre as áreas de uso de formigas cortadeiras (*Atta cephalotes*) e a riqueza de espécies de árvores para quatro áreas de florestas secundárias, com diferentes idades de regeneração, em um remanescente de floresta Atlântica, estado de Alagoas. $y = 1380.867 + 188.5084 * x$ ($R^2 = 0,8847$; $df = 1$, $P = 0,039$).

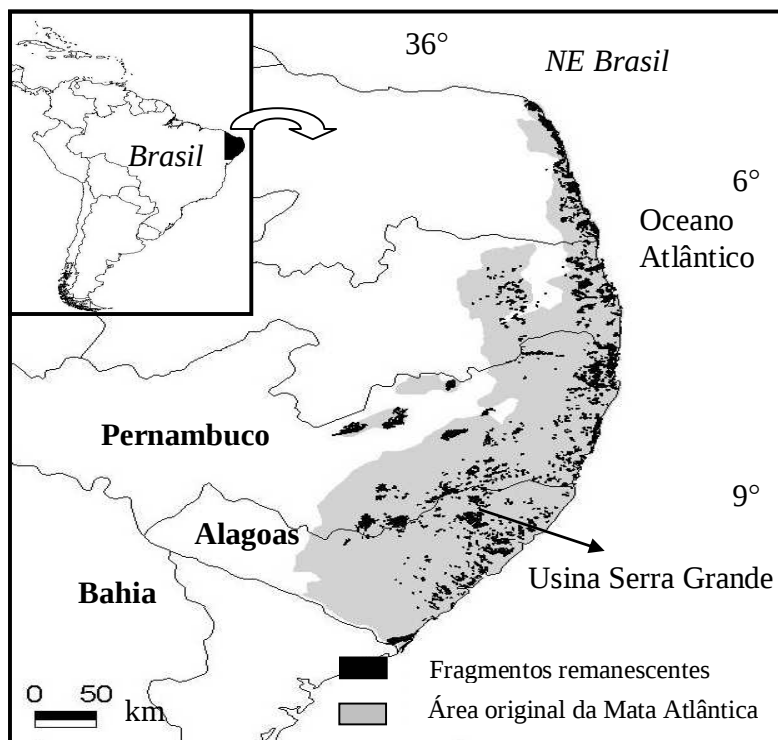


Figura 1

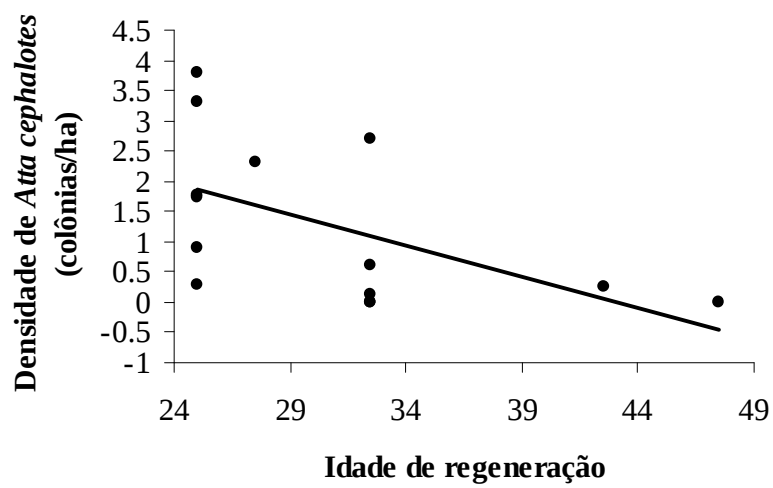


Figura 2

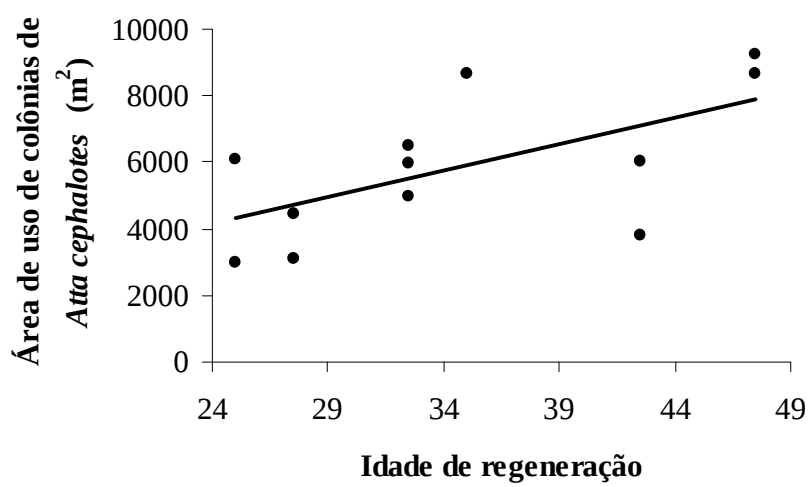


Figura 3

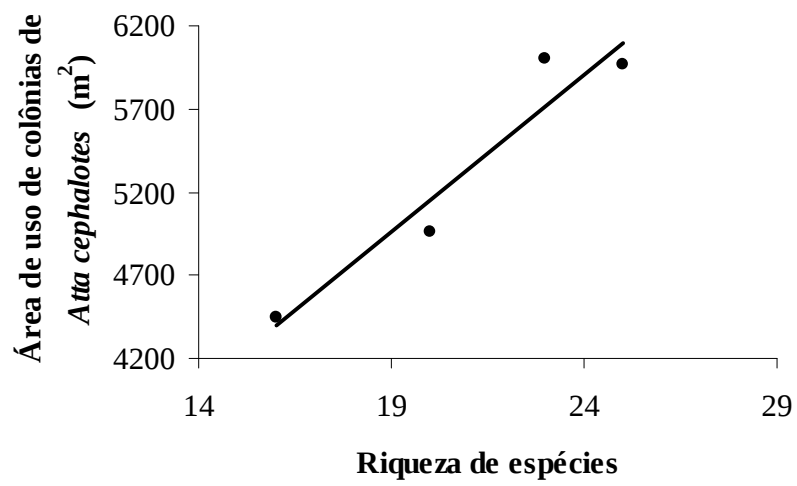


Figura 4

IV. MANUSCRITO A SER ENVIADO AO PERIÓDICO BIOTROPICA

LRH: Silva, Wirth, Leal & Tabarelli

RRH: Influência de *Atta cephalotes* sob a comunidade de plântulas

Influência das formigas cortadeiras (*Atta cephalotes*) sobre a comunidade de plântulas em um trecho de floresta Atlântica nordestina^{#1}

Paulo S. D. da Silva¹, Rainer Wirth², Inara R. Leal¹, & Marcelo Tabarelli¹

Laboratório de Interação Planta-Animal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco. Recife, PE. 50670-901. Brazil. paulosavio@yahoo.com ²Universidade de Kaiserslautern, Departamento de Ecologia Vegetal & Sistemática, 3049, 67653-Kaiserslautern, Alemanha.

^{#1} Recebido em _____; Revisão aceita em _____.

Resumo

Em trechos de florestas secundárias investigamos como a formiga cortadeira *Atta cephalotes* afeta a diversidade de plântulas dentro de sua área de forrageamento. Também verificamos o efeito destas formigas sobre a germinação e mortalidade de três espécies focais (*Tapirira guianensis*, *Simarouba amara* e *Pouteria* sp.). Estes trechos compõem um remanescente de Floresta Atlântica Nordestina (8°30'S, 35°50'O) e variam quanto à idade do estágio sucessional (25-47,5 anos). A diversidade de plântulas foi avaliada mensalmente, durante um ano, em quadrantes (1m²), que foram distribuídos dentro de áreas de forrageamento e de áreas sem atividade de formigas (controle). A germinação e a mortalidade de plântulas foram investigadas em função da distância das colônias. A diversidade média foi menor nas áreas de forrageamento ($H' = 0,27 \pm DP\ 0,23$ bits/indivíduo) do que nas áreas controle ($0,44 \pm 0,61$), onde algumas espécies ocorreram exclusivamente, indicando uma segregação taxonômica. Porém, não houve diferença quanto às idades de regeneração. A germinação de sementes de *T. guianensis* tendeu a aumentar com a distância das colônias e, como à *Pouteria* sp., foi maior nos trechos entre 30-40 anos. *S. amara* não apresentou variação na germinação. A mortalidade por dessecação e herbivoria foi freqüente em todas as espécies. Por exemplo, para *Pouteria* sp., a mortalidade por herbivoria pelas saúvas tende a reduzir com a distância. Este estudo sugere que florestas secundárias podem apresentar um empobrecimento ou uma alteração na flora devido à atividade das formigas cortadeiras, que, ao afetarem o estabelecimento de plântulas, estariam ampliando o efeito da fragmentação sobre a comunidade de plantas.

Palavras-chave: Diversidade de plântulas, germinação, mortalidade de plântulas, formigas cortadeiras, *Atta cephalotes*, florestas secundárias, floresta Atlântica.

Influência das formigas cortadeiras (*Atta cephalotes*) sobre a comunidade de plântulas em um trecho de floresta Atlântica nordestina

Introdução

As formigas cortadeiras, gêneros *Atta* e *Acromyrmex*, são consideradas importantes herbívoros em florestas tropicais, porque elas promovem a heterogeneidade espacial e temporal de recursos, como luz, nutrientes e solo (Cherrett 1986, Fowler *et al.* 1989, Perfecto & Vandermeer 1993, Wirth *et al.* 2003); auxiliando, portanto, na manutenção da biodiversidade em florestas maduras (Garrettson *et al.* 1998, Wirth *et al.* 2003; mas ver Farji-Brener & Ghermandi 2000). Segundo Wirth *et al.* (2003), a heterogeneidade causada pelas formigas cortadeiras é resultado do seu comportamento de forrageamento que além de variar sazonalmente, quanto à intensidade e preferência dos indivíduos forrageados, é concentrada em algumas partes das copas destas árvores. Elas criam pequenas clareiras, alterando a disponibilidade de luz embaixo das plantas forrageadas e coletam folhas mais acentuadamente nas proximidades dos ninhos (Farji-Brener & Illes 2000, Wirth *et al.* 2003). Além disso, através da deposição de solo, devido à construção dos ninhos, e do acúmulo de biomassa vegetal nos jardins de fungos e nas lixeiras externas, estas formigas podem facilitar o acesso para algumas espécies de plantas a nutrientes, alterando as interações competitivas (Wirth *et al.* 2003).

Entretanto, por serem herbívoros seletivos, a abundância de suas colônias é fortemente influenciada pela disponibilidade e riqueza de espécies mais palatáveis, como as espécies intolerantes à sombra (Fowler 1983, Fowler *et al.* 1986, Coley 1988, Vasconcelos 1990, Vasconcelos & Cherret 1997, Farji-Brener 2001, Wirth *et al.* 2003). Espécies intolerantes à sombra apresentam melhor status nutritivo e menor quantidade de compostos secundários do que espécies tolerantes à sombra (Coley 1983, Coley *et al.* 1985, mas veja Poorter *et al.* 2004) e, após

a fragmentação, passam a ser dominantes nos remanescentes florestais (Laurance *et al.* 1998, Tabarelli *et al.* 1999, Oliveira *et al.* 2004, Santos *et al.* 2007). Conseqüentemente, a alta disponibilidade de espécies intolerantes à sombra, em florestas secundárias, deve facilitar (1) o estabelecimento inicial dos ninhos (Fowler *et al.* 1986, ver também Vasconcelos 1990), que seria a fase mais crítica do desenvolvimento das colônias; e (2) o acesso a recursos de alta qualidade, reduzindo o custo de (a) coleta e (b) construção das trilhas (veja Lugo *et al.* 1973, Howard 1991, Farji-Brener & Sierra 1998, Farji-Brener 2001) e, portanto, também (c) o tamanho das áreas de forrageamento (Urbas *et al.* 2007, ver também o primeiro capítulo). Por exemplo, segundo Vasconcelos & Cherrett (1995), em florestas secundárias na Amazônia, as densidades de ninhos de *Atta cephalotes*, *A. laevigata* e *A. sexdens* podem alcançar valores 30 vezes maiores do que em florestas primárias. Esta alta densidade de ninhos, em florestas secundárias e áreas de plantações, têm sido confirmadas por diversos trabalhos (Fowler *et al.* 1986; Jaffe 1986; Vasconcelos 1990; Vasconcelos & Cherret 1995, 1997; Farji-Brener 2001; Rao *et al.* 2001; primeiro capítulo desta tese).

De fato, vários estudos indicam que remanescentes florestais são habitats com composição florística similar à borda de florestas, dominadas por plantas intolerantes à sombra (Tabarelli *et al.* 1999, Oliveira *et al.* 2004, Santos *et al.* 2007). Por conseguinte, isto deve facilitar a disseminação das formigas cortadeiras, potencializando o seu efeito da herbivoria sobre a vegetação. Desta forma, os fragmentos florestais e florestas secundárias devem apresentar uma maior pressão de herbivoria por formigas cortadeiras associada a (1) uma maior densidade de colônias (Vasconcelos & Cherret 1997, Farji-Brener 2001, primeiro capítulo) e (2) uma redução das suas áreas de forrageamento (veja Urbas *et al.* 2007, primeiro capítulo); podendo, até mesmo, promover uma redução na riqueza de espécies vegetais (Vasconcelos & Cherret 1997, Rao *et al.* 2001). Por exemplo, em pequenos fragmentos (0.3-3 ha) de uma floresta tropical semi-decídua da

Venezuela, Rao *et al.* (2001) verificaram que, dentro das áreas de forrageamento das formigas cortadeiras, espécies de plantas mais frequentemente coletadas, como as espécies intolerantes à sombra, e até outras menos coletadas pelas formigas mostraram uma reduzida representação na classe de indivíduos jovens de plantas.

Além do mais, as formigas cortadeiras devem reduzir a heterogeneidade de luz, principalmente, ao aumentar sua disponibilidade no sub-bosque de remanescentes florestais quando comparados a florestas contínuas. Isto não apenas altera as taxas de germinação de sementes e crescimento de plântulas e jovens, como pode facilitar a disseminação de espécies intolerantes à sombra, ampliando o efeito de borda (Wirth *et al.* 2007a). Sementes de espécies intolerantes à sombra, geralmente, são pequenas, possuem baixo conteúdo de água, são adaptadas a permanecerem dormentes no solo, formando banco de sementes, e muitas destas necessitam de alto requerimento de luz para germinar. Ao contrário, as sementes de espécies tolerantes à sombra são, em geral, grandes, com alto conteúdo de água, não formam banco de sementes, não necessitam de luz direta para germinação e posterior crescimento da plântula, e germinam rapidamente (Primack 1990, Lorenzi 1998, Carvalho *et al.* 2006). Desta forma, o aumento na entrada de luz, devido à maior intensidade de desfolhação deve reorganizar as interações competitivas entre espécies, influenciando a composição florística.

Contudo, as implicações diretas e indiretas da herbivoria por estas formigas sobre a composição florística e o estabelecimento de novos indivíduos de plantas em fragmentos florestais têm sido pobremente estudadas (Rao *et al.* 2001, Urbas *et al.* 2007, Wirth *et al.* 2007b). Este estudo teve como objetivo principal investigar o estabelecimento de plântulas nas áreas de forrageamento de formigas cortadeiras em trechos de florestas secundárias de um remanescente de floresta Atlântica Nordeste. Para isto, foram testadas as seguintes hipóteses: (1) nas áreas de forrageamento de *Atta cephalotes*, haveria (a) uma menor diversidade e (b) uma composição

diferente de plântulas quando comparadas a áreas sem atividade de formigas (áreas controle); e (2) a germinação de sementes e a mortalidade de plântulas aumentariam com a proximidade em relação à borda dos ninhos, destas formigas, seja devido ao aumento na disponibilidade de luz, causado indiretamente pela remoção da folhagem, ou através da herbivoria direta sobre plântulas. Também discutimos as consequências ecológicas da atividade destas formigas em áreas com diferentes estágios sucessionais.

Materiais e Métodos

Área de Estudo.

– Este estudo foi realizado em um remanescente de floresta Atlântica (3500 ha), conhecido localmente como Sítio Coimbra, pertencente à Usina Serra Grande, localizada no estado de Alagoas (8°30'S, 35°50'O), Nordeste do Brasil (figura 5). Este fragmento é formado por um mosaico de florestas secundárias de diferentes estágios sucessionais. Estas áreas foram usadas no passado para o plantio, principalmente, de milho e feijão, e foram abandonadas entre cinco e 65 anos atrás, quando novamente foram ocupadas por florestas (Santos *et al.* 2007). Além do mais, este remanescente apresenta histórico de pressão de caça e corte seletivo, sendo a matriz circundante formada por lavoura de cana-de-açúcar. Desta forma, este remanescente oferece uma oportunidade única para o desenvolvimento de pesquisas, porque além de ser o maior e mais bem preservado remanescente de floresta Atlântica do Nordeste do Brasil (Santos *et al.* 2007), permite avaliar, e.g., o padrão de distribuição e estabelecimento de espécies de plantas e seus herbívoros em florestas com diferentes estágios sucessionais.

A floresta é composta por uma vegetação com árvores emergentes de até 35 m de altura (Leguminosae, Lecythidaceae, Sapotaceae, Bombacaceae) e dossel aberto (25-30 m) com a presença de muitas palmeiras (Veloso *et al.* 1991), sendo classificada como floresta ombrófila

aberta baixo-montana (250-600 m de altitude; Veloso *et al.* 1991). O terreno é considerado montanhoso, com a presença de vales rasos e largos, característicos da superfície da Borborema na área de transição para a planície costeira (IBGE 1985). Os solos mais comuns são Latossolos e Podzólicos distróficos (IBGE 1985). O clima é tropical quente úmido, com três meses de estação seca (IBGE 1985). A temperatura média anual gira em torno de 22-24°C e, em Serra Grande, a precipitação média anual é de 2000 mm. O período mais chuvoso corresponde aos meses de Maio, Junho e Julho e os meses mais secos são Novembro, Dezembro e Janeiro.

Diversidade de plântulas.

–Para comparar a diversidade de plântulas entre as áreas de forrageamento das formigas cortadeiras e áreas controle, sem atividade destas formigas, foram selecionadas quinze colônias de *A. cephalotes*, localizadas em florestas secundárias, com idades de regeneração que variaram entre 25-47,5 anos. O critério para a seleção dos ninhos foi que estas possuíssem área similar da superfície externa dos ninhos, pois o tamanho da área externa pode ser usado indiretamente para estimar a idade da colônia (Ver Urbas *et al.* 2007). Esta superfície é calculada a partir da área da elipse da sua superfície externa, com base nos seus diâmetros perpendiculares, mínimo e máximo (Wirth *et al.* 2003). Para testar isto, os ninhos foram atribuídos a três categorias de idade de regeneração e o teste Anova foi utilizado para verificar se estas três categorias diferiam entre si quanto ao tamanho das colônias (Sokal & Rohlf 1995). O tamanho médio ($\pm$ DP) dos ninhos variou de $14,49 \pm 2,96$ para os trechos entre 20-30, $23,21 \pm 10,47$ para 30-40 e $21,16 \pm 8,87$ para as áreas com 40-50 anos de regeneração; não tendo sido encontrada diferença significativa entre as categorias de regeneração ($F=1,58021$; g.l. = 2; $p=0,2459$).

Mensalmente, em cada colônia foram coletadas todas as plântulas dispostas dentro de um quadrante de 1 m², dentro das áreas de forrageamento das formigas e em áreas controle que não

apresentaram sinais de forrageamento por formigas cortadeiras (figura 6). Em ambos os tratamentos, a posição de cada quadrante foi previamente definida, com base em sorteios para tornar a amostragem aleatória, e marcada no local da coleta, para evitar que a posição de um mês coincidissem com o mês seguinte. Entretanto, para amostrar as plântulas nas áreas de uso das formigas cortadeiras, a direção foi definida com base nas trilhas de forrageamento, ou seja, a trilha sorteada seria a direção do experimento. Os quadrantes foram dispostos paralelamente a um metro da mesma trilha e sua distância em relação ao ninho também era previamente sorteada. Além disso, as áreas de uso foram definidas com base no modelo mais indicado por Wirth *et al.* (2003). Assim, a distância de um metro das trilhas foi razoável para que todos os quadrantes tivessem igual probabilidade de representarem a comunidade de plântulas nas áreas de uso. Nas áreas controle, a direção em graus também foi determinada por sorteios.

Posteriormente, as plântulas foram identificadas e classificadas quanto à estratégia de regeneração com base na literatura disponível (e.g., Roosmalen 1985, Lorenzi 1998, Barroso *et al.* 1999, Grillo 2005, Santos 2005). As diferenças na diversidade de plântulas entre ambos os tratamentos, com e sem formigas, foram avaliadas através do índice de diversidade de Shannon-Wiener (Krebs 1998) e de curvas de diversidade que representam o acúmulo de espécies por áreas e por indivíduos amostrados (Krebs 1998, Romero-Saltos *et al.* 2001). Para investigar a composição de plântulas, foi desenvolvido o teste para indicador de espécies (*sensu* Dufrêne & Legendre 1997) e averiguada a similaridade taxonômica entre os dois tratamentos.

Germinação de sementes e mortalidade de plântulas.

–Nesta parte do trabalho, foram plantadas 3675 sementes de três espécies de plantas lenhosas, sendo, 1350 sementes de *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), 1200 de *Pouteria* sp. (Sapotaceae), 1125 de *Simarouba amara* (Simaroubaceae). Não houve critério para a seleção das

espécies, estas foram escolhidas devido à disponibilidade de sementes na área de estudo. As sementes foram plantadas nas mesmas quinze colônias usadas no tópico anterior e o número de sementes utilizado variou em função da disponibilidade de sementes. Em cada colônia, as sementes foram igualmente distribuídas a três, seis, nove, doze e quinze metros da borda dos ninhos. Mensalmente, ao longo de 17 meses, estas sementes foram observadas quanto à germinação e, posteriormente, mortalidade das plântulas que emergiram.

Análise Estatística.

–O índice de diversidade entre os tratamentos, com e sem formigas, e em função do estágio sucessional (considerada uma variável contínua) para os trechos florestais estudados, foi comparado através do Modelo Linear Geral (General Linear Model, GLM). Para detectar a exclusividade quanto à ocorrência de plântulas nos tratamentos, ou seja, se as áreas com formigas eram floristicamente distintas das áreas controle devido à atividade de forrageamento, foram utilizadas uma análise de indicador de espécie (*sensu* Dufrêne and Legendre 1997) e uma análise de ordenação não-métrica em escala multidimensional (NMDS), usando o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis (Krebs 1998). O teste para indicador de espécie detecta o valor de cada espécie, como indicador de variação ambiental, baseado em dois grupos (neste caso, áreas com e sem formigas); posteriormente, a significância deste valor dentro do grupo é avaliada com base na técnica de Monte Carlo (Dufrêne & Legendre 1997).

A germinação e mortalidade, em função da distância das colônias, foram avaliadas também através do teste GLM. Em seguida, foi utilizado o teste *a posteriori* de Tukey para identificar diferenças entre as médias. Para a análise de ordenação não-métrica em escala multidimensional (NMDS), a abundância das espécies foi transformada através da raiz quadrada e estandardizada (*sensu* Clarke & Gorley 2001). Mas, para a análise através do teste GLM, as

transformações foram desenvolvidas segundo a melhor estimativa para transformação indicada pelo teste de transformação *Box-Cox*. Desta forma, o índice de diversidade de Shannon-Wiener foi transformado em logaritmo, na base 10, e o percentual médio de germinação e mortalidade de plântulas em Arco-seno. A normalidade de todas as variáveis foi testada através do teste Lilliefors. Todas as outras análises foram feitas com base em Sokal & Rohlf (1995), usando os programas SYSTAT (Wilkinson 1996), PRIMER (Clarke & Gorley 2001) e PC-Ord (McCune & Grace 2002).

Resultados

Diversidade de plântulas.

–Um total de 132 morfoespécies e 1872 plântulas foi encontrado em 360 m² de área analisada, sendo 85 morfoespécies (64%) nas áreas com formigas e 113 (85%) nas áreas controle. Os tratamentos compartilharam 68 das 132 morfoespécies (*ca.* 52%). Dezesete morfoespécies (*ca.* 13%) ocorreram exclusivamente nas áreas com formigas e 46 (*ca.* 35%) apenas nas áreas controle. Para 49 morfoespécies, foi possível identificar família e gênero; pertenciam a 23 famílias e 34 gêneros (tabela 1). Dentre as espécies identificadas, 16 espécies foram consideradas tolerantes à sombra; quatro destas ocorreram exclusivamente nas áreas sem formigas, outras quatro apenas nas áreas com formigas e as oito restantes ocorreram em ambos os tratamentos. A diversidade de plântulas foi significativamente maior nas áreas controle do que nas áreas com formigas ($F = 23,3914$; g.l. = 1; $p < 0,0001$; figura 7), apresentando diversidade média ($\pm$ DP) de $0,44 \pm 0,61$ bits/indivíduo nas áreas controle contra $0,27 \pm 0,23$ bits/indivíduo nas áreas com formigas. Entretanto, a diversidade não variou em função das idades de regeneração ($F = 0,8054$; g.l. = 1; $p = 0,37$). As curvas de diversidade acumulada tendem a uma assíntota horizontal, principalmente nas áreas com formigas, indicando uma provável redução no incremento de

espécies com o aumento do número de coletas (figuras 8A e 8B). Além disso, é possível observar nestas curvas o maior número de espécies nas áreas sem formigas em comparação com as áreas com formigas. Com relação a composição de espécies, a análise para indicador de espécie-chave assinala a presença de três espécies para o grupo zero (*i.e.*, áreas sem formigas), com alto valor IV e somente uma para o grupo um (equivalente às áreas com formigas); todavia, nas áreas sem formigas foram encontradas mais três espécies, todas intolerantes à sombra, com valor IV suficiente para produzir probabilidades marginalmente significativas (tabela 2). Finalmente, a análise de ordenação não-métrica, em escala multidimensional (NMDS), indica que as áreas de forrageamento são taxonomicamente segregadas das áreas controle (figura 9). As áreas com formigas foram também mais similares entre si do que as áreas controle.

Germinação de sementes e mortalidade de plântulas.

–Neste estudo, a germinação para as três espécies, *T. guianensis*, *S. amara* e *Pouteria* sp., foi bem distinta com relação aos fatores como idade de regeneração, distância das colônias e a interação destes fatores (tabela 3). Por exemplo, a espécie *T. guianensis* apresentou uma variação significativa na germinação quanto à idade de regeneração das florestas secundárias, à distância para os ninhos e marginalmente significativa com a interação dos fatores (tabela 3; figura 10). Em contraste, a germinação das sementes de *S. amara* não apresentou nenhuma diferença significativa com relação à idade de regeneração das florestas secundárias, a distância para os ninhos e a interação entre estes dois fatores (tabela 3). As sementes de *Pouteria* sp. apresentaram uma diferença marginalmente significativa quanto à idade de regeneração (tabela 3), tendo sido observado um maior percentual médio de germinação ($\pm$ EP) nas áreas entre 30-40 anos ($17,50 \pm 1,43$) do que nas áreas com 20-30 anos ($13,29 \pm 1,52$; pós-teste Tukey, $p < 0,05$), mas não quando comparada com as áreas de 40-50 anos ($16,47 \pm 1,09$). As áreas de 40-50 anos também

não diferiram das áreas com 20-30 anos (pós-teste Tukey, $p > 0,05$). Contudo, a germinação de *Pouteria* sp. não foi significativa quando relacionada à distância para a borda dos ninhos e a interação entre os fatores (tabela 3).

Quanto à mortalidade de plântulas, em geral, todas as três espécies apresentaram uma diferença significativa para a causa de morte (pós-teste Tukey, $p < 0,05$; tabela 4), não havendo diferenças na mortalidade de plântulas quanto à idade de regeneração e a distância das colônias (figuras 11A, 11B e 11C; tabela 4). As plântulas de *T. guianensis*, por exemplo, apresentaram maior mortalidade associada à herbivoria por indução de galhas, provavelmente, por ácaros (observação pessoal). Por outro lado, a maioria das plântulas de *S. amara* e *Pouteria* sp. morreram mais frequentemente por dessecação e por corte por *A. cephalotes*. Para *Pouteria* sp., também foi freqüente encontrar plântulas sem fixação das radículas no solo (figura 11C). Porém, em alguns casos para *S. amara* e *Pouteria* sp., o efeito das interações entre os fatores foi significativo (tabela 4). Por exemplo, as plântulas da espécie *S. amara* apresentaram mortalidade significativa com a interação entre idade da floresta e causa de morte, como também para idade da floresta, distância dos ninhos e causa de morte (tabela 4). A espécie *Pouteria* sp. apresentou interação significativa entre distância e causa de morte (tabela 4), havendo uma tendência de redução da mortalidade por corte de plântulas pelas formigas com o aumento da distância para os ninhos (figura 12; pós-teste Tukey; $p < 0,05$).

Discussão

O papel das formigas cortadeiras em florestas tropicais tem sido discutido em diversos estudos (Rockwood 1973, Farji-Brener & Illes 2000, Farji-Brener & Medina 2000, Rao *et al.* 2001, Farji-Brener 2001, Wirth *et al.* 2003, Farji-Brener & Ghermandi 2004, Silva *et al.* 2007, Urbas *et al.* 2007). Inclusive, alguns estudos investigaram a influência das formigas cortadeiras

sobre a composição florística em remanescentes florestais após a fragmentação (Vasconcelos & Cherret 1997, Rao *et al.* 2001). Entretanto, até o momento, poucos estudos demonstraram como estas formigas influenciam o estabelecimento de plântulas nas áreas próximas às trilhas e embaixo das plantas forrageadas (ver Silva *et al.* 2007). Comumente, as publicações são mais direcionadas a avaliar o estabelecimento de plântulas nos ninhos destas formigas, especialmente, nas lixeiras (e.g., Garrettson *et al.* 1998, Farji-Brener & Ghermandi 2004), devido à maior disponibilidade **de luz** e nutrientes nestes locais (Haines 1975, 1978; Alvarado *et al.* 1981, Correia 2006), fator que pode favorecer a germinação e o desenvolvimento das plântulas (Farji-Brener & Medina 2000, Farji-Brener & Ghermandi 2004).

Diversidade de plântulas.

—No presente estudo foi verificado, não apenas a ocorrência exclusiva de algumas espécies de plântulas, em ambos os tratamentos, mas com menor frequência nas áreas de forrageamento de *Atta cephalotes*; como também, um declínio na diversidade de plântulas nestas áreas, quando comparadas às áreas sem formigas. Esta variação na composição de plântulas, primeiramente, pode ser consequência direta da pressão de herbivoria por formigas cortadeiras, que comprometeriam a sobrevivência e, portanto, o estabelecimento das plântulas nas áreas de forrageamento (Nepstad *et al.* 1996, Silva *et al.* 2007). Em um fragmento de floresta Atlântica, Silva *et al.* (2007) observaram que *Atta sexdens* reduziu a sobrevivência de plântulas de *Protium heptaphyllum* Aublet (March.) (Burseraceae) através da herbivoria frequente das plântulas situadas ao redor das entradas de suas galerias que foram localizadas embaixo das plantas matrizes e suas respectivas colônias, a mais de 10 metros de suas entradas (observação pessoal). Segundo S. Meyer (com. pessoal), as formigas cortadeiras também podem remover folhas de plântulas, durante a coleta de frutos dispostos no solo da floresta. De fato, diversas espécies de

plântulas, como *Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), *Erythroxylum squamatum* Sw. (Erythroxylaceae) e *Ocotea* sp. (Lauraceae), foram frequentemente encontrados com danos foliares, característicos destas formigas, próximas as trilhas de forrageamento (observação pessoal).

Além disso, durante a atividade destas formigas, foi observada uma sobreposição espacial das áreas de forrageamento entre colônias vizinhas. Isto intensifica os efeitos diretos da herbivoria sobre plântulas, podendo, em casos extremos, promover a mortalidade das espécies de árvores mais frequentemente forrageadas, associada à repetida desfolhação (veja Rockwood 1975, Rao *et al.* 2001). Colônias vizinhas foram observadas coletando folhas dos mesmos indivíduos, mas em períodos diferentes. A coleta simultânea de folhas no mesmo indivíduo, sobreposição temporal, por duas colônias, foi rara. Entretanto, nas florestas secundárias, onde há uma alta densidade de colônias (Fowler 1983, Fowler *et al.* 1986, Vasconcelos 1990, Vasconcelos & Cherret 1997, Farji-Brener 2001), possivelmente haverá uma maior sobreposição espacial das áreas de forrageamento, com uma provável redução na seletividade por estas formigas, que devem coletar folhas de ambas as espécies preferidas e não-preferidas (Rao 1998, Rao *et al.* 2001).

A remoção da folhagem por estas formigas dentro das copas das árvores altera a interceptação da luz pelas folhas, criando pequenas clareiras, que aumentam a frequência e variabilidade de luz embaixo das árvores forrageadas e podem afetar as interações competitivas entre espécies subjacentes (Sterck *et al.* 1999, Poorter 2001, Wirth *et al.* 2003). O impacto desta atividade sobre a disponibilidade de luz, provavelmente, depende da frequência de desfolhação, porcentagem de remoção foliar e, finalmente, da porção da copa da árvore onde ocorre esta remoção. Wirth *et al.* (2003), na Ilha de Barro Colorado, simularam uma remoção foliar similar em vários estratos da floresta e observaram que a exclusão de luz foi menor quando a remoção

das folhas ocorreu acima das copas, do que no meio, abaixo e uniformemente. Realmente, as formigas cortadeiras podem mais frequentemente remover folhas acima das copas, por causa da sua preferência por folhas tolerantes ao sol (Fowler 1983, Coley 1988, Vasconcelos 1990, Vasconcelos & Cherret 1997, Farji-Brener 2001, Wirth *et al.* 2003) e, assim, ampliar o efeito ou a penetração de luz no sub-bosque e no solo. De acordo com Poorter (2001), em florestas tropicais, luz é provavelmente o fator ambiental mais importante afetando o estabelecimento de plantas, crescimento e sobrevivência (ver também Oberbauer *et al.* 1998, Wirth *et al.* 2001). Assim, as variações na disponibilidade de luz, conjuntamente com a herbivoria direta, devem alterar as interações competitivas, também entre plântulas, o que resultaria em composição e distribuição de espécies diferentes nas áreas de uso das formigas, em relação a áreas sem atividade de formigas. A combinação destes fatores pode explicar, até mesmo, a ocorrência exclusiva de algumas espécies de plântulas nos tratamentos avaliados.

Por outro lado, alguns trabalhos têm sugerido que a herbivoria sobre os botões florais pode comprometer o sucesso reprodutivo das plantas, reduzindo a produção de sementes (Haines 1975, Strauss 1991, Adler *et al.* 2001). Durante este estudo foram observadas as formigas removendo partes florais, diretamente na copas das árvores, em pelo menos duas espécies de plantas, *Symphonia globulifera* L.f. (Clusiaceae) e *Miconia* sp. (Melastomataceae). Na Ilha de Barro Colorado, Wirth *et al.* (1997) observaram que 50% do total da biomassa coletada por *Atta colombica*, na estação seca, foi constituído de material não-verde, como estípulas de *Ficus* sp., frutos, sementes, incluindo partes florais de uma variedade de outras espécies. Desta forma, provavelmente, a herbivoria direta sobre as flores pode certamente comprometer o sucesso reprodutivo das espécies mais frequentemente forrageadas (Haines 1975). No Texas, Adler *et al.* (2001) avaliaram o efeito da herbivoria sobre botões florais de *Castilleja indivisa* (Scrophulariaceae) e verificaram que os danos sobre estes botões reduziram o número de flores

abertas, resultando num declínio do número de visitas de polinizadores e, conseqüentemente, na produção de sementes. A menor preferência de polinizadores por plantas com flores (Karkan & Strauss 1993) e partes vegetativas herbivoradas (Juenger & Bergelson 1997) tem sido observada em alguns sistemas (para mais exemplos, veja Adler *et al.* 2001).

Contudo, no presente estudo, não foi observado uma redução na diversidade de plântulas com o decréscimo no estágio sucessional. Para discutirmos este resultado é preciso primeiramente levar em consideração a complexidade dos sistemas de trilhas de forrageamento das colônias, uma variável indispensável para entendermos como as formigas cortadeiras podem influenciar o estabelecimento e, portanto, a diversidade de plântulas. Certamente, o intervalo sucessional estudado, entre 25-47,5 anos, pode não ter sido suficiente para resultar em diferenças na complexidade destes sistemas de forrageamento, quando comparados ao de colônias fundadas em florestas maduras (observação pessoal), que resultassem numa maior herbivoria de plântulas com a redução do estágio sucessional. Sistemas de trilhas de forrageamento mais complexos podem apresentar uma maior área de contato ou área de forrageamento, resultando numa maior taxa de herbivoria em plântulas. Entretanto, em florestas maduras este efeito pode ser diluído devido a um maior espaçamento entre as trilhas com o aumento no comprimento das trilhas e, conseqüentemente, na área total de forrageamento. Assim, as plântulas poderiam eventualmente escapar da herbivoria por formigas cortadeiras ao contrário daquelas encontradas em florestas em estágios mais iniciais de sucessão que apresentariam trilhas mais curtas e menos espaçadas entre si.

Adicionalmente, com base nas curvas de diversidade, que tendem a uma assíntota horizontal, não seriam esperadas grandes variações no incremento de espécies com o aumento do esforço amostral (Zar 1996). Isto significa que, neste estudo, as variações observadas seriam realmente uma resposta do efeito da formiga e não do tamanho amostral. Naturalmente, algumas

espécies que foram exclusivas das áreas com formigas devem ocorrer em menor frequência nas áreas sem formigas. Entretanto, aqui demonstramos claramente que a atividade das formigas cortadeiras não apenas pode empobrecer as florestas, ao reduzir a diversidade nas áreas de forrageamento, mas também favorecer um menor número de espécies nas áreas de forrageamento, ao influenciar as interações competitivas, alterando a composição florística local e podendo direcionar a regeneração da floresta. O teste para indicador de espécies e a análise NMDS corroboraram nossas hipóteses, mostrando que as formigas podem afetar o recrutamento e composição das espécies, resultando numa segregação taxonômica. Nas áreas sem formigas, por exemplo, foram observadas três espécies indicadoras de habitat e outras quatro com valor IV suficiente para produzir resultados marginalmente significativos. Por outro lado, nas áreas com formigas, apenas *Ocotea glomerata* (Nees) Mez sugere variação ambiental, o que pode ser uma indicação de favorecimento ou facilitação para algumas espécies nas áreas de uso.

Germinação de sementes e mortalidade de plântulas.

—Os resultados observados nesta parte do trabalho demonstram como *A. cephalotes* pode alterar o estabelecimento de plântulas de *T. guianensis*, *S. amara* e *Pouteria* sp. Foram observados diferentes resultados na germinação de sementes entre as espécies estudadas, com relação a fatores como a idade de regeneração das florestas secundárias e a distância para a borda dos ninhos. Por exemplo, a espécie *T. guianensis* apresentou um maior percentual médio de germinação nas áreas com 30-40 anos de regeneração e uma tendência a aumentar este percentual em função da distância dos ninhos. Com relação à mortalidade de plântulas, todas as três espécies apresentaram uma diferença significativa para a causa de morte; entretanto, não houve diferenças na mortalidade de plântulas quando associada à idade de regeneração e distância das colônias. Porém, para a espécie *Pouteria* sp. foi observada uma tendência na redução da mortalidade de

plântulas por corte pelas formigas cortadeiras com o aumento da distância para os ninhos. A mortalidade associada à remoção total de folíolos por *A. cephalotes* foi freqüente para grande parte das plântulas de *S. amara* e *Pouteria* sp.

Realmente, a germinação de sementes e o subsequente crescimento das plântulas são etapas altamente sensíveis às condições ambientais (von Arnim & Deng 1996). Neste estudo espécies com igual estratégia de regeneração, como *T. guianensis* e *S. amara*, intolerantes à sombra, apresentaram diferentes resultados com relação ao percentual médio de germinação, observado em função da cronosequência sucessional e da distância para as colônias. Provavelmente, isto pode ser explicado devido à especificidade de resposta de cada espécie às variações ambientais, como a disponibilidade e qualidade de luz, umidade do ar e temperatura. Por exemplo, as sementes de *S. amara*, em contraste às de *T. guianensis*, não apresentaram resposta significativa para nenhum dos fatores. Possivelmente, as sementes de *S. amara* foram menos sensíveis às variações na disponibilidade de luz em função da distância dos ninhos (ver Corrêa 2006, para variação na disponibilidade de luz com a distância dos ninhos), podendo também depender de outros fatores como variações na temperatura ou uma temperatura ótima para a quebra da dormência (Goldman *et al.* 1986/87, Ferraz *et al.* 1998).

A espécie *T. guianensis*, apresentou um percentual médio de germinação maior nas florestas secundárias com 30-40 anos e uma tendência a uma maior germinação com o aumento da distância dos ninhos; por exemplo, sua germinação média foi maior a 15 m de distância das colônias do que a três metros. A princípio, as florestas com 30-40 anos parecem apresentar as melhores condições ambientais, como temperatura e umidade do ar, favoráveis à germinação de *T. guianensis* (Cesarino *et al.* 2007), como também para *Pouteria* sp. (ver Oliveira *et al.* 2005, para outro exemplo em sapotáceas), onde a germinação foi maior (marginalmente significativa) do que os trechos florestais mais novos (entre 20-30 anos) e os mais velhos (40-50 anos).

Acreditamos também que, para as sementes de *T. guianensis*, as variações na umidade do ar poderiam explicar a germinação diferenciada com o aumento da distância dos ninhos; embora, nas proximidades dos ninhos possa haver uma maior disponibilidade de luz (Corrêa 2006), fator que pode ser um dos pré-requisitos para germinação desta espécie (Primack 1990, Cesarino *et al.* 2007). Em conjunto com os resultados anteriores, isto sugere que mesmo para espécies com igual estratégia de regeneração, os efeitos diretos e indiretos, decorrentes da atividade de remoção foliar pelas formigas cortadeiras e abertura de pequenas clareiras, podem promover diferentes padrões de germinação, alterando as interações entre as espécies de plântulas, incluindo, aquelas dispostas nas áreas de uso das formigas e áreas sem formigas; e podendo, assim, afetar indiretamente a composição florística nos remanescentes florestais.

As plântulas das três espécies apresentaram-se diferentes quanto às principais causas de morte. A causa mais freqüente para *T. guianensis* foi um tipo de herbivoria associada a galhas. Para as outras espécies, *S. amara* e *Pouteria* sp., a maioria das plântulas foram encontradas secas ou cortadas pelas formigas. Embora não se tenha observado diferenças significativas na mortalidade de plântulas quanto à idade de regeneração e a distância das colônias, estes resultados, em conjunto com outros trabalhos (*e.g.* Corrêa 2006), sugerem que as formigas cortadeiras realmente podem afetar o estabelecimento e desenvolvimento das plântulas ao (1) alterar a disponibilidade de luz, devido à remoção de folhas das árvores; e (2) através do corte direto das plântulas nas áreas de forrageamento destas formigas.

Corrêa (2006) avaliou a influência das colônias de *A. cephalotes* sobre a composição florística, em parcelas equivalentes as áreas dos respectivos ninhos, e observou que a abertura de clareiras acima dos ninhos e consequentemente, o aumento da disponibilidade de luz, foram positivamente correlacionadas com as mudanças nas assembléias de plantas sobre e ao redor dos ninhos, particularmente com relação à densidade e riqueza de espécies. Ela observou que a

densidade de plantas jovens triplicou e a riqueza dobrou; assim como a abundância e riqueza de espécies tolerantes também dobraram com o aumento da distância para as colônias (Corrêa 2006). Inclusive, a autora também encontrou um aumento na germinação de sementes e na sobrevivência de plântulas de *Chrysophyllum viride* (Sapotaceae), uma espécie tolerante à sombra, com o aumento da distância para as colônias.

Como foi discutido anteriormente, a herbivoria direta pelas formigas pode também alterar as interações competitivas, favorecendo apenas algumas espécies de plantas, que são menos coletadas por estas formigas, e pode limitar o estabelecimento para a maioria das espécies, reduzindo a riqueza e diversidade de plântulas nas áreas de forrageamento destas formigas. Realmente, grandes sementes, características de espécies tolerantes à sombra como *Pouteria* sp., produzem plântulas também grandes, que podem sobressair às ervas e outras plântulas vizinhas, possibilitando o melhor acesso à luz (Poorter & Rose 2005) e permitindo que a perda de biomassa devido à herbivoria ou por danos físicos seja recuperada (Kitajima 1996). Entretanto, no caso da *Pouteria* sp., este recurso parece não ser suficiente para suportar os níveis de herbivoria por formigas cortadeiras, pois a mortalidade desta espécie devido ao corte das plântulas tende a reduzir com a distância para os ninhos. Inclusive, estas formigas foram observadas cortando não apenas os folíolos, mas também, com menos frequência, o epicótilo das plântulas.

Implicações para a regeneração em florestas secundárias.

–Para Wirth *et al.* (2003), as formigas cortadeiras devem ser consideradas como organismos engenheiros do ecossistema, em florestas primárias, devido a sua influência sobre a comunidade e/ou processos atuantes dentro das comunidades, produzindo heterogeneidade ambiental e auxiliando na manutenção da diversidade. Entretanto, após a fragmentação, estas formigas podem

ser mais adequadamente denominadas como “filtradoras de espécies”, ao determinarem direta ou indiretamente quais espécies de plantas irão compor as áreas de forrageamento nos remanescentes florestais. Nossos resultados alertam para as consequências negativas da atividade destas formigas sobre a regeneração das florestas secundárias (Rao *et al.* 2001) e, conseqüentemente, a conservação e o futuro da floresta Atlântica Nordeste. Segundo nossas previsões, em florestas com menos de 60 anos de regeneração, as formigas podem explorar de 45% a 54% de toda floresta (primeiro capítulo). Isto significa que cerca de metade da área ocupada pelas florestas secundárias estaria sujeita à influência das formigas cortadeiras e, portanto, apresentaria apenas 64% da composição original de plântulas. Ainda mais alarmante é pensar que em florestas com menos de 30 anos de regeneração, o efeito destas formigas pode alcançar até 89% da área total da floresta (primeiro capítulo). Nestas áreas, as formigas cortadeiras podem reduzir a diversidade e alterar o estabelecimento de plântulas ao afetar as taxas de germinação e mortalidade das espécies de plântulas. Assim, a maioria dos remanescentes de floresta Atlântica Nordeste podem apresentar uma composição florística modificada, associada à atividade das formigas cortadeiras, e isto pode ter repercussões negativas para o futuro deste ecossistema.

Agradecimentos.

Nós agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao *Deutscher Akademischer Austausch Dienst* (DAAD) pelas bolsas concedidas durante o doutorado no Brasil e Alemanha. Agradecemos também a Marcondes Oliveira, Janaína Costa e Gabriela Bieber pela ajuda na identificação das espécies de plântulas.

Referências Bibliográficas

- ADLER, L. S., R. KARBAN AND S. Y. STRAUSS 2001. Direct and indirect effects of alkaloids on plant fitness via herbivory and pollination. *Ecology* 82: 2032–2044.
- ALVARADO, A., C. W. BERISH AND F. PERALTA 1981. Leaf-cutter ant (*Atta cephalotes*) influence on the morphology of anidepts in Costa Rica. *Soil Science Society of America Journal* 45: 790–794.
- BARROSO, G. M., M. P. MORIM, A. L. PEIXOTO AND C. L. F. ICHASO 1999. Frutos e Sementes: Morfologia Aplicada à Sistemática de Dicotiledôneas. Editora UFV Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- CARVALHO, L. R., E. A. A. DA SILVA, AND A. C. DAVIDE 2006. Classificação de sementes florestais quanto ao comportamento no armazenamento. *Revista Brasileira de Sementes* 28: 15–25.
- CESARINO, F., J. A. LEÃO, T. DE F. PANTOJA AND B. M. DA SILVA E SILVA 2007. Germinação de Sementes de Tapiririca (*Tapirira guianensis* Aubl.) em Diferentes Temperaturas. *Revista Brasileira de Biociências, Porto Alegre*, 5: 348–350.
- CHERRETT, J. M. 1986. The economic importance and control of leaf-cutting ants. In S. B. Vinson (Eds.). *Economic impact and control of social insects*, pp. 165-192. Praeger, New York.
- CLARKE, K. R. AND R. N. GORLEY 2001. PRIMER v5: User manual/tutorial. PRIMER-E Ltd., Plymouth.
- COLEY, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecology Monograph* 53: 209–233.
- COLEY, P. D. 1988. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* 74: 51–536.

- COLEY, P. D., J. P. BRYANT, AND F. S. CHAPIN 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895–899.
- CORRÊA, M. M. 2006. Formigas cortadeiras (Hymenoptera, Formicidae) como agentes modificadores da disponibilidade de luz e da estrutura da comunidade vegetal em Floresta Atlântica Nordestina. Tese de doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife.
- DUFRENE, M. AND P. LEGENDRE 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345–366.
- 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.
- FARJI-BRENER, A. G. AND L. GHERMANDI 2000. Influence of nests of leaf-cutting ants on plant species diversity in road verges of northern Patagonia. *Journal of Vegetation Science* 11: 453–460.
- FARJI-BRENER, A. G. AND L. GHERMANDI 2004. Seedling recruitment in the semi-arid Patagonian steppe: facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting ants. *Journal of Vegetation Science* 15: 823–830.
- FARJI-BRENER, A. G. AND A. E. ILLES 2000. Do leaf-cutting ant nest make bottom-up gaps in neotropical rain forests? A critical review of evidence. *Ecology Letters* 3: 215–227.
- FARJI-BRENER, A. G. AND C. MEDINA 2000. The importance of where to dump the refuse: seed banks and fine roots in nests of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* and *Atta colombica*. *Biotropica* 32: 120–126.
- FARJI-BRENER, A. G. AND C. SIERRA 1998. The role of trunk trails in the scouting activity of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Ecoscience* 5: 271–274.

- FERRAZ, I. D. K., V. P. VARELA, P. R. M. MIRANDA, Y. M. B. CORRÊA, AND N. B. CARNEIRO 1998. Efeito da temperatura na germinação de sementes florestais da Amazônia. In N. Higuchi, M. A. A. Campos, P. T. B. Sampaio and J. Santos (Eds.), Pesquisas florestais para a conservação da floresta e reabilitação de áreas degradadas da Amazônia, pp.185–199. INPA, Manaus.
- FOWLER, H. G. 1983. Distribution patterns of Paraguayan leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*). Studies on Neotropical Fauna and Environment 8: 121–138.
- FOWLER, H. G., M. I. PAGANI, O. A. DA SILVA, L. C. FORTI, AND N. B. SALES 1989. A pest is a pest is a pest? The Dilemma of neotropical leaf-cutting ants: Keystone taxa of natural ecosystems. Environmental Management 13: 671–675.
- FOWLER, H. G., V. PEREIRA DA SILVA, L. C. FORTI AND N. B. SALES 1986. Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review. In Lofgren, C.S. and Vander Meer, R.K. (Eds.). Fire ants and Leaf-cutting Ants: Biology and Management, pp.123–145. Westview Press, Boulder.
- GARRETTSON, M., J. F. STETZEL, B. S. HALPERN, D. J. HEARN, B. T. LUCEY AND M. J. MCKONE 1998. Diversity and abundance of understorey plants on active and abandoned nests of leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in a Costa Rican rain forest. Journal of Tropical Ecology 14: 17–26.
- GOLDMAN, G.H., M.H.S. GOLDMAN, AND J.P.L. AGUIAR, 1986/87. Estudos sobre a germinação de sementes de marupá (*Simarouba amara* Aubl.) I. Composição química e curva de embebição das sementes, germinação em diferentes substratos. Acta Amazonica único: 383–392.
- GRILLO, A. A. S. 2005. As implicações da fragmentação e da perda de habitats sobre a assembléia de árvores na floresta Atlântica ao norte do São Francisco. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 201pp.

- HAINES, B. L. 1975. Impact of leaf-cutting ants on vegetation development at Barro Colorado Island. In Golley, F. B. and E. Medina (Eds.). Tropical ecological systems: trends in ecological and aquatic research, pp. 99–111. Springer-Verlag, New York.
- HAINES, B. L. 1978. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. *Biotropica* 10: 270–277.
- HOWARD, J. J. 1991. Resource quality and cost in the foraging of leaf-cutter ants. Pp. 42-50. In C. R. Huxley and D. D. Cutler (Eds.). Ant-plant interactions. Oxford, Oxford University Press, 601p.
- IBGE 1985. Atlas nacional do Brasil: região Nordeste. IBGE, Rio de Janeiro.
- JAFFE, K. 1986. Control of *Atta* spp. in pine tree plantations in the Venezuelan Llanos. In C. S. Lofgren and R. K. Vander Meer (Eds.). Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management, pp. 409–416. Westview Press, Boulder.
- JUENGER, T. AND J. BERGELSON. 1997. Pollen and resource limitation of compensation to herbivory in scarlet gilia, *Ipomopsis aggregata*. *Ecology* 78: 1684–1695.
- KARBAN, R. AND S. Y. STRAUSS 1993. Effects of herbivores on growth and reproduction of their perennial host *Erigeron glaucus*. *Ecology* 74: 39–46.
- KITAJIMA, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In S. S. Mulkey, R. L. Chazdon and A. P. Smith (Eds.). Tropical forest plant ecophysiology, pp. 559–597. Chapman & Hall, New York.
- KREBS, C. J. 1998. Ecological methodology. Addison Wesley Longman, Menlo Park, California, 620p.
- LAURANCE, W. F., L. FERREIRA, J. RANKIN-DE MERONA, AND S. G. LAURANCE 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79: 2032–2040.
- LORENZI, H. 1998. Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil. Vol. 1 e 2. Editora Plantarum, Nova Odessa.

- LUGO, A. E., E. G. FARNWORTH, D. POOL, P. JEREZ, AND G. KAUFMAN 1973. The impact of the leaf cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical wet forest. *Ecology* 54: 1292–1301.
- MCCUNE, B., AND J. B. GRACE 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- NEPSTAD, D. C., C. UHL, C. A. PEREIRA & J. M. C. SILVA 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25–39.
- OLIVEIRA, I. V. DE M., I. H. L. CAVALCANTE, M. Z. BECKMANN AND A. B. G. MARTINS 2005. Temperatura na germinação de sementes de Sapota Preta. *Revista de Biologia e Ciências da Terra* 5: 1–7.
- 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. VANDERMEER 1993. Distribution and turnover rate of a population of *Atta cephalotes* in a tropical rain forest in Costa Rica. *Biotropica* 25: 316–332.
- POORTER L. AND S. A. ROSE. 2005. Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia* 142: 378–387.
- POORTER, L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* 15: 113–123.
- POORTER, L., M. VAN DE PLASSCHE, S. WILLEMS AND R. G. A. BOOT 2004. Leaf Traits and Herbivory Rates of Tropical Tree Species Differing in Successional Status. *Plant Biology* 6: 1–4.

- PRIMACK, R. 1990. Regeneration - Commentary. *In* K. Bawa and M. Hadley (Eds.). Reproductive ecology of tropical rain forest plants, pp. 285-289. UNESCO, Paris and Parthenon Publishing Group, Conforth.
- RAO, M. 1998. Relaxation in the Lago Guri Islands, Venezuela: causes underlying leaf-cutter ant (*Atta* sp.) hyperabundance and consequences for plant species diversity. Ph.D thesis. Duke University, Durham, North Carolina.
- RAO, M., J. TERBORGH AND P. NUNEZ 2001. Increased herbivory in forest isolates: Implications for plant community structure and composition. *Conservation Biology* 15: 624–633.
- ROCKWOOD, L. L. 1973. The effect of defoliation on seed production of six Costa Rican tree species. *Ecology* 54:1363-1369.
- 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.
- ROMERO-SALTOS, H., R. VALENCIA AND M. J. MACÍA 2001. Patrones de diversidad, distribución y rareza de plantas leñosas en el Parque Nacional Yasuní y la Reserva Étnica Huaorani, Amazonía ecuatoriana. *In* J. F. Duivenvoorden, H. Balslev, J. Cavelier, C. Grandez, H. Tuomisto and R. Valencia (Eds.), Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonía noroccidental. IBED, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.
- ROOSMALEN, M. G. M., 1985. Fruits of the Guianan Flora. Institute of Systematic Botany, Utrecht University, The Netherlands.
- SANTOS, B. A. 2005. A criação de bordas recria florestas secundárias? Um estudo na floresta Atlântica nordestina. 2005. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Pernambuco, Recife. 65 pp.

- SANTOS, B. A., PERES, C. A., OLIVEIRA, M. A., GRILLO, A., ALVES-COSTA, C. P. AND M. TABARELLI 2007. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* 141: 249–260.
- SILVA, P. S. D. DA, 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.
- SOKAL, R. R. AND ROHLF, F. J. 1995. *Biometry*, 3ª Edição. W. H. Freeman and Company, New York. 887 pp.
- STERCK, F. J., D. B. CLARK, D. A. CLARK AND F. BONGERS 1999. Light fluctuations, crown traits, and response delays for tree saplings in a Costa Rican lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 15: 83–95.
- STRAUSS, S. Y. 1991. Indirect effects in community ecology: their definition, study, and importance. *Trends in Ecology & Evolution* 6: 206–210.
- TABARELLI M., W. MANTOVANI AND C. A. PERES 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.
- URBAS, P., M. 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 primary forest of the central Amazon. *Insectes Sociaux* 37: 131–145.
- 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.
- VELOSO, H. P., RANGEL-FILHO, A. L. R. AND LIMA, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro.
- von Arnim & Deng 1996
- VON ARNIM, A. AND X.-W. DENG, 1996. Light control of seedling development. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47: 215–243.
- WILKINSON, L. 1996. SYSTAT, version 6.0. SPSS, Chicago, Illinois, USA.
- WIRTH, R., S. T. MEYER, W. R. ALMEIDA, M. V. JR. ARAÚJO, V. S. BARBOSA, AND I. R. LEAL 2007b. 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 2007a. Plant–herbivore interactions at the forest edge. *Progress in Botany* 69: 423–448.
- WIRTH, R., W. BEYSLAG, R. RYEL, H. HERZ, AND B. HÖLLDOBLER 2003. The herbivory of leaf-cutting ants. A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. Accepted by Ecological Studies, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York. 230 pp.
- WIRTH, R., W. BEYSLAG, R. J. RYEL AND B. HÖLLDOBLER. 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semi-deciduous rain forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 13: 741–757.
- WIRTH, R., B. WEBER AND R. RYEL 2001. Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest. *Acta Oecologica* 22: 235–244.
- ZAR, J. H., 1996. Biostatistical analysis. Third edition. Prentice Hall, New Jersey. 662 pp.

Tabela 1. Lista de espécies e suas estratégias de regeneração identificadas em áreas de forrageamento de *Atta cephalotes* e em áreas controle (*i.e.*, sem formigas), em florestas secundárias da Usina Serra Grande, Alagoas, nordeste do Brasil.

Morfoespécies	Estratégia de regeneração	Tratamento (Com e sem formigas)
Anacardiaceae		
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	Intolerante	ambos tratamentos
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	Intolerante	ambos tratamentos
Apocynaceae		
<i>Aspidosperma spruceanum</i> Benth. ex Müll.Arg.	Tolerante/secundária tardia	com formigas
<i>Aspidosperma</i> sp.	Tolerante/secundária tardia	sem formigas
<i>Himatanthus bracteatus</i> (A. DC.) Woodson	Intolerante	ambos tratamentos
Araliaceae		
<i>Schefflera morototonii</i> (Aubl.) Maguire, Steyerl. & Frodin	Intolerante	sem formigas
Boraginaceae		
<i>Cordia nodosa</i> Lam.	Intolerante	ambos tratamentos
Burseraceae		
<i>Protium</i> sp.	Tolerante	com formigas
<i>Protium aracouchini</i>	Tolerante	com formigas
Caesalpinaceae		
<i>Bauhinia outimouta</i> Aubl.	Tolerante/secundária tardia	com formigas
<i>Chamaecrista ensiformis</i> (Vell.) Irwin & Barneby	Tolerante	sem formigas
<i>Senna macranthera</i> (Collad.) Irwin & Barneby v. <i>pubibunda</i> (Benth.) Irwin & Barneby	Intolerante	ambos tratamentos
<i>Senna</i> sp.	Intolerante	ambos tratamentos
Clusiaceae		
<i>Tovomita</i> sp.	Tolerante	sem formigas
<i>Symphonia globulifera</i> L.f.	Intolerante	ambos tratamentos
Erythroxylaceae		
<i>Erythroxylum mucronatum</i> Benth.	Tolerante	sem formigas
<i>Erythroxylum squamatum</i> Sw.	Intolerante	ambos tratamentos

Morfoespécies	Estratégia de regeneração	Tratamento (Com e sem formigas)
Euphorbiaceae		
<i>Phyllanthus acuminatus</i> Vahl.	Intolerante	sem formigas
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	Intolerante	sem formigas
<i>Mabea occidentalis</i> Benth.	Tolerante	ambos tratamentos
Lauraceae		
<i>Ocotea glomerata</i> (Nees) Mez	Intolerante	com formigas
<i>Ocotea</i> sp.1	Intolerante	ambos tratamentos
<i>Ocotea</i> sp. 2	Intolerante	com formigas
<i>Ocotea</i> sp. 3	Intolerante	ambos tratamentos
Lecythidaceae		
<i>Eschweilera ovata</i> (Cambess.) Miers	Tolerante	ambos tratamentos
Malpighiaceae		
<i>Byrsonima stipulacea</i> A. Juss.	Intolerante	
Melastomataceae		
<i>Clidemia hirta</i> (L.) D.Don	Intolerante	ambos tratamentos
<i>Clidemia</i> sp.	Intolerante	ambos tratamentos
Meliaceae		
<i>Trichilia lepidota</i> Mart.	Tolerante/secundária tardia	ambos tratamentos
Moraceae		
<i>Brosimum rubescens</i> Tauber	Tolerante	com formigas
<i>Brosimum</i> sp.	Intolerante	ambos tratamentos
<i>Sorocea hilarii</i> Gaudichand	Tolerante	ambos tratamentos

Morfoespécies	Estratégia de regeneração	Tratamento (Com e sem formigas)
Myrsinaceae		
<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) Kuntze	Intolerante	ambos tratamentos
Myrtaceae		
<i>Myrcia</i> sp.	Intolerante	ambos tratamentos
<i>Myrcia</i> sp.2	Intolerante	ambos tratamentos
<i>Myrcia spectabilis</i>	Intolerante	sem formigas
<i>Myrcia sylvatica</i> (G.Mey.) A.DC.	Intolerante	ambos tratamentos
Papilionaceae		
<i>Machaerium</i> sp.	Intolerante	ambos tratamentos
<i>Swartzia macrostachya</i> Benth.	Tolerante	ambos tratamentos
Piperaceae		
<i>Piper</i> sp.	Intolerante	ambos tratamentos
Rubiaceae		
<i>Palicourea crocea</i> (Sw.) Roem. & Schult.	Intolerante	ambos tratamentos
Sapindaceae		
<i>Allophylus edulis</i> (A. St.-Hil.) Radlk	Tolerante	ambos tratamentos
<i>Allophylus</i> sp.	Tolerante	ambos tratamentos
<i>Cupania</i> cf. <i>oblongifolia</i> Mart.	Intolerante	ambos tratamentos
<i>Cupania revoluta</i> Radlk.	Intolerante	ambos tratamentos
<i>Paullinia pinnata</i> L.	Intolerante	com formigas
<i>Paullinia trigonia</i> Vell.	Intolerante	sem formigas
Violaceae		
<i>Paysonia blanchetiana</i> Tull.	Intolerante	ambos tratamentos
Vochysiaceae		
<i>Vochysia oblongifolia</i> Warm.	Intolerante	sem formigas

Tabela 2. Análise de indicador de espécies (*sensu* Dufrêne and Legendre 1997) de assembléias de plântulas encontradas em áreas de forrageamento de *Atta cephalotes* (grupo 1) e em áreas sem estas formigas (Grupo 0), dispostas em florestas secundárias da Usina Serra Grande, Alagoas, nordeste do Brasil.

<i>Morfoespécie indicadora</i>	<i>Grupos</i>	<i>Valor indicador (IV)</i>	<i>IV grupo randomizado</i>	<i>P</i>
<i>Thyrsodium spruceanum</i> Benth.	0	72,7	53 ± 8,68	0,025
<i>Ocotea glomerata</i> (Nees) Mez	1	33,3	17,1 ± 6,65	0,048
<i>Senna macranthera</i> (Collad.) Irwin & Barneby v. <i>pudibunda</i> (Benth.) Irwin & Barneby	0	50,8	37,1 ± 7,3	0,068
A36	0	39,3	25,4 ± 7,16	0,052
<i>Myrcia sylvatica</i> (G.Mey.) A.DC.	0	44,6	30,9 ± 7,55	0,076
<i>Myrcia</i> sp.	0	33,3	16,5 ± 6,32	0,038
C2	0	66,2	46 ± 8,52	0,028

Tabela 3. Germinação de sementes de *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae), *Simarouba amara* (Simaroubaceae) e *Pouteria* sp. (Sapotaceae), em função da idade de regeneração, distância para a borda dos ninhos de *Atta cephalotes* e interação destes fatores. Os ninhos estão localizados em florestas secundárias, na Usina Serra Grande, Alagoas, Nordeste do Brasil. A variável dependente foi transformada em Arco-seno.

<i>Germinação de plântulas</i>	<i>R2 (%)</i>	<i>g.l.</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Tapirira guianensis</i>				
Idade de regeneração	-	2	6.43	0.003
Distância para os ninhos	-	4	2.628	0.045
Distância*Idade	-	8	1.862	0.087
<i>Simarouba amara</i>				
Idade de regeneração	-	2	0.2411	0.786
Distância para os ninhos	-	4	0.2846	0.886
Distância*Idade	-	8	0.3044	0.960
<i>Pouteria</i> sp.				
Idade de regeneração	-	2	2.6943	0.077
Distância para os ninhos	-	4	0.1232	0.973
Distância*Idade	-	8	0.6762	0.709

Tabela 4. Mortalidade de plântulas de *Tapirira guianensis* (Anacardiaceae), *Simarouba amara* (Simaroubaceae) e *Pouteria* sp. (Sapotaceae), em função da idade de regeneração, distância para a borda dos ninhos de *Atta cephalotes*, causa da morte e interação entre estes fatores. Os ninhos estão localizados em florestas secundárias, na Usina Serra Grande, Alagoas, Nordeste do Brasil. A variável dependente foi transformada em Arco-seno.

Mortalidade de plântulas	R2 (%)	G.L.	F	P
<i>Tapirira guianensis</i>				
Idade de regeneração	-	2	0.18573	0.830
Distância para os ninhos	-	4	1.86712	0.117
Causa morte	-	4	19.03173	<0,001
Idade*Distância	-	8	0.60666	0.771
Idade*Causa morte	-	8	0.75989	0.638
Distância*Causa	-	16	0.82601	0.655
Idade*Distância*Causa	-	32	0.80401	0.765
<i>Simarouba amara</i>				
Idade de regeneração	-	2	0.9916	0.371
Distância para os ninhos	-	4	1.0911	0.360
Causa morte	-	5	20.3859	<0,001
Idade*Distância	-	8	0.3316	0.953
Idade*Causa morte	-	10	3.1184	<0,001
Distância*Causa	-	20	0.5091	0.962
Idade*Distância*Causa	-	40	1.5624	0.019
<i>Pouteria</i> sp.				
Idade de regeneração	-	2	0.3908	0.676
Distância para os ninhos	-	4	0.7017	0.591
Causa morte	-	5	15.9110	<0,001
Idade*Distância	-	8	0.8298	0.576
Idade*Causa morte	-	10	1.1328	0.336
Distância*Causa	-	20	1.6627	0.037
Idade*Distância*Causa	-	40	0.7599	0.854

Legendas das figuras

Figura 5 – Localização da área de estudo na floresta Atlântica nordestina, Usina Serra Grande, AL, Brasil (adaptado de Pimentel & Tabarelli, 2004).

Figura 6 – Esquema para análise da diversidade de plântulas mostrando o posicionamento dos quadrantes, para coleta mensal de plântulas, em áreas de forrageamento das formigas cortadeiras (a um metro de distância das trilhas de forrageamento) e em áreas sem atividade destas formigas (áreas controle).

Figura 7 – Diversidade de plântulas ($\pm$ EP) nas áreas de forrageamento e em áreas controle (*i.e.*, sem formigas). Foram utilizadas 15 colônias de *Atta cephalotes*, totalizando 180 m² investigados por tratamento, localizadas em florestas secundárias, na Usina Serra Grande, Alagoas, nordeste do Brasil.

Figura 8 – Acúmulo de espécies de plântulas em função do número de (A) áreas coletadas e (B) indivíduos para 15 colônias de *Atta cephalotes* localizadas em florestas secundárias, na Usina Serra Grande, Alagoas, nordeste do Brasil. Os círculos pretos representam as áreas com formigas e os círculos em branco as áreas controle, sem atividade das formigas.

Figura 9 – NMDS-ordenação de 30 áreas baseado no coeficiente de dissimilaridade de espécies de Bray-Curtis, sendo 15 em áreas de forrageamento de colônias de *Atta cephalotes* e outras 15, em áreas controle (sem atividade das formigas), localizadas em florestas secundárias, na Usina Serra Grande, Alagoas, Nordeste do Brasil. Os círculos pretos representam as áreas com formigas e os círculos em branco as áreas controle.

Figura 10 – Germinação média ($\pm$ EP) de sementes de *Tapirira guianensis*, em função da (A) idade de regeneração, (B) distância para a borda das colônias de *Atta cephalotes* (3, 6, 9, 12 e 15 m); e (C) interação entre ambas as variáveis. Ninhos de *A. cephalotes* estão localizados em florestas secundárias, na Usina Serra Grande, Alagoas, Nordeste do Brasil.

Figura 11 – Mortalidade média mensal ($\pm$ EP) de plântulas de (A) *Tapirira guianensis*, (B) *Simarouba amara* e (C) *Pouteria* sp., em função da causa de morte (S = seca, CF = Corte por formigas, H = outro tipo de herbivoria, DF = dano físico, NE = não estabelecimento das radículas, O = outras causas). Plântulas estudadas foram experimentalmente plantadas nas proximidades de colônias de *Atta cephalotes*, em florestas secundárias, na Usina Serra Grande, Alagoas, nordeste do Brasil.

Figura 12 – Mortalidade média mensal ($\pm$ EP) de plântulas de *Pouteria* sp., através do corte pelas formigas cortadeiras, *Atta cephalotes* (representada por círculos pretos), contra as outras causas de morte (círculos brancos), dispostas a três, seis, nove, doze e quinze metros das colônias; em florestas secundárias, na Usina Serra Grande, Alagoas, Nordeste do Brasil.

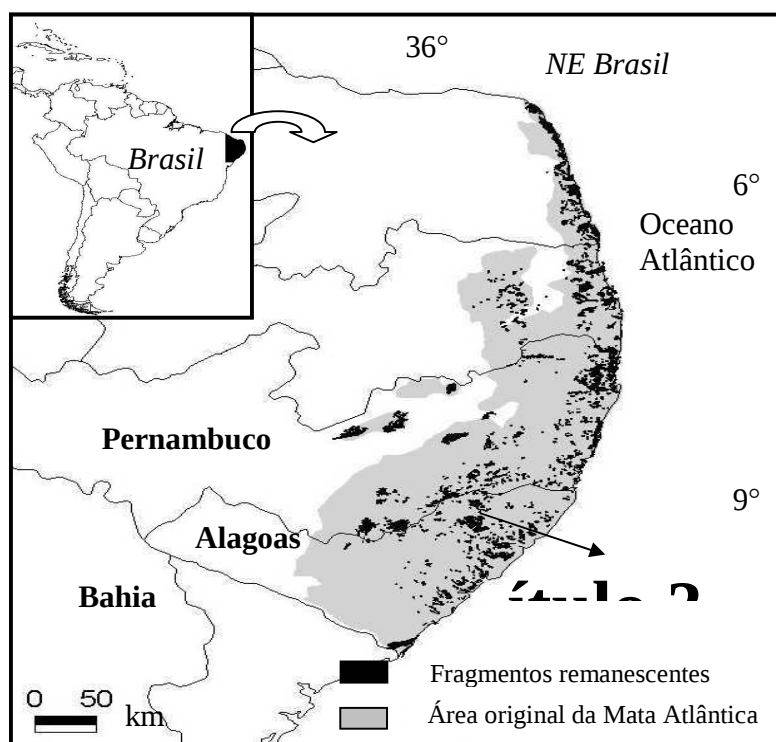


Figura 5

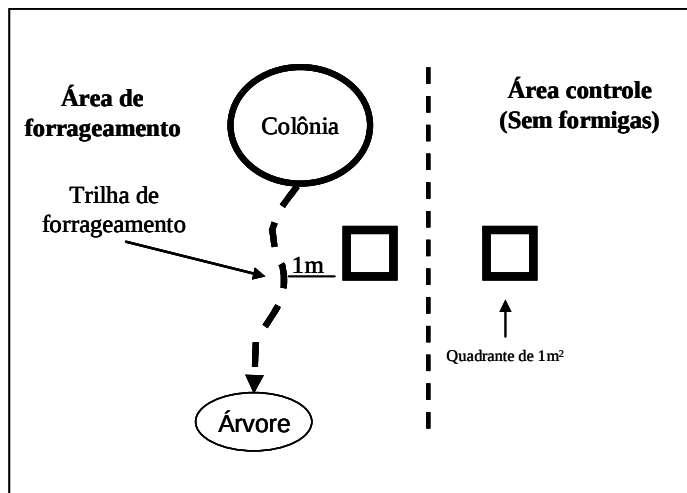


Figura 6

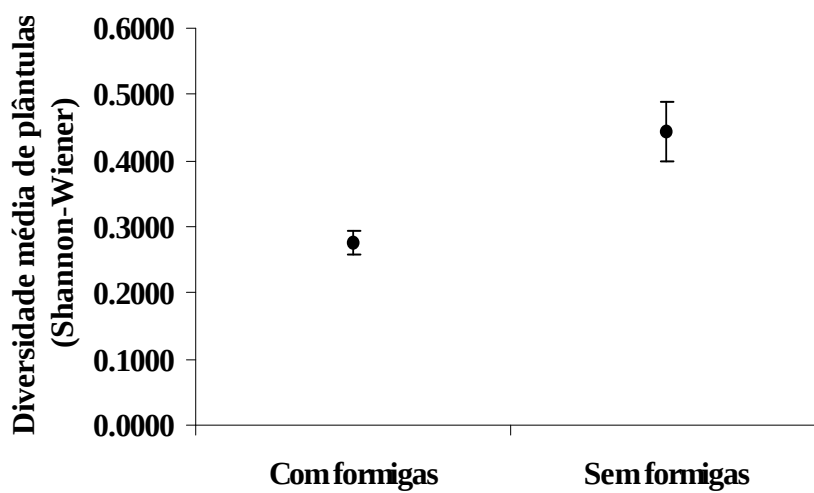


Figura 7

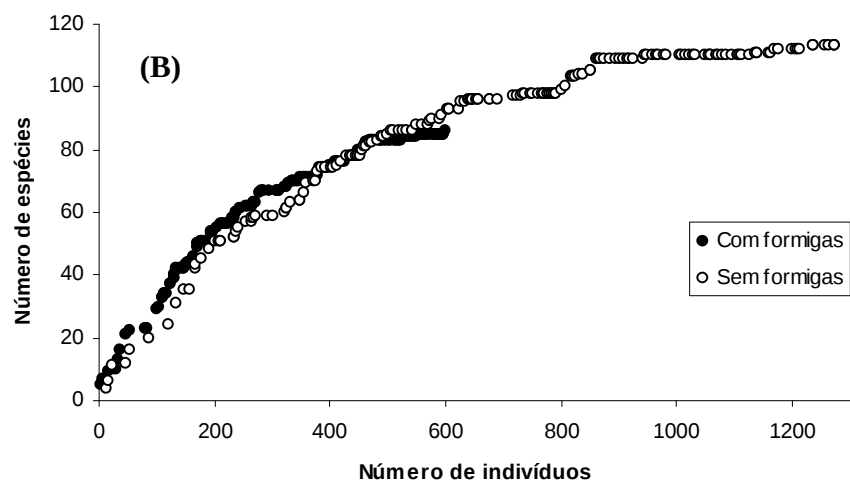
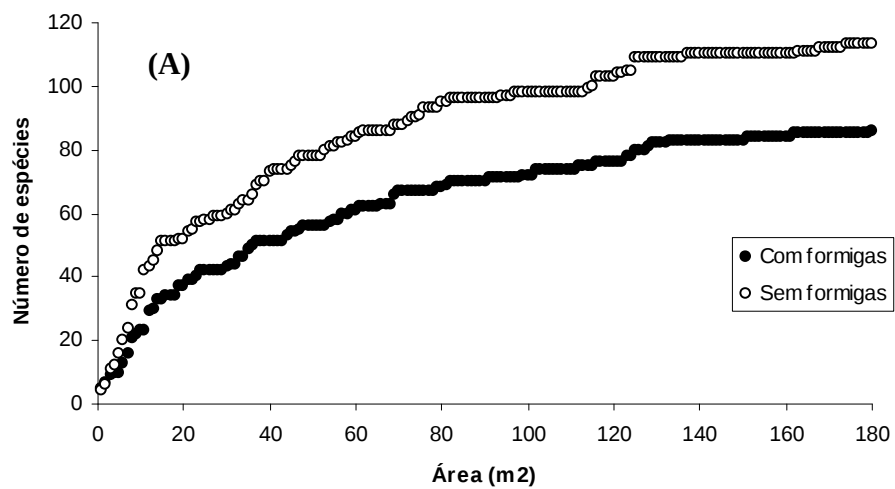


Figura 8

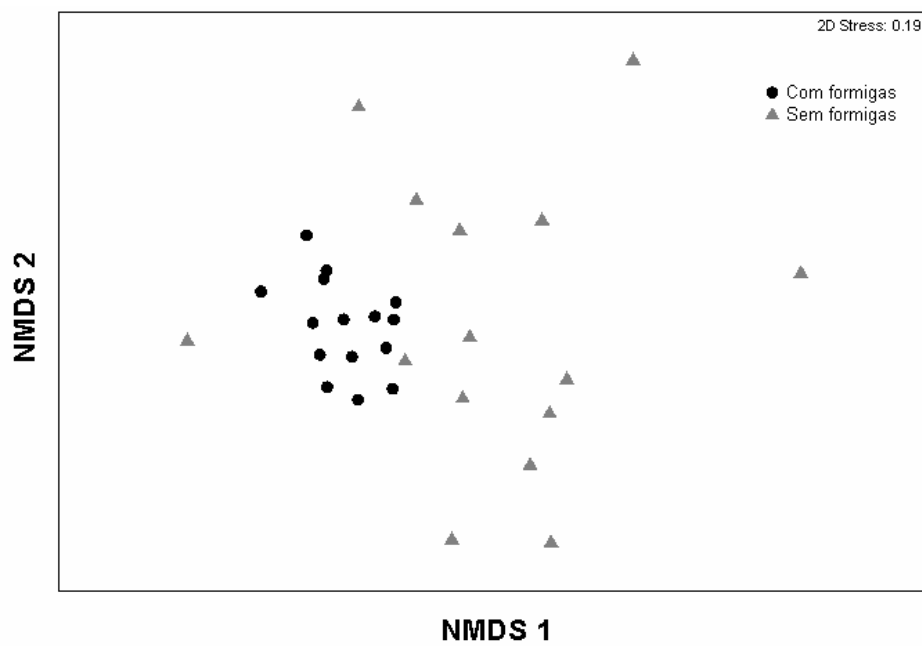


Figura 9

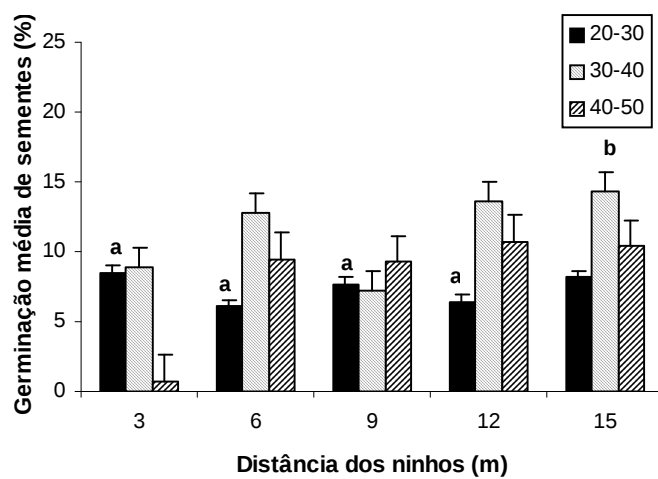


Figura 10

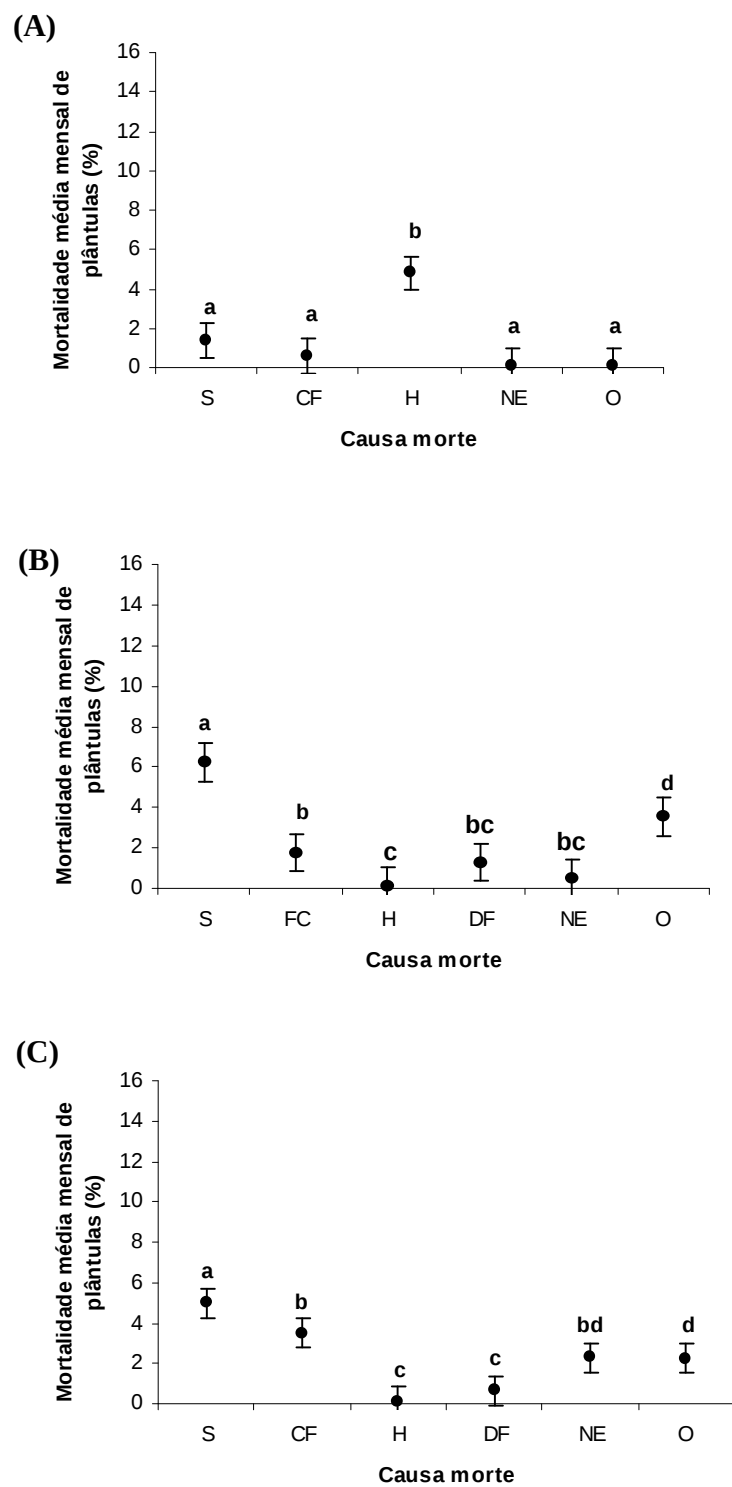


Figura 11

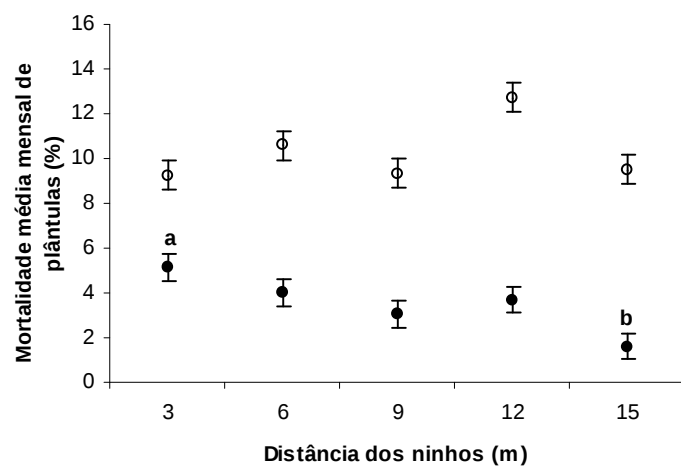


Figura 12

V. Conclusões

- 1) O estágio sucessional das florestas secundárias é um fator extremamente importante na determinação da densidade e tamanho das áreas de forrageamento.
- 2) O tamanho das áreas de forrageamento é um ótimo indicador de variação na composição florística.
- 3) O aumento da densidade de colônias e a redução da área de forrageamento com a diminuição do estágio sucessional pode aumentar os níveis de herbivoria em florestas secundárias e comprometer a regeneração das florestas. Desta forma, florestas secundárias com menos de 30 anos de regeneração, podem ser quase que totalmente dominadas por formigas cortadeiras, e provavelmente apresentam uma composição florística associada diretamente e indiretamente à atividade destas formigas.
- 5) As formigas cortadeiras, em florestas secundárias, podem funcionar como espécies filtradoras, reduzindo a diversidade de plântulas ao afetar diretamente e indiretamente a germinação de sementes e mortalidade de plântulas nas áreas de forrageamento e em função da distância das colônias.

VI. Resumo

As formigas cortadeiras são consideradas importantes herbívoros em florestas tropicais primárias porque promovem a heterogeneidade espacial e temporal de recursos, como luz, nutrientes e solo. Porém, a distribuição destas formigas em florestas em estágios sucessionais iniciais e o seu papel na regeneração florestal têm sido pobremente estudados. Esta tese foi desenvolvida em trechos de florestas secundárias de um remanescente de floresta Atlântica Nordestina (8°30'S, 35°50'O) e teve como objetivos: (1) investigar a densidade e o tamanho da área de forrageamento das formigas cortadeiras, *Atta cephalotes*, ao longo de uma cronosequência sucessional (trechos entre 25 e 47,5 anos), e (2) avaliar a influência destas formigas sobre o estabelecimento de plântulas. Na primeira parte da tese, a densidade de colônias em 14 trechos de florestas foi quantificada e o tamanho das áreas de forrageamento de 12 colônias foi acompanhado durante um ano. Para a segunda parte, foi analisada a diversidade e composição de plântulas em 12 quadrantes (1m²) distribuídos aleatoriamente em cada uma das áreas de forrageamento de 15 colônias e outros 12, nas respectivas áreas controle (sem formigas). Além disso, também foram investigadas a germinação de sementes e a mortalidade de plântulas de três espécies (*Tapirira guianensis* - Anacardiaceae; *Pouteria* sp. - Sapotaceae; *Simarouba amara* - Simaroubaceae), a 3, 6, 9, 12 e 15 metros de distância das colônias. De acordo com nossos resultados, a densidade de colônias diminuiu e o tamanho das áreas de forrageamento aumentou com o avanço na cronosequência sucessional. Do mesmo modo, o tamanho das áreas de forrageamento também aumentou com o acréscimo na riqueza de espécies. Segundo nossas estimativas nos trechos com menos de 30 anos, onde foram encontradas 19 de um total de 26 colônias, as formigas cortadeiras podem explorar mais de 89% (11,15 de 12,51 ha) de toda área florestal. Com relação à comunidade de plântulas, a diversidade foi menor nas áreas de forrageamento (diversidade média para o índice de Shannon-Wiener, $H' = 0,27 \pm DP\ 0,23$ bits/indivíduo) do que nas áreas controle ($H' = 0,44 \pm$

0,61 bits/indivíduo), onde algumas espécies ocorreram exclusivamente, indicando uma segregação taxonômica. Quanto à germinação de sementes, apenas a espécie *T. guianensis* apresentou variações significativas com relação aos fatores analisados; houve uma tendência a uma maior germinação a 15 m de distância das colônias e nos trechos entre 30-40 anos de regeneração. As três espécies apresentaram uma diferença significativa apenas para a causa de morte. Enquanto a principal causa de morte das plântulas de *T. guianensis* foi associada à ação de outros herbívoros, provavelmente, insetos galhadores; as plântulas das outras duas espécies foram encontradas primeiramente secas, apresentando também grande mortalidade devida ao corte pelas formigas cortadeiras. Inclusive, para *Pouteria* sp., a mortalidade associada ao corte por saúvas tende a reduzir com a distância das colônias. Nossos resultados sugerem que em florestas secundárias, principalmente aquelas com menos de 30 anos de regeneração, deve-se esperar um aumento na herbivoria por formigas cortadeiras devido à conjunção de dois fatores: uma maior densidade de colônias aliada a uma redução das áreas de forrageamento. As formigas podem também influenciar a germinação de sementes e limitar o estabelecimento de novas plântulas, o que não apenas comprometeria a regeneração da floresta, mas também reduziria a diversidade de espécies, como foi observado neste estudo. Assim, as formigas cortadeiras estariam, em florestas secundárias, ampliando os efeitos negativos da fragmentação sobre a comunidade vegetal.

Palavras-chave: *Atta* spp., herbivoria, estabelecimento de plântulas, sucessão florestal, regeneração, floresta secundária.

VII. Abstract

The leaf-cutting ants are considered important herbivores in Neotropical primary forests because they promote spatial and temporal heterogeneity of resources such as light, nutrients and soil. Despite their known importance, their distribution in early secondary forests and their role on forest regeneration are still poorly studied. This work was developed in secondary forest patches of a Brazilian Atlantic forest remnant (8°30'S, 35°50'W) and its main objectives were: (1) to investigate the density of *Atta cephalotes* colonies and the size of their foraging areas in secondary forest patches following a 25-47.5 yr-old chronosequence; and (2) to evaluate the influence of these ants on seedling recruitment and establishment. At the first part of this thesis, we investigated the density of leaf-cutting ant colonies in 14 forest patches and accompanied, during one year, the foraging area size of 12 colonies. At the second part of this work, the composition and diversity of seedlings were analyzed in 12 1m²-plots randomly distributed in the foraging areas of 15 colonies and their respective control areas (nearby areas without activity of leaf-cutting ants). Moreover, seed germination and seedling mortality of three plant species (*Tapirira guianensis* - Anacardiaceae; *Pouteria* sp. - Sapotaceae; *Simarouba amara* – Simaroubaceae) were experimentally investigated at five different distances (3, 6, 9, 12 and 15 m from the colony border) of the same 15 colonies. According to our results, ant colonies density decreased and foraging area size increased with the increasing of forest patches age. Foraging areas size also showed a positive response to plant species richness. Based on our results, we estimated that forest patches with less than 30 years, where 19 of the 26 colonies were found, leaf-cutting ants could be able to exploit more than 89% of the total forest area (11,15 de 12,51 ha). Considering the results of the second chapter, seedlings diversity was lower inside the foraging areas (mean Shannon-Wiener's diversity index: $H' = 0.27 \pm DP 0.23$ bits/individual) than in the control areas ($H' = 0.44 \pm 0.61$ bits/individual). Moreover, some species did occur only

in the control areas, what indicates a taxonomic segregation. Only the species *T. guianensis* showed significant variation in seed germination in relation to the factors considered; we observed higher seed germination at greater distances (15 m) of the colony and in forest patches with regeneration age of 30-40 years. All the species presented significant differences in relation to their mortality causes. The principal mortality factor for *T. guianensis* seedlings was herbivory by other organisms, specially galling insects, while seedlings of the other two species were encountered mainly dried out or cutted by leaf-cutting ants. Inclusively, for the species *Pouteria* sp., the mortality by leaf-cutting ants tends to decrease with the distance from the colony border. Our results suggest that in forest patches, mainly those with regeneration age less than 30 years, a higher herbivory rate by the leaf-cutting ants is found because of two additive effects: a higher leaf-cutting ant density together with the reduction of foraging areas, what implies a concentration of herbivory in a smaller area. The leaf-cutting ants can also affect seed germination and limit the recruitment success of new seedlings; effects that could inhibit the regeneration of forests and, also, reduce plant species diversity. In conclusion, at secondary forest patches, leaf-cutting ants are amplifying the already negative effects of fragmentation on the plant community.

Key-words: *Atta* spp., herbivory, establishment of seedlings, forest succession, regeneration, secondary forests.

ANEXO I

NORMAS DA REVISTA

Journal of Tropical Ecology

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

Scope of the journal

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

Submission

All manuscripts must be submitted online via the website:

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

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

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

The submission of a manuscript will be taken to imply that the material is original, and that no similar paper has been published or is currently submitted for publication elsewhere. The original typescript and three complete copies must be submitted. Original figures should not be sent until they are requested; instead, submit four photocopies with the copies of your text and tables. In

your covering letter please indicate the number of pages of text, references and appendices and the number of tables, figures and plates. Papers are first inspected for suitability by the Editor or a Board member. Those suitable papers are then critically reviewed by usually two or three expert persons. On their advice the Editor provisionally accepts, or rejects, the paper. If acceptance is indicated the manuscript is usually returned to the author for revision. In some cases a resubmission is invited and on receipt of the new version the paper will be sent to a third referee. If the author does not return the revised or resubmitted version within six months the paper will be classified as rejected. Final acceptance is made when the manuscript has been satisfactorily revised.

Language

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

Preparation of the manuscript

Authors are strongly advised to consult a recent issue of the JTE to acquaint themselves with the general layout of articles. Double spacing must be used throughout, allowing wide margins (about 3 cm) on all sides. Main text pages should be numbered.

A paper should be prepared using the following format:

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

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

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

Main headings should be in capital type and centred; sub-headings should be ranged left and italicised.

A Short Communication has a title and keywords but no abstract or section headings until Acknowledgements and item Literature Cited.

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

Scientific names. The complete Latin name (genus, species and authority) must be given in full for every organism when first mentioned in the text unless a standard reference is available which can be cited. Authorities might alternatively appear in Tables where they are first used.

Underlining. The only underlining permitted is that of Latin names of genera and species; and subheadings.

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

Abbreviations. In general, abbreviations should be avoided. Numbers one to nine should be spelled out and number 10 onwards given in figures. Dates should follow the sequence day-month-year, e.g. 1 January 1997*. The 24-hour clock should be used, e.g. 1615 h.

Literature cited

References to literature in the text should conform to the 'name-and-date' system: e.g. Fleming (1982); (Goh & Sasekumar 1980); Montgomery et al. (1981). If a number of references are cited at one place in the text, they should be arranged alphabetically and not chronologically. In the reference list citations should take the forms given below. References with two or more authors should be arranged first alphabetically then chronologically. The names of cited journals should be given in full. Certain foreign language citations may be translated into English, and this should always be done where the English alphabet is not used (e.g. Chinese, Russian, Thai).

FLEMING, T. H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. Pp. 287-325 in Kunz, T. H. (ed.). Ecology of bats. Plenum Press, New York. 425 pp.

GOH, A. H. & SASEKUMAR, A. 1980. The community structure of the fringing coral reef, Cape Rachado. Malayan Nature Journal 34:25-27.

MONTGOMERY, G. G., BEST, R. C. & YAMAKOSHI, M. 1981. A radio-tracking study of the American manatee *Trichechus inunguis* (Mammalia: Sirenia). Biotropica 13:81-85.

WHITMORE, T. C. 1984. Tropical rain forests of the Far East (2nd edition). Oxford University Press, Oxford. 352 pp.

Use the following as contractions in text: 'pers. obs.', 'pers. comm.'; but 'unpubl. data', 'in press'.

Authors should double-check that all references in the text correspond exactly to those in the Literature Cited section.

Tables and figures

Tables should be typed, together with their titles, on separate sheets. Column headings should be brief, with units of measurement in parenthesis. Vertical lines should not be used to separate columns. Avoid presenting tables that are too large to be printed across the page; table width must not exceed 80 characters, including spaces between words, figures and columns. Each table

should be numbered consecutively with arabic numerals. The author should mark in the margin of the text where tables and figures are to be inserted; all tables and figures must be mentioned in the text.

Authors should ensure that all figures, whether line drawings or photographs, clarify or reduce the length of the text. Draw both diagrams and lettering in black ink on white drawing paper or tracing film, or on graph paper with faint blue ruling. Laser printer, or high quality ink-jet printer, output from computer graphics programs is preferable. Photographs should be provided as glossy black-and-white prints. If lettering or a scale is to be inserted on a print, this should be shown on a spare copy or an overlay, and an unmarked print should be provided for marking by the printer. Make sure that all figures are boldly drawn.

Figures need be no more than 50% larger than the final printed size (which is no more than 13 cm x 21 cm), great care being taken to make sure that all parts (e.g. lettering, scales, shading) will reduce satisfactorily. Especially ensure that histogram shading is simple and clear. Avoid solid black infills. Small illustrations should be grouped to occupy the least space consistent with good appearance. All unnecessary parts should be trimmed (e.g. borders of photographs). Allowing at least 3 cm margin on all sides, groups should be mounted on stout white paper using rubber cement. On the back of each figure the name of the author(s) and the figure number should appear. Send figures flat; do not fold or roll. All figures should be numbered consecutively with arabic numerals, using lower case letters for their subdivisions. Legends should be typed on a separate sheet. Where possible put keys to symbols and lines in Legends not on figures.

Proofs

When proofs are received they should be corrected carefully and returned to the Editor without delay, together with the final marked-up typescript. Authors should adhere to the colour codes (blue for authors new changes/errors, red only for typesetter's errors) and complete and sign the

accompanying 'notes to authors' Authors, when returning proofs, should indicate whether they want the originals of their figures returned to them; typescripts will not be returned. Errors remaining in these first proofs after the author has checked them are the authors responsibility. Any further editorial changes, apart from minor grammatical and syntactical improvements, will be communicated to the author before second proofs are prepared. Ensure that the editorial office knows of changes in your address.

Offprints

Twenty-five offprints of each paper will be provided free. Additional copies may be purchased from Cambridge University Press, and these should be ordered from the Press when the proofs are returned using the order form provided.

Copyright

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

Business correspondence

Correspondence concerning offprints, copyright, back numbers, advertising and sales to libraries should be addressed to the publishers: Cambridge University Press, The Edinburgh Building, Shaftesbury Road, Cambridge CB2 8RU, UK or Cambridge University Press, 40 West 20th Street, New York, NY 10011-4211, USA.

(Revised 21/5/2007)

ANEXO II

NORMAS DA REVISTA

BIOTROPICA – JOURNAL OF THE ASSOCIATION FOR TROPICAL BIOLOGY AND CONSERVATION

CHECKLIST FOR PREPARATION OF MANUSCRIPTS AND ILLUSTRATIONS (updated 07 January 2008)

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://www.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.

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 Supplementary Material. 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)

- ⌚ 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/m^2
- ⌚ For units, avoid use of negative numbers as superscripts: use the notation /m^2 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 , χ^2 (italics, superscripts non-italics); but use roman for: df, SD, SE, SEM, CI, two-way ANOVA, ns
- ⌚ 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, unpublished 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 'unpublished 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 Supplementary Materials. 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 Supplementary Material 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 'em-dashes' (—) 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

- ⌚ 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 Supplementary Material).

X. Appendices

- ⌚ We do NOT encourage the use of Appendices unless absolutely necessary.

Appendices will be published as Online Supplementary Material 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 OSM (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 OSM 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.